

На правах рукописи

Максимова Наталья Васильевна

БИОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
БАЙКАЛЬСКОГО БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА
MAACKIA (EUBAICALIA) HERDERIANA (LINDHOLM, 1909)
(GASTROPODA: CAENOGASTROPODA: BAICALIIDAE)

03.00.18-гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 2007

Работа выполнена в Лаборатории биологии водных беспозвоночных
Лимнологического института СО РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук,
Ситникова Татьяна Яковлевна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
Цалолихин Семен Яковлевич

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Звягинцев Александр Юрьевич

Ведущая организация

Санкт-Петербургский государственный
университет

Защита состоится 14 ноября 2007 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета
Д 005.008.02 при Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по
адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (4232) 310900.
Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря им. А.В.
Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан « 10 » октября 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Брюхоногие моллюски являются одним из постоянных и многочисленных компонентов биоценозов озера Байкал. По количеству известных эндемичных видов (более 100) гастроподы занимают четвертое место после инфузорий, амфипод и олигохет (Тимошкин, 1995) и доминируют по численности и биомассе в мелководных биоценозах озера (Кожов, 1931, 1962; Каплина, 1974; Lake Baikal..., 1998). Несмотря на более чем столетнюю историю изучения моллюсков Байкала, начиная с первых описаний (Gerstfeldt, 1859), у большинства видов до сих пор не известны сроки наступления половой зрелости и точная продолжительность жизни. Ранее проводившиеся исследования роста улиток ограничены одним годом наблюдений (Roepstorf, Sitnikova, 2006). Лишь у пяти видов байкальских акролоксид изучен полный жизненный цикл продолжительностью не менее 2 лет (Shirokaya, Roepstorf, 2003; Широкая, 2005).

Объектом для наших исследований выбран брюхоногий моллюск *Maackia (Eubaicalia) herderiana* (Lindholm, 1909) – представитель эндемичного байкальского семейства Baicaliidae. Широкое распространение данного вида, а также высокие показатели поселения (Кожов, 1931; Каплина, 1974) свидетельствуют о его важной роли в функционировании донных сообществ в каменистой литорали Южного Байкала. Однако в полной мере значимость *M. herderiana* может быть оценена только в результате всестороннего исследования его экологии. До настоящего времени особенности распределения и возрастные аспекты жизнедеятельности *M. herderiana* остаются малоизученными.

Цель и задачи исследования. Цель - выявить особенности биологии и распределения вида *M. herderiana*, связанные с условиями его обитания. Для достижения поставленной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить пространственное распределение вида (географическое, батиметрическое и приуроченность к различным типам геологических пород).
2. Исследовать сезонную динамику количественных характеристик вида в бентосных сообществах каменистой литорали озера.
3. Изучить размерную, возрастную и половую структуру поселений *M. herderiana*.
4. Определить срок наступления половой зрелости и продолжительность его жизни.
5. Исследовать закономерности роста линейных размеров раковины и массы моллюска.
6. Определить значение *M. herderiana* в питании литоральных видов рыб.

Научная новизна. Впервые исследована изменчивость количественных характеристик вида в зависимости от сезона года, глубины обитания, гранулометрического состава грунта, а также типа геологических пород. Уточнен географический ареал вида. Проанализированы размерно-возрастной и половой составы скоплений *M. herderiana* в сезонном аспекте. Показана возможность оценки возраста моллюсков по зимним линиям приостановки роста на раковине. Определен возраст наступления половой зрелости и продолжительность жизни моллюска. Показано, что улитки растут на протяжении всей жизни, их рост неравномерен и зависит от возраста и сезона года. Выявлены разные темпы увеличения линейных размеров раковины и массы улиток в процессе роста. Установлено, что соотношение массы тела и раковины у моллюска меняется с возрастом. Выяснено значение *M. herderiana* в питании литоральных бентосоядных видов рыб.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные важны при проведении гидробиологических исследований, а также при разработке комплексной системы мониторинга состояния литоральной зоны озера Байкал. Сведения о виде используются в учебном процессе при чтении кусов лекций о байкальской фауне студентам-биологам в Иркутских ВУЗах.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены в виде тезисов, устных и стендовых докладов на Международном симпозиуме по проблемам изменения окружающей среды в Центральной Азии (Берлин, 2003); на II Международной научной конференции “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды” (Минск, 2003); на Международной конференции “Моллюски Северо-восточной Азии и Северной Пацифики: биоразнообразие, экология, биогеография и история фауны” (Владивосток, 2004); на Международной конференции “Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами” (Улан-Удэ, 2004); на Всероссийской научной конференции “Современные аспекты экологии и экологического образования” (Казань, 2005); на Четвертой Международной Верещагинской Байкальской конференции (Иркутск, 2005), на 4-м Международном симпозиуме, посвященном проблеме видообразования в Древних озерах (Берлин, 2006), на Международном Малакологическом конгрессе (Бельгия, 2007), а также на заседаниях объединенных семинаров Лимнологического института СО РАН.

Публикации. Материалы исследований опубликованы в 17 работах, из них 3 статьи в рецензируемых российских журналах и 1 статья в зарубежном издании.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы (229 источников, из них – 77 на иностранных языках). Работа изложена на 112 страницах, проиллюстрирована 30 рисунками и 7 таблицами.

Благодарности. Автор благодарен своему научному руководителю д.б.н. Татьяне Яковлевне Ситниковой. Глубокая признательность заведующему лабораторией биологии водных беспозвоночных ЛИН СО РАН д.б.н. Олегу Анатольевичу Тимошкину за предоставленную возможность проведения работы и д.г.н. Игорю Борисовичу Мизандронцеву за неоценимую помощь. Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории биологии рыб и водных млекопитающих к.б.н. Е.В. Дзюба, к.б.н. Ю.П. Толмачевой, к.б.н. М. Тягун и И.В. Ханаеву, заведующему лабораторией биогеохимии к.г.-м.н. А.Н. Сутуруину, германскому ученому Петеру Репсторфу, сотрудникам лаборатории биологии водных беспозвоночных к.б.н. И.В. Механиковой, к.б.н. А.А. Широкой, к.б.н. А.Н. Рожковой, к.б.н. Л.С. Кравцовой, к.б.н. Н.Г. Шевелевой, к.б.н. З.В. Слугиной, А.В. Блохиной, В.Н. Александрову и Н. Семитуркиной, а также М. Масленниковой и В.И. Егорову. Работа выполнена в рамках госбюджетных тем “Исследование биогеохимических процессов в литорали Байкала: биоразнообразии бентоса, приуроченности гидробионтов к минералам...” № 24.2.4 (2003-2006) и “Влияние ландшафтно-экологических факторов на формирование биоразнообразия, уникальных сообществ...” № 7.9.1.3 (2007) при частичной финансовой поддержке РФФИ, проекты №№ 02-04-63097к, 03-04-63102к и 05-04-97258а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Краткая история изучения байкальских брюхоногих моллюсков и вида *Maackia (Eubaicalia) herderiana*

В главе приведен обзор литературы, раскрывающий основные этапы изучения эндемичных брюхоногих моллюсков Байкала: от описания первых видов (Gerstfeldt, 1859; W. Dybowski, 1912) до настоящего времени. Приведены известные сведения о *M. herderiana*: внутривидовом составе (Кожов, 1936); морфологии половой системы (Ситникова, 1991), протоконха и яйцевых капсул (Sitnikova et al., 2001), результаты исследований сроков размножения, длительности эмбриогенеза, роста раковины в течение первого года жизни (Гаврилов, 1953; Sitnikova et al., 2001; Roepstorf, Sitnikova, 2006), состава пищевого комка *M. herderiana* (Родина, 1954; Roepstorf et al., 2003), а также его количественные характеристики на каменистой литорали Южного

Байкала (Кожов, 1931, 1936; Гаврилов, 1950; Каплина, 1974). Определены нерешенные вопросы биологии данного вида.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Изучение сезонной изменчивости количественных характеристик вида и структуры его поселения. Бентосные пробы отобраны ежемесячно с 29.08.2000 по 25.09.2001 на полигоне у м. Березовый (рис. 1) с постоянной точки на глубине 3-4 метра из учетной рамки площадью 0,1 м² в 4-10 повторностях с помощью водолазов. Обработка и фиксация проб проведена по общепринятой в гидробиологии методике (Жадин, 1956). Размерная структура поселения *M. herderiana* выявлена на основе диаграммы, построенной по высоте раковины 1177 особей, взятых с трех крупных валунов 02.11.2000 на глубине 3 метра у мыса Березовый. Для изучения демографической структуры *M. herderiana* из вышеупомянутых количественных проб обработаны 34 (29.08.2000, 02.11.2000, 27.02.2001, 09.04.2001, 03.07.2001, 27.08.2001). У всех собранных 5186 особей *M. herderiana* измерены высота и ширина раковины и устья, подсчитано число оборотов, затем они были вскрыты для определения пола. Для изучения этапов развития половой системы зарисованы и измерены половые органы самок (44 экз.) и самцов (101 экз.) с применением рисовального аппарата и компьютерной программы “Image-Pro Plus”.

