

УДК 594.32:574.9

Н. Н. Паньков, Н. Б. Овчанкова, Н. Ю. Шадрин

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ФАУНА ГРЕБНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA) ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ, УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Обобщены оригинальные и литературные данные по фауне брюхоногих моллюсков подкласса Pectinibranchia востока Европейской России, Урала и Западной Сибири. Современный список гребнежаберных моллюсков насчитывает 46 видов. Наиболее богато представлено семейство затворок Valvatidae – в его составе установлено 27 видов. Семейство лужанок Bithyniidae насчитывает 15 видов. Среди живородок Viviparidae зарегистрировано 2 вида. Семейства Lithoglyphidae и Neritidae представлены одним видом каждое. На востоке Европейской России, включая западный макросклон Урала, выявлено 33 вида гребнежаберных моллюсков. Из них 32 вида зарегистрировано в бассейне Волги (включая Каму). На северо-востоке Европейской России (бассейны р. Мезени, Вычегды, Печоры и Коротаихи) обнаружено 12 видов. На восточном макросклоне Урала и в Западной Сибири выявлено 39 видов. Обсуждается таксономический и номенклатурный статус некоторых представителей подкласса. Проанализированы пространственные закономерности в изменении объема фаун и соотношении их зоогеографических групп. Основу фауны составляют европейско-западносибирские (52.2%), сибирские (13.1%) и европейские (10.9%) виды.

Ключевые слова: Восток Европейской России; Урал; Западная Сибирь; фауна; гребнежаберные моллюски.

N. N. Pan'kov, N. B. Ovchankova, N. Yu. Shadrin

Perm State University, Perm, Russian Federation

THE COMB-BRANCHIAL SNAILS FAUNA (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA) OF THE EAST OF THE EUROPEAN RUSSIA, THE URALS AND WESTERN SIBERIA

The original and published data of the gastropods fauna of Pectinibranchia subclass of the East of the European Russia, the Urals and Western Siberia are summarized. Recent list of comb-branchial snails has 46 species. Valvatidae family is most diversely represented – it includes 27 species. Bithyniidae family has 15 species. Only 2 species are registered among Viviparidae snails. Lithoglyphidae and Neritidae families include one type of each. There are 33 species of comb-branchial snails in the East of the European Russia, including the western slopes of the Urals; 32 species of them are registered in the Volga river basin (including the Kama river). In the North-East of the European Russia (the basins of the Mezen', Vychehga, Pechora and Korotaikha rivers) 12 species are found. There are 39 species on the eastern slopes of the Urals and Western Siberia. Taxonomic and nomenclatural statuses of some species of comb-branchial snails are discussed. Spatial patterns of change in the amount of the fauna of comb-branchial snails and the ratio of zoogeographical groups are analyzed. Basis of the fauna are species with European-West Siberian (52.2%), Siberian (13.1%) and European (10.9%) types of areal.

Key words: The East of the European Russia; the Urals; West Siberia; Fauna; Comb-branchial Snails.

Введение

Пресноводные гребнежаберные моллюски (подкласс Pectinibranchia) – животные малых и средних размеров с турбоспиральной, обычно правозавитой раковинной высотой до 50 мм, устье которой закрывается конхиолиновой или обызвествлённой крышечкой.

Гребнежаберные моллюски являются постоян-

ным компонентом зообентоса континентальных водоёмов. Они населяют самые разнообразные места обитания – от временных луж, родников и ручьёв до крупных рек, озёр и водохранилищ. Наряду с пресными, встречаются они и в солоноватых водах [Жадин, 1952].

В ряде типов водных экосистем гребнежаберные моллюски входят в число основных групп зообентоса. Получая массовое развитие, эти животные играют важную роль в трансформации ве-

щества и энергии, участвуют в процессах самоочищения водоёмов и формирования качества воды. Многие из них имеют большое значение в питании бентосоядных рыб, а также околводных и водоплавающих птиц.

Широко известна роль этих моллюсков как промежуточных хозяев трематод, вызывающих опасные паразитарные заболевания животных и человека. В частности, представители семейства *Vithuniidae* участвуют в передаче и распространении описторхоза, вызываемого кошачьей двуусткой *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884.

Большое видовое разнообразие, широкое распространение и высокая численность гребнежаберных моллюсков, их важная роль в экосистемах континентальных водоёмов и участие в паразитарных связях издавна привлекают внимание специалистов. Однако более или менее полные сведения о составе региональных фаун этих животных в литературе представлены скудно. Видовые списки, опубликованные в разные годы, почти не поддаются сопоставлению из-за существенных изменений во взглядах на систему *Pectinibranchia* и в подходах к их идентификации, набирающих темп с конца XX в.