2.2. Определение возраста. Возраст определен по количеству линий ежегодной приостановки роста на раковине. Для описания их внешней структуры кусочки раковин были исследованы в электронном сканирующем микроскопе Philips 525. Подсчет линий проведен у 50 особей каждой из I-V размерных групп, имевших раковину без эрозии и сохранивших верхние обороты, и 116 экземпляров VI размерной группы с небольшой степенью эрозии раковины.

2.3. Исследование роста. Особи каждой из 6 размерных групп (по 60 экз.) содержали в течение 19 месяцев в экспериментальных условиях приближенных к естественным. Материал для эксперимента собран в литорали у мыса Березовый с глубины 3-4 метра в октябре 2002 г. Улиток кормили живым и замороженным байкальским фитопланктоном, а также культурами цианобактерий. Измерения высоты, ширины и количества оборотов раковины всех моллюсков (от 360 экз. в начале эксперимента до 48 в конце) производили ежемесячно под стереоскопическим микроскопом МБС-10 с точностью до 0,1 мм. Для аппроксимации группового линейного роста раковины в высоту каждой размерной группы использовали экспоненциальное уравнение (Шмальгаузен, 1935; Винберг, 1968; и др.).

Для изучения закономерностей увеличения массы гастропод использован дополнительно собранный материал в ноябре 2002 г. и июле 2004 г. в том же самом месте с той же глубины, что и для экспериментальных работ. Для анализа были отобраны только особи с точно определяемым возрастом (163 экз.). На электронных весах с точностью до 0,01 мг определена общая масса моллюсков, масса их раковины и мягкого тела. Перед взвешиванием материал не фиксировали, а только обсушивали фильтровальной бумагой. При количественном описании динамики роста массы использованы авторские программы. Для расчета соотношения между линейным размером растущего животного и его массой применяли уравнение простой аллометрии (Арабина, Гаврилов, 1967; Винберг, 1971; и др.).

2.4. Изучение распределения. Для исследования географического распространения проанализировано более 130 проб с 74 станций, расположенных в различных районах Байкала. Батиметрическое распределение изучено на примере количественных сборов, взятых в летний период у мыса Березовый с глубин 1,2-18 м,



Рис. 1. Местоположения количественных сборов.

в бухте Большие Коты – с 1,8-20 м и в бухте Бирхин – с 3-12 м (рис. 1). Микрораспределение моллюсков в зависимости от типа геологических пород исследовано по экспериментальной методике, основанной на подводном макрофотографировании (Timoshkin et al., 2003). У мыса Березовый в диапазоне глубин 1,2-17 м с помощью водолаза цифровой камерой NICONOS сделаны снимки верхних поверхностей камней различных геологических пород с использованием рамки стандартной площади (46,5 см² и 110,5 см²). Количество каждого вида подсчитано на 297 фотографиях. Тип пород определен к.г.-м.н. А.Н. Сутуриным.

2.6. Изучение роли моллюсков в питании рыб. Отлов рыбы проводили ежемесячно в период с 2000 по 2005 гг. на полигоне у мыса Березовый. Всего обработано 487 особей черного хариуса, 652 экземпляра каменной широколобки, 762 – большеголовой, 445 – песчаной и 36 – сибирской плотвы. Для сравнения были использованы материалы одноразовых съемок из других районов Байкала. Отлов,

биологический анализ рыб и обработка первичного материала проведены сотрудниками лаб. биологии рыб и водных млекопитающих ЛИН СО РАН к.б.н. Е.В. Дзюба и к.б.н. Ю.П. Толмачевой по общепринятым в ихтиологии методикам (Чугунова, 1939; Руководство, 1961; и др.). Все брюхоногие моллюски из желудков определены автором до вида, подсчитана их частота встречаемости и массовая доля.

Глава 3. Характеристика района исследований

По литературным сведениям описаны физико-географические и гидрологические особенности озера Байкал.

Глава 4. Сезонная динамика количественных показателей и структура поселения *Maackia herderiana*

4.1. Сезонная динамика количественных характеристик вида. Главная роль в формировании общей биомассы и численности бентосных организмов у мыса Березовый на глубине 3 метра принадлежит брюхоногим моллюскам, амфиподам и ручейникам (Kravtsova et al., в печати). Таксоценоз гастропод на исследуемом участке представлен 12 видами и сходен с видовым составом брюхоногих моллюсков из других районов Южного Байкала на глубине 3-4 метра (Кожов, 1931; Каплина, 1974; Кожова и др., 1982; Кравцова и др., 2003, 2006). Максимальные значения количественных показателей гастропод зарегистрированы в ноябре 2000 г. (7466 ± 1028 экз. \cdot м⁻² и $86,1 \pm 17,0$ г \cdot м⁻²). Минимальные значения средней плотности поселения отмечены в июле 2001 г. (882 ± 65 экз. \cdot м⁻²), а биомассы – в апреле 2001 г. ($10,0 \pm 11,5$ г \cdot м⁻²). Доминирующим видом во все сезоны года являлся *M. herderiana*, составляя от 30 до 85% количественных характеристик брюхоногих моллюсков. Наибольших значений численности и биомассы вид достигал в ноябре (6112 ± 991 экз. \cdot м⁻² и $69,5 \pm 15,4$ г \cdot м⁻²), наименьших - в июле (170 ± 64 экз. \cdot м⁻² и $2,4 \pm 0,9$ г \cdot м⁻²).

4.2. Размерная структура. Размерный состав поселения *M. herderiana* неоднороден: в бентосных пробах встречены особи с высотой раковины от 1,0 до 7,4 мм. Гистограмма распределения имеет полимодальный вид и позволяет выделить 6 групп (рис. 2), с вероятностью более 95% различающихся по средним значениям высоты и ширины раковины, а также устья. По количеству оборотов статистически достоверно ($p < 0,05$) различаются I и II, I и III, II и III группы.

Улитки всех шести групп присутствовали во всех бентосных пробах, отобранных в разные сезоны года (рис.3). Особи I размерной группы преобладали в ноябре,

феврале и апреле (33 - 38% всей выборки), но максимальная плотность их поселения пришлась на ноябрь (4042 экз.·м⁻²). В августе 2000 года в равных количествах (21-23%) доминировали улитки III, IV и VI групп. Летом 2001 года количество особей VI группы почти в 2 раза превышало численность остальных групп (12-16%).

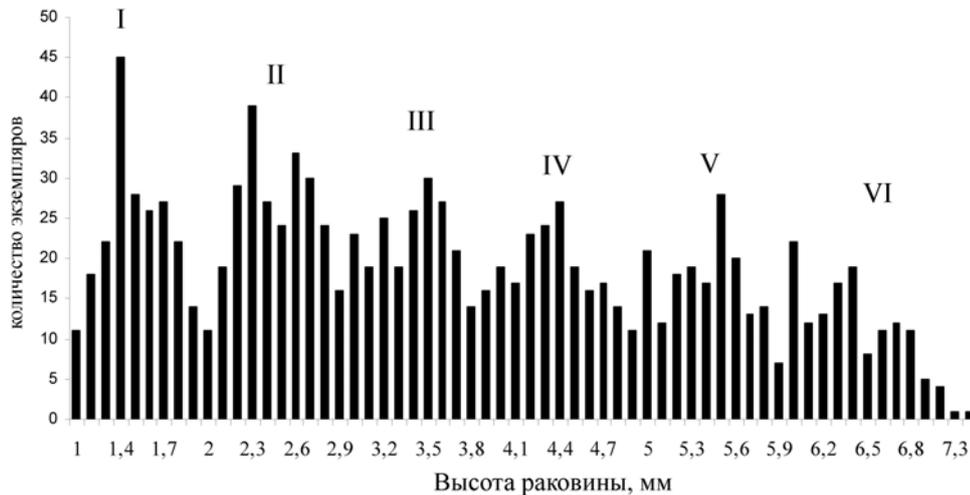


Рис. 2. Размерный состав поселения *M. herderiana* у м. Березовый в ноябре 2000 года на глубине 3 метра, римскими цифрами обозначены размерные группы.

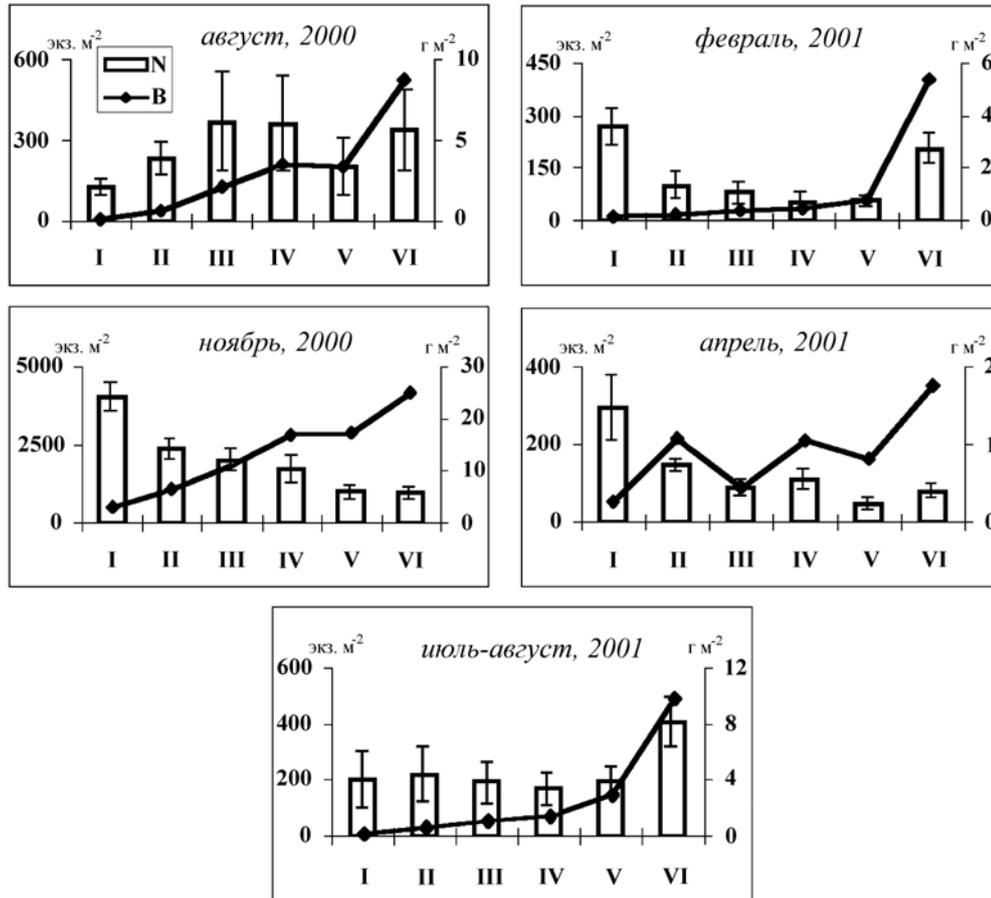


Рис. 3. Сезонное изменение численности (N) и биомассы (B) размерных групп *M. herderiana* на глубине 3 метра у м. Березовый.

4.3. Соотносимость размеров раковины и возраста моллюсков.

Проведенные наблюдения (Roepstorff, Sitnikova, 2006) за ростом вышедшей из кладок молодежи *M. herderiana* показали, что в зимний период рост приостанавливается и на раковине формируется структура, подобная “линиям приостановки роста” у других видов моллюсков (Abe, 1932; Hunter, 1953; Franz, 1971; Foster, 1981; Горбушин, 1993; и др.). Линия зимней приостановки роста на раковине *M. herderiana* II и III размерных групп и на верхних оборотах особей старших размерных групп выглядит в

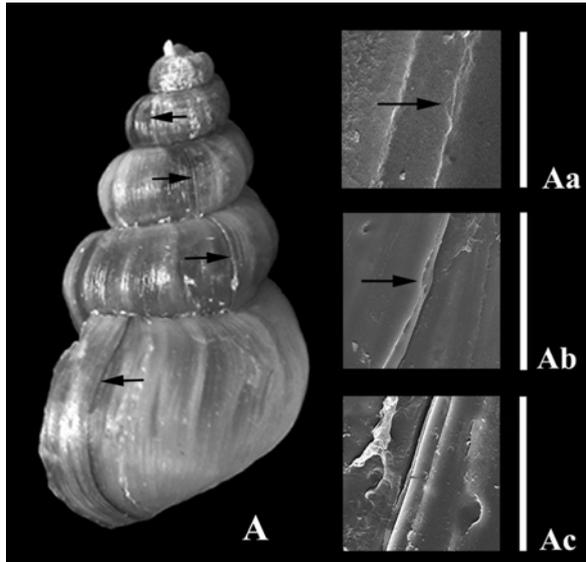


Рис. 4. Линии приостановки роста на раковине *M. herderiana*.

электронном сканирующем микроскопе как узкий “шов” (рис.4Aa). На втором-третьем оборотах линия ежегодной приостановки роста имеет вид двух рядом расположенных “нитей”. На последних оборотах у крупных особей линии остановки роста имеют более яркий коричневый цвет, а их структура в сканирующем микроскопе выглядит как “бельевой шов” (рис.4Ab-Ac): поперек оборота проходят две параллельные линии, одна из которых имеет слабое углубление, а вторая – более сильное.

У особей *M. herderiana* с высотой раковины до 2,1 мм (I размерная группа) видна только граница между прото- и телеоконхом. У особей II группы на раковине можно различить первую, иногда вторую линию ежегодной приостановки роста. Большинство улиток III группы имеют 2 линии, и менее 20% особей – 1 линию. У особей IV группы обнаружено два (30% исследованных особей) - три “годовых кольца”, V группы - три (47%) – четыре линии. Улитки VI группы имеют от 4 до 8 линий ежегодной приостановки роста: из 116 особей у 23% отмечено 4 линии, у 21% - пять, у 35% – шесть, у 18% – семь и только 3% - восемь. При этом на последнем обороте у особей VI группы насчитывается от одной до четырех линий приостановки роста. Таким образом, исходя только из размеров раковины, нельзя точно определить возраст *M. herderiana*. Ранее выяснено (Roepstorff, Sitnikova, 2006), что массовый выход молодежи *M. herderiana* из кладок происходит дважды в год - в марте и октябре-ноябре. Поэтому улитки, вышедшие из кладок весной и осенью одного года, к зиме этого же года имеют различные размеры: раковина первых будет крупнее вторых. Вследствие чего, каждая из I-V размерных групп включает особей 2-х возрастов, а VI размерная группа состоит из 4-8 леток.

4.4. Половая структура. Определение пола у моллюсков I размерной группы невозможно из-за отсутствия половых признаков. При достижении улитками II-й размерной группы (одно- и двухлетки) можно идентифицировать только самцов по наличию зачаточного пениса (0,09-0,16 мм в длину). Простата (длиной 0,10-0,33 мм) появляется только у особей IV размерной группы (двух- и трехлетки). Половая система улиток VI группы (возрастом более 4-х лет) характеризуется крупным семенником ярко-оранжевого цвета, простатой почковидной формы (до 2 мм в длину), а также ланцетовидным копулятивным аппаратом, имеющим на конце маленькую папиллу и составляющим по длине в среднем треть высоты раковины. Зачатки женской половой системы проявляются у улиток в возрасте около 3 лет (IV размерная группа), рено-паллиальный гонодукт у них имеет петлю яйцевода и необособленные железы с вентральным каналом. У самок, достигших VI размерной группы (возрастом более 4-х лет), капсульная железа хорошо выражена и в ложных семяприемниках петли ренального яйцевода присутствует сперма.