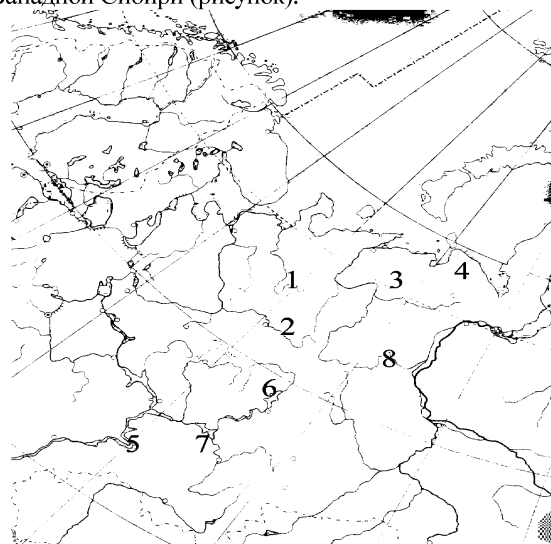
В отечественной малакологии эти изменения связаны, прежде всего, с именем Я.И. Старобогатова, стоящего у истоков авторитетной научной школы. Её особенностью является большое внимание к тонким различиям в пропорциях раковин, деталям строения половой системы и некоторым другим признакам, интерпретируемым специалистами как таксономически значимые. Это служило основанием для описания большого количества новых видов и восстановлению самостоятельного статуса видов, некогда сведенных в синонимы.

Следует заметить, однако, что в последние годы наметилась тенденция к возврату в лоно традиционной научной школы, связываемой в России с трудами В.И. Жадиной и признающей существование сравнительно небольшого количества полиморфных видов [Винарский, 2014; Кияшко, Солдатенко, Винарский, 2016]. Однако эта тенденция ещё не получила широкого распространения, и школа Я.И. Старобогатова продолжает оставаться популярной. Это приводит к тому, что работы авторов, придерживавшихся классических подходов, оказываются устаревшими в таксономическом отношении и непереводаемыми на «язык» современной номенклатуры. В то же время, работ, посвященных региональным фаунам *Pectinibranchia*, которые были бы выполнены на основе системы Я.И. Старобогатова, очень немного.

К настоящему времени в пределах европейской части России и Урала сравнительно хорошо изучены фауны гребнежаберных моллюсков бассейнов р. Мезени, Вычегды, Печоры [Лешко, 1998], Вятки [Шихова, 2004; Холмогорова и др., 2012], Средней

Волги [Виноградов, 2006; Михайлов, 2014], Верхней и Средней Камы [Шадрин, Паньков, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]. Имеются сведения о гребнежаберных моллюсках бассейнов р. Коротайхи [Лешко, 1998] и Оби [Хохуткин, Ерохин, Гребенников, 2003; Лазуткина, 2004; Масленников, 2015].

Настоящая работа является продолжением серии публикаций по фауне и зоогеографии пресноводных моллюсков Урала и прилегающих территорий [Шадрин, Паньков, 1994, 2000; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]. За последние годы не только значительно пополнились оригинальные коллекции, но и появились труды [Хохуткин, Ерохин, Гребенников, 2003; Шихова, 2004; Лазуткина, 2004; Долгин, 2009; Холмогорова и др., 2012; Михайлов, 2014, 2015; Масленников, 2015], позволяющие выполнить анализ региональных малакофаун с более широким, чем прежде, географическим охватом. Возникла необходимость обобщить данные для крупного региона, включающего значительную часть востока Европейской России, Урала и Западной Сибири (рисунок).



Район исследований:

- 1 – Бассейн р. Мезени; 2 – Бассейн р. Вычегды; 3 – Бассейн р. Печоры; 4 – Бассейн р. Коротайхи; 5 – Бассейн Средней Волги в пределах Самарской обл.; 6 – Бассейн Верхней и Средней Камы; 7 – Бассейн р. Вятки и Белой; 8 – Бассейн р. Оби, Ямал

Материал и методы

Основу оригинальных данных составляют результаты таксономической обработки моллюсков из фаунистических сборов и гидробиологических проб, отобранных в 1992-2015 гг. на разнотипных водоёмах бассейна Верхней и Средней Камы, а также в бассейне р. Чепцы в пределах Удмуртской республики. Коллекция (сухой материал, 70%-ный спирт) хранится на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного

го национального исследовательского университета.

При идентификации моллюсков применялся конхиологический (в том числе компараторный) метод с использованием эталонных рисунков раковин, любезно предоставленных в наше распоряжение Я.И. Старобогатовым в 1994 г., а также определителя Я.И. Старобогатова с соавторами [2004]. Стандартные промеры раковин проводились при помощи окуляр-микрометров бинокулярных микроскопов МБС-1 и МБС-9. При сопоставлении формы раковин идентифицируемых моллюсков с эталонными