Таким образом, половая зрелость у самок и самцов *M. herderiana* наступает в четыре года при достижении ими VI размерной группы.

Соотношение полов у *M. herderiana* в II-VI размерных группах близко 1:1. В разные сезоны года статистически достоверные различия в половой структуре не выявлены. В течение года у улиток V-й группы (трех- и четырехлетки) отмечено меньшее количество самцов (от ♂0,3: ♀1 до ♂0,9: ♀1), а в VI размерной группе наоборот они доминировали (от ♂1,1: ♀1 до ♂1,8: ♀1). Из 160 особей возрастом более четырех лет (сбор в августе 2000 г.) 13 имели максимальные размеры раковины, и все они являлись самцами. Преобладание еще неполовозрелых самок среди трех- и четырехлеток и более крупных самцов по сравнению с самками среди улиток возрастом более четырех лет свидетельствуют о наибольшем вкладе в воспроизводство популяции молодых самок, в возрасте 4-6 лет, большая часть которых, вероятно, умирает после размножения. Данное предположение сделано по аналогии с *Bithynia tentaculata*, для которого был отмечен дефицит половозрелых самок старшего возраста (Козминский, 2003), связанный с их повышенной смертностью из-за высоких репродуктивных затрат.

В отличие от большинства пресноводных гастропод (Brown, Richardson, 1992; Горбушин, 1993; Козминский, 2003 и др.) предрепродукционный период *M. herderiana* составляет от 50 до 70% продолжительности жизни вида. Длительный предрепродуктивный период приводит к снижению количества размножающихся особей в популяции, поэтому для поддержания ее репродуктивного потенциала

необходимо преобладание особей младших возрастов (Яблоков, 1987; Галковская, 2001), что и отмечено у *M. herderiana*.

Глава 5. Характеристика роста *Maackia herderiana*

5.1. Рост линейных размеров раковины. Выяснено, что *M. herderiana* растет на протяжении всей жизни, но описать рост раковины единым уравнением, например, Берталанфи или Гомпертца, не удалось.

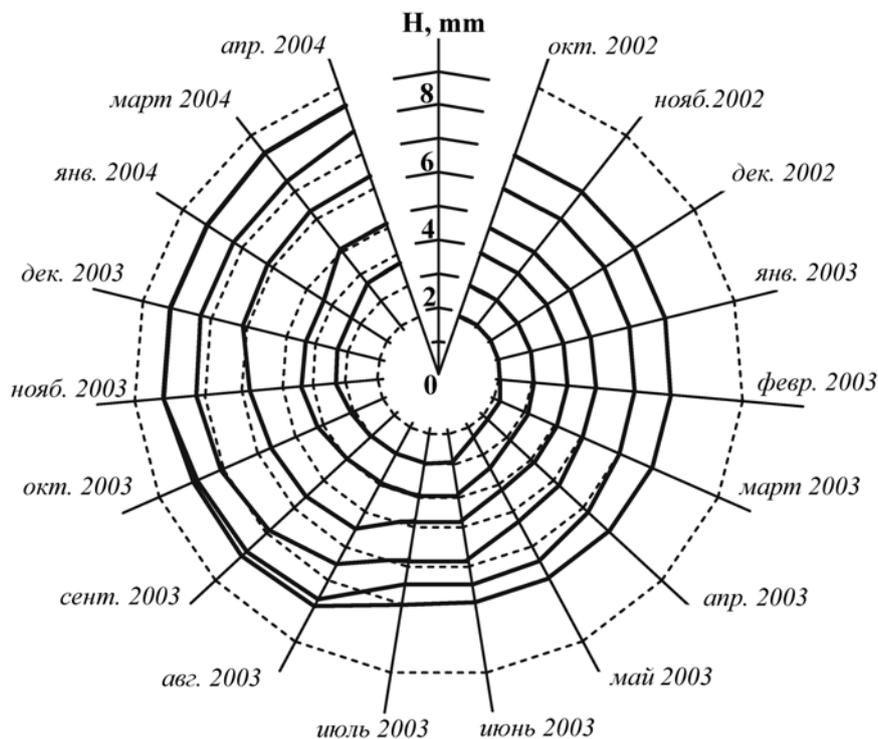


Рис. 5. Рост раковины в высоту у 6-ти групп *M. herderiana* в условиях *in vitro*. Штриховые концентрические круги на диаграмме соответствуют начальному среднему значению высоты раковины каждой из рассматриваемых групп в октябре 2002 года. Траектория перехода с одной окружности на другую описывает динамику роста, совпадение кривых

Рост раковины в высоту распадается на периоды, каждый из которых описывается своей экспоненциальной функцией. Удельная и абсолютная скорости роста раковины *M. herderiana* зависят от возраста и времени года. Интенсивный рост раковины происходит в течение первого года жизни ($0,027 \text{ м}\cdot\text{ц}^{-1}$ и $0,05 \text{ мм}\cdot\text{м}\cdot\text{ц}^{-1}$) и в возрасте $2+ \div 3+$ ($0,024\text{--}0,146 \text{ м}\cdot\text{ц}^{-1}$ и $0,107\text{--}0,812 \text{ мм}\cdot\text{м}\cdot\text{ц}^{-1}$), самый медленный - у половозрелых улиток 4-8 лет ($0,005 \text{ м}\cdot\text{ц}^{-1}$ и $0,031 \text{ мм}\cdot\text{м}\cdot\text{ц}^{-1}$). Незначительный прирост раковины половозрелых особей характерен для многих видов улиток (Fisher-Piette, 1939; Goodwin, 1978; Hayashi, 1980; Козминский, 2003; Маркина, 2005; Lysne, Koetsier, 2006 и др.). Именно на репродукцию тратится большая часть энергии

организма, что и приводит к уменьшению скорости роста и в некоторых случаях даже к его прекращению (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1989 и др.), что особенно выражено у яйцекладущих животных (West et al., 2001).

С октября по февраль улитки не росли (рис.5). Первый период роста приходился на февраль-май. К июню-июлю моллюски I-V групп достигли средних размеров высоты раковины улиток последующих групп (например, I-я группа - размеров II-й, II-я – III-й и т.д.). Второй, наиболее ярко выраженный скачок роста, отмечен в июле-августе. Сезонное замедление темпа роста у пресноводных (Козминский, 2003; Широкая, 2005; Лукашев, 2005; 2006; Lysne, Koetsier, 2006; и др.) и морских моллюсков (Кондратенков, 1972; Goodwin, 1978; Hughes, 1980; Drake, Arias, 1995 и др.) совпадает по времени с наступлением неблагоприятного периода для их жизни. У *M. herderiana* период покоя приходится на уменьшение уровня освещенности и понижения температуры воды в литоральной зоне озера.

5.2. Динамика увеличения массы. Проведенные исследования

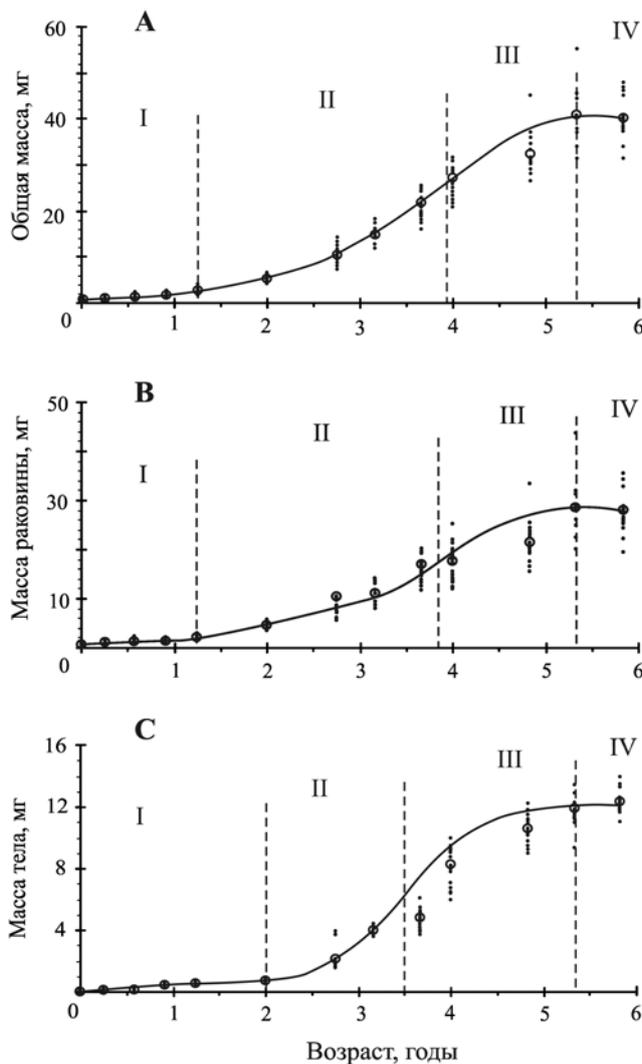


Рис. 6. Динамика роста массы моллюска в целом (А), его раковины (В) и мягкого тела (С).

свидетельствуют о том, что кривые увеличения масс раковины, тела и моллюска в целом у *M. herderiana* не описываются уравнениями, приведенными в печати для двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Алимов, 1981; Аракелова, Алимов, 1981; и др.). Полученные кривые роста массы *M. herderiana* похожи на сигмоидную (логистическую) кривую (рис.6), но уравнение последней не описывает динамику увеличения массы раковины, мягкого тела и моллюска в целом. При анализе полученных кривых мы исходили из предположения, что скорость увеличения массы с возрастом моллюска пропорциональна его массе M (мг), а коэффициент пропорциональности α ($\text{м}\cdot\text{ц}^{-1}$) является функцией времени. Все

необходимые уравнения и расчеты представлены в диссертации. Начальная (I) фаза увеличения массы раковины, тела и моллюска характеризуется медленным ростом (рис.6). Ее длительность составляет более одного года для раковины и моллюска в целом и два года - для массы тела животного. В течение II фазы происходит более интенсивный рост. Эта фаза заканчивается точкой перегиба кривой. В течение третьей фазы (III) рост продолжается, но темпы его постепенно замедляются к возрасту в пять с лишним лет. С наступлением IV фазы отмечен незначительный прирост массы тела, а массы раковины и моллюска в целом немного снижаются, что может быть обусловлено частичным разрушением раковины моллюсков с возрастом. Длительность II фазы для раковины и общей массы моллюска составляет примерно 2,5 года, для тела – 1,5 года, а третья фаза увеличения массы практически одинакова (около полутора лет) и заканчивается на шестом году жизни во всех трех случаях.

В отличие от классического S-образного роста, отмеченного у пресноводных двустворчатых (Unionidae, Sphaeriidae) и брюхоногих (Lymnaeidae, Lithoglyphidae, Neritidae) моллюсков (Алимов, 1974; Аракелова, Алимов, 1981; Аракелова, 1999), у *M. herderiana* I фаза медленного роста растянута вдвое, в целом стадия до точки перегиба (фазы I+II) длительнее в 1,5-4 раза и составляет половину продолжительности жизни моллюска.

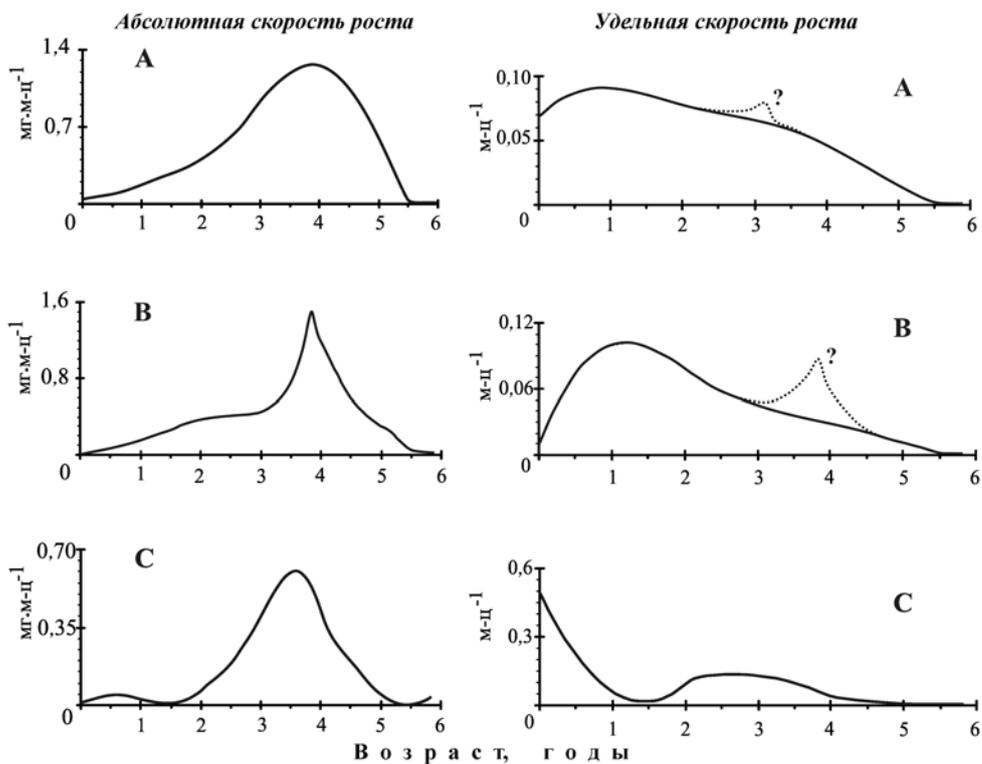


Рис. 7. Динамика скоростей роста массы моллюска в целом (А), его раковины (В) и мягкого тела (С).

Максимальные значения абсолютной скорости роста приходятся на возраст 3,5-4 года и соответствуют точкам перегиба кривых увеличения масс (рис.7). На начальный период жизни (первые полгода) удельная скорость увеличения массы мягкого тела на 1-2 порядка выше соответствующих значений удельной скорости для раковины и моллюска в целом, ее наибольшее значение соответствует первому месяцу жизни после выхода улитки из кладки и составляет $0,492 \text{ м-ц}^{-1}$ (рис.7).

Динамика увеличения массы раковины, тела и моллюска *M. herderiana* в целом подчиняется общей закономерности роста многих животных (Мина, Клевезаль, 1976; West et al., 2001), в том числе и брюхоногих моллюсков (Abe, 1932; Franz, 1971; Селин, 2003; и др.): после интенсивного роста следует снижение его темпов. Наибольшие значения абсолютной скорости роста *M. herderiana* приходятся на четырехлетний возраст, что составляет половину продолжительности жизни моллюска. Для пяти видов морских букциниид у двух (*Neptunea polycostata* и *Buccinum bayani*) максимальный прирост массы тела также приходится первую на половину жизни, а у остальных видов (*N. lyrata*, *N. constricta* и *B. verkruzeni*) – на первую треть жизни (Боруля, Брегман, 2002).

5.3. Динамика увеличения доли массы тела. В процессе роста *M. herderiana* доля его массы мягкого тела существенно увеличивается. К моменту выхода молоди из кладок масса их мягкого тела составляет в среднем 4% общей массы организма. В течение первого года жизни происходит повышение доли массы тела до 24%, а затем ее понижение до 13% в возрасте 2-х лет. В три с лишним года доля массы тела составляет 23-27%, а максимального значения достигает к периоду полового созревания в возрасте 4 ÷ 4+ (33-35%). У моллюсков возрастом 5-6 лет доля массы тела варьирует от 25 до 41%, что обусловлено индивидуальными особенностями состояния раковины - степенью ее эрозии и деколяцией.

Масса раковины взрослых особей *M. herderiana* (около 70%) более чем в 2 раза выше массы тела, что отличает исследованный вид от других пресноводных моллюсков (Алимов, 1981), в том числе и от байкальских гастропод семейства *Benedictiidae*, у которых масса раковины составляет менее 33% (Ситникова, Шимараев, 2001). Среди двустворок семейства *Sphaeriidae* самыми тяжелыми и прочными раковинами обладают реофильные виды (Алимов, 1981). У морской улитки *Nucella heyseana* общая масса выше на прибойном участке, чем на защищенном от воздействия волн рифе (Селин, 2003). Наличие массивной раковины у *M. herderiana* связано, вероятно, также с обитанием их в зоне сильного волнового воздействия на глубинах от 3 до 5 м, где скорость течения составляет до $0,4 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, что приводит даже к отрыву некоторых видов макрофитов (Карабанов, Кулишенко, 1990).

5.4. Соотношение линейных размеров моллюска и его массы. В начале жизни у *M. herderiana* значение параметра *B* аллометрического уравнения равно 0,413, по мере роста его величина приближается к 2. Аналогичное изменение претерпевает параметр *A*: его значения изменяются от 0,761 примерно до 1. Такая особенность связана с неравномерностью увеличения массы моллюска *M. herderiana* и высоты его раковины в процессе роста. Ранее (Sitnikova et al., 2001) было выяснено, что у эмбриональной раковины *M. herderiana* ширина (0,73-0,81 мм) превышает ее высоту (0,56-0,59 мм) в среднем в 1,3 раза. Проведенные исследования выявили, что в процессе роста моллюска форма его раковины изменяется, что обусловлено разными темпами приращения ее высоты (*H*) и ширины (*W*). У моллюсков возрастом 0+ ÷ 1 отношение *W/H* равно в среднем 0,73. В целом сеголетки - трехлетки растут быстрее в высоту, чем в ширину и у взрослых особей (4-8 лет) раковина приобретает стройно-коническую форму и ее высота превышает ширину в среднем в 1,8-2 раза. Аналогичные изменения пропорций раковины в процессе роста отмечены у гастропод, растущих в высоту быстрее, чем в ширину (Алимов, Голиков, 1974).

Глава 6. Распределение *Maackia herderiana*

6.1. Географическое распространение. Вид *M. herderiana* обнаружен в южной

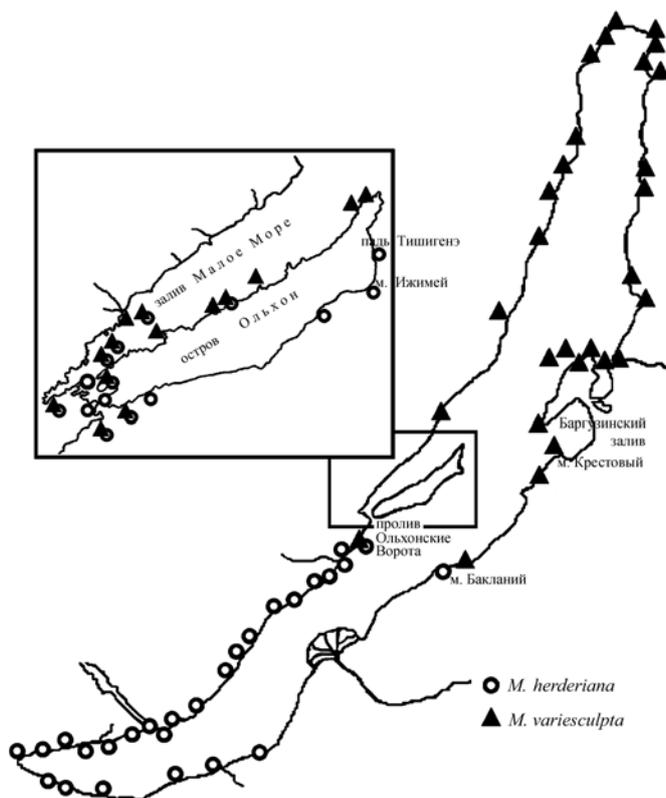


Рис. 8. Места находок *M. herderiana* в различных районах Байкала.

и средней котловинах озера Байкал (рис.8). Вдоль западного побережья вид найден севернее мыса Ижмей, против пади Тишигене, на восточной стороне острова Ольхон, и вдоль восточного побережья среднего Байкала – севернее мыса Бакланьего. Обозначенный ареал вида *M. herderiana* отличается от описанного ранее Кожовым (1936), согласно которому вдоль западного побережья его распространение ограничено Ольхонскими воротами, а вдоль восточного доходит до

мыса Крестового у входа в Баргузинский залив (рис. 8). При входе в Малое Море (пролив Ольхонские ворота) на одном биотопе одновременно встречаются особи близкородственных видов *M. herderiana* и *M. variesculpta*. В северной части Малого Моря *M. herderiana* полностью замещается *M. variesculpta*.

6.2. Батиметрическое распределение. Три профиля, расположение которых показано на рис. 1, отличаются друг от друга шириной и уклоном литоральной зоны. Наибольшие значения плотности поселения вида *M. herderiana* в районе б. Бирхин на порядок меньше, чем в б. Большие Коты и на 2 порядка, чем у м. Березовый (рис.9). У м. Березовый максимум численности и биомассы приходится на интервал глубин 3,8–4,1 м, в б. Большие Коты – 4,8 м и в б. Бирхин – 5 м. Эти глубины находятся на разном расстоянии от берега. В бухте Бирхин по существу отсутствует мелководная платформа, и дно от уреза воды непосредственно переходит в подводный склон, и как следствие – глубина 5 м находится всего в 33 м от уреза воды. В бухте Большие Коты мелководная платформа более 130 м и глубина 4,8 м удалена от берега на 90 м. Мелководная платформа у мыса Березовый самая большая, длиной более 700 м, и глубины 3,8 м и 4,1 м приходятся на 230 м и 440 м от берега.

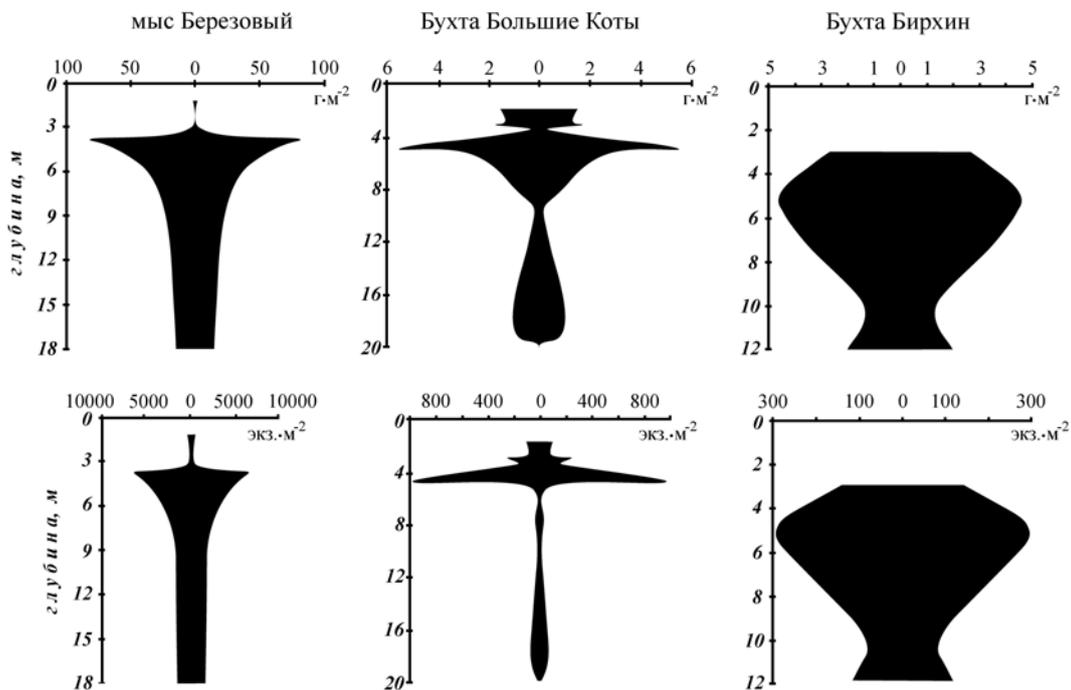


Рис 9 Количественные показатели поселений *M. herderiana* на трех профилях

Исследованные районы различаются степенью неоднородности грунтов. У мыса Березовый практически отсутствуют мягкие грунты, дно представлено главным образом глыбами, валунами и щебнем разной размерности, лежащими на коренных породах. В бухтах Бирхин и Большие Коты грунты более разнообразны, здесь

присутствуют одиночные валуны на песке, галька на песке и покрытые песком коренные породы. Минимальные значения поселения *M. herderiana* в бухте Большие Коты отмечены на гальке, покрывающей песок на глубинах 10 и 20 м. Между указанными изобатами обнажено скалистое дно местами покрытое пятнами песка. В этом месте плотность поселения и биомасса вида возрастают. У мыса Бирхин минимальные значения количественных показателей поселения *M. herderiana* приходится на одиночные валуны в полосе песков на глубине 10-12 м.

Таким образом, в результате количественного учета *M. herderiana* выяснено, что максимальных значений вид достигает на глубинах 3,5-5 м, где он составляет 31-77% количественных показателей таксоценоза. В бухтах Большие Коты и Бирхин в диапазоне этих же глубин *M. herderiana* доминирует по количественным показателям среди брюхоногих моллюсков. У мыса Березовый зона его преобладания приходится на 3,8-18 м, что связано с тем, что на протяжении всего профиля грунт представлен в основном неокатанными обломками пород, валунами и щебнем, которые являются наиболее предпочтительными для заселения у моллюсков данного вида.

6.3. Особенности распределения на различных типах горных пород. В районе исследований у мыса Березовый каменный материал на литорали представлен пятью типами пород (Timoshkin et al., 2003): гранитоиды без прожилок (1), гранитоиды с карбонатными и слюдяными прожилками (2), гранитоиды с микроклином и включениями граната (3), амфиболиты (4) и выветрелые и разрушенные гранитоиды (5). Каждый из этих типов пород по-разному взаимодействует с водой (Шварцев, 1998), в том числе байкальской, являющейся маломинерализованной гидрокарбонатно-кальциевой (Вотинцев, 1961). Первичные гранитоиды без прожилок (1) и гранитоиды с микроклином и включениями граната (3) более устойчивы к действию воды и сохраняют неизменный облик. Гранитоиды с карбонатными и слюдяными прожилками (2) активно выветриваются, их внешний вид изменяется в течение времени. В конце концов, они превращаются в выветрелые и разрушенные гранитоиды (5). Эта разновидность представлена на полигоне валунами со сложным скульптурным обликом, обусловленным выщелачиванием карбонатов. Амфиболиты (4) по взаимодействию с водой занимают промежуточное положение между первым и вторым типами пород.

В литорали у мыса Березовый преобладают гранитоиды без минеральных включений (57%). Второй тип пород составляет 9%, 3-й – 8%, 4-й – 20% и 5-й – 6%.

Максимальная плотность поселения *M. herderiana* (14200 экз. м⁻²) отмечена на выветрелых и разрушенных гранитоидах. На данном типе породы среднее значение численности его скопления (1219 экз. м⁻²) в 2-4 раза выше, чем на других. Результаты

ряда исследований (Кузнецов и др., 1962; Короновский, Якушова, 1991; и др.) показали, что на поверхности горных пород формируются биологические сообщества, ускоряющие процесс их разрушения. В результате последних экспериментальных исследований (Парфенова и др., в печати) выявлена большая избирательность заселения организмами (микроорганизмами, микрофитобентосом и мейобентосом) мраморных и гранитных субстратов по сравнению с амфиболитными. На выветрелых и разрушенных гранитоидах процесс их разрушения микроорганизмами идет уже очень интенсивно. Неровная поверхность камней данного типа увеличивает площадь взаимодействия фаз горная порода - вода, и, следовательно, возрастает количество бактерий и микрофитобентоса, создающих условия для развития животных (в том числе и брюхоногих моллюсков), для которых они служат кормом. Карбонаты, необходимые для построения раковины, легче усваиваются моллюсками из выщелоченных гранитоидов с карбонатными прожилками. Также неровная поверхность разрушенных камней позволяет животным, лучше закрепляться и выживать во время интенсивной гидродинамической активности в литоральной зоне.

6.4. Особенности распределения размерно-возрастного состава. Размерный состав *M. herderiana* на разных глубинах у мыса Березовый неоднороден.

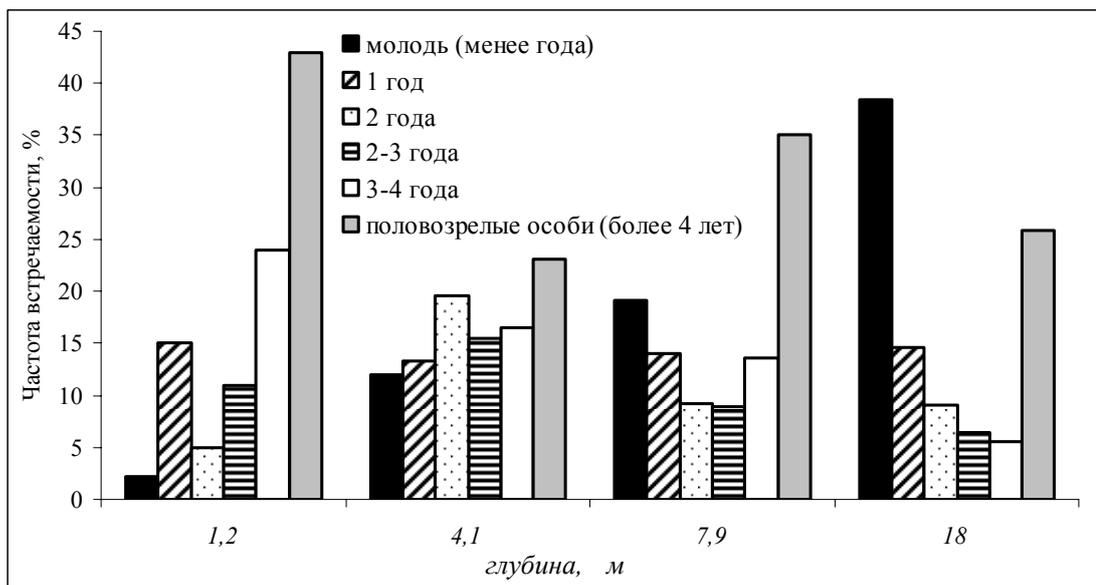


Рис. 10. Возрастной состав *M. herderiana* на различных глубинах у м. Березовый, август 2003 года.

На глубине 1,2 метра поселение представлено особями с высотой раковины от 1,6 до 7,8 мм, на 4,1 метра – от 0,7 до 8,1 мм, на 7,9 метров – от 0,8 до 8,7 мм и на 18 метров – от 0,8 до 9,4 мм. Количество молоди (возрастом менее года) увеличивается с нарастанием глубины от 2% на 1,2 метра до 38% на 18 метрах, где они доминируют

(рис.10). Половозрелые особи преобладают на глубинах 1,2; 4,1 и 7,9 метров (соответственно 43%; 23% и 35% от общего количества).

Половозрелые моллюски одного и того же возраста с глубины 18 м статистически достоверно ($p < 0,005$) больше по высоте и ширине раковины, чем особи с глубины 3-4 м при одинаковом количестве оборотов. Например, в возрасте 6 лет особи с глубины 3-4 м имеют максимальную высоту раковины 7,4 мм (в среднем $6,9 \pm 0,07$ мм) и ширину 4,7 мм (в среднем $4,4 \pm 0,03$ мм), а с глубины 18 м – соответственно 8,7 мм (в среднем $8,4 \pm 0,07$ мм) и 5,3 мм ($4,9 \pm 0,06$ мм). Индекс отношения ширины раковины к ее высоте (W/H) у них одинаков и составляет 0,6-0,7.

На возрастное распределение и темп роста *M. herderiana* влияют, вероятнее всего, локальные особенности гидрологических условий в различных зонах глубин озера. По результатам ряда исследований (Селин, 2003; Naylor, 2006; и др.), у морских моллюсков с понижением дна происходит увеличение размеров раковины за счет возрастания темпов ее роста. По данным В.В. Кузнецова (1953; 1956) и А.Н. Голикова (1959; 1960), внутривидовые различия в размерах морских моллюсков определяются в первую очередь температурой и гидродинамикой: в местах обитания со сглаженной амплитудой колебания температуры и волнового воздействия размеры гидробионтов и скорость их роста значительно выше.

С повышением глубины изменяется также соотношение особей *M. herderiana* с хорошо выраженной скульптурой на раковине и полным ее отсутствием. В целом, на глубинах от 1,2 до 7,9 м преобладают улитки с хорошо выраженной скульптурой на раковине (70 - 99%). На глубине 18 м доминируют особи с гладкой раковиной (67%), моллюски с неясной скульптурой составляют 26% и 7% ребристые.

Глава 6. Значение *Maackia herderiana* в питании литоральных видов рыб

Основу питания рыб, обитающих круглогодично на полигоне у мыса Березовый (черный хариус, большеголовая, каменная и песчаная широколобки), в период с 2000 по 2004 года составляли донные виды амфипод (46-93 % по массе). Только у сороги, нагуливающейся на полигоне летом, ведущую роль в питании играли брюхоногие моллюски (84% по массе, 81% по частоте встречаемости). В большинстве случаев (74%) они были единственным содержимым ее кишечника, в остальных их доля варьировала от 85 до 95%. Гастроподы, составляя в различные сезоны года 57-92% общей биомассы макрозообентоса, занимают в пище хариуса и трех видов широколобок незначительную долю (0,1-2,7% по массе), хотя и являются постоянными компонентами их пищевого комка в течение всего года. Наиболее часто

гастроподы встречены в желудках черного хариуса и большеголовой широколобки летом и осенью (25-28%), каменной широколобки – зимой (24%), но массовая доля моллюсков в их пищевом комке не превышала 6%. В пище песчаной широколобки во все сезоны отмечены самая низкая доля гастропод (0-6% по частоте встречаемости и 0-0,5% по массе). У всех рыб в пищевом комке постоянно присутствовали два вида брюхоногих моллюсков - *M. herderiana* и *Ch. maacki*. Исследования состава пищи черного хариуса и большой широколобки из других районов Байкала (б. Песчаная, Узуры (о. Ольхон) и м. Орловский), показали, что он имеет сходный характер с таковым у рыб с мыса Березовый.

Видовой состав брюхоногих моллюсков в пище сороги, нагуливающейся в районе мыса Березовый, представлен пятью видами: *Ch. maacki*, *M. herderiana*, *M. bithyniopsis*, *T. ciliata*, *Meg. baicalensis*. Первое место по частоте встречаемости и по массе занимал вид *Meg. baicalensis* (61% и 75%), далее - *M. bithyniopsis* (39% и 20%), остальные виды отмечены в незначительном количестве у 3-7% рыб.

Одной из основных характеристик, определяющих степень потребления организма рыбами, является его доступность (Шорыгин, 1952). Раковина моллюсков делает их малодоступными для многих видов рыб (Базикалова, Вилисова, 1959; Norton, 1988 и др.). Наличие глоточных зубов у представителей семейства карповых (сорога, лещ, елец, голянь) позволяет им дробить раковину улиток (Еремеева, 1948; Lammens, Hoogenboezem, 1991). Эксперименты по кормлению карпа моллюсками (Шпет, 1961) показали, что рыба выбирает улиток с менее твердой раковиной. Доля раковины у взрослых особей *M. herderiana* составляет 59-75% общей массы, что больше, чем у *Meg. baicalensis* - 36-49%. Менее твердая раковина у *Meg. baicalensis* делает данный вид главной и излюбленной пищей у сороги.

ВЫВОДЫ

1. Ареал эндемичного вида *M. herderiana* охватывает литоральную зону южной и средней котловин озера Байкал. Границы достигают мыса Ижимей (на острове Ольхон) по западу и мыса Бакланий по восточному побережью Байкала.

2. Максимальные значения плотности поселения и биомассы вида приурочены к интервалу глубин от 3 до 5 м. Моллюск предпочитает селиться на разрушенных гранитоидных валунах и камнях, имеющие сложный скульптурный облик, обусловленный выщелачиванием карбонатов.

3. *M. herderiana* составляет от 30 до 85 % как плотности поселения, так и биомассы таксоценоза гастропод на каменистой литорали у мыса Березовый.

Сезонные изменения количественных характеристик вида вносят основной вклад во внутригодовую динамику фауны брюхоногих моллюсков.

4. Вид *M. herderiana* представлен шестью размерно-возрастными группами. Количественные соотношения между этими группами изменяются в течение года, что связано с выходом молоди из яйцевых кладок и ростом моллюсков. Максимальный рост раковины *M. herderiana* происходит в летнее время, что ведет к переходу особей младших возрастов из одной размерной группы в другую и увеличением доли половозрелых улиток.

5. Все размерно-возрастные группы характеризуются соотношением полов, близким к равновесному. Наибольший вклад в воспроизводство популяции вносят молодые самки в возрасте 4-5 лет. Репродуктивный потенциал поддерживается неполовозрелыми особями, доля которых составляет до 90% в течение всего года.

6. В летний период в интервале глубин от 1,2 до 18 м существует пространственная неоднородность возрастного состава поселения *M. herderiana*: с ростом глубин последовательно уменьшается доля половозрелых особей и увеличивается количество молоди возрастом меньше года. Увеличение глубины обитания от 1,2 к 18 м сопровождается редукцией скульптуры на раковине и увеличением ее размеров при одном и том же возрасте, что обусловлено изменением гидрологического режима литорали по мере удаления от берега.

7. В отличие от классического S-образного роста палеарктических моллюсков у *M. herderiana* начальная его стадия длительнее в 1,5-4 раза. Рост тела запаздывает по сравнению с ростом раковины. Как и у большинства гастропод прирост раковины половозрелых особей *M. herderiana* незначительный. Наиболее интенсивный ее рост происходит в течение первых 4-х лет жизни до достижения половой зрелости. Продолжительность жизни составляет около 8 лет.

8. С ростом у *M. herderiana* изменяется форма раковины и соотношение ее массы и тела. Доля раковины у взрослых особей, населяющих верхнюю часть литорали, составляет до 70%, что в 2 раза больше, чем у палеарктических пресноводных моллюсков, и связано с обитанием их в зоне сильного волнового воздействия.

9. Вид *M. herderiana* является постоянным компонентом питания литоральных рыб Байкала. Влияние ихтиофауны на динамику плотности поселения вида незначительно.

**СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ
ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Timoshkin O.A., Suturin A.N., Maximova N.V., Semiturkina N.A., Galkin A.N., Kulikova N.N., Khanaev I.V., Röpstorf P. 2003. Rock preferences and microdistribution peculiarities of Porifera and Gastropoda in the shallow littoral zone of lake Baikal (East Siberia) as evidenced by underwater macrophotograph analysis // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*. Vol.4. P.193-200.
2. Maximova N.V. 2003. Distribution and age structure of endemic Baikalian gastropods *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) // Abstracts of International Symposium "Environmental change in Central Asia". Berliner Palaobiol. Abh. 02. Berlin. P.78-79.
3. Максимова Н.В., Непокрытых А.В., Широкая А.А., Рожкова Н.А., Ситникова Т.Я. 2003. Гастроподы и ручейники в биоценозах каменистой литорали Южного Байкала // Тезисы докл. II Междунар. науч. конф. "Озерные экосистемы: биологические процессы...". Минск – Нарочь. С.468-471.
4. Maximova N.V. 2004. New data on Baikalian endemic gastropoda *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) // Abstracts of the Conference "Molluscs of the Northeastern Asia and Northern Pacific: biodiversity, ecology, biogeography and faunal history". Vladivostok. 2004. P.97-98.
5. Sitnikova T.Ya., Shirokaya A.A., Maximova N.V. 2004. Geographical, bathymetrical and biotopical distribution of endemic Baikal gastropods // Abstracts of the Intern. Conference "Science for watershed conservation: multidisciplinary approaches for natural resource management". Ulan-Ude. 2004. P.181-182.
6. Максимова Н.В., Дзюба Е.В. 2005. Роль моллюсков в питании черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis*) // Тезисы докладов Четвертой Верецагинской Байкальской конференции. Иркутск. С.119-120.
7. Maximova N.V. 2006. Growth, population structure and age of the endemic Baikal snail *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae) // Abstracts of International Symposium "Speciation in Ancient Lakes, SIAL IV". Berlin. P.43.
8. Толмачева Ю.П., Дзюба Е.В., Вейнберг И.В., Гаврилова А.В., Рожкова Н.А., Максимова Н.В., Зубина Л.В. 2006. Питание каменной широколобки *Paracottus knerii* (Cottidae) в литорали Южного Байкала // *Вопросы ихтиологии*. Т.46(2). С.262-266.
9. Maximova N.V., Sitnikova T.Ya. 2006. Size, age and sex ratio in *Maackia herderiana* (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from South Baikal Lake // *Ruthenica*. Vol.16(1-2). P.97-104.
10. Максимова Н.В., Ситникова Т.Я., Мизандронцев И.Б. 2007. Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae) // *Зоология беспозвоночных*. Т.4(1). С.45-63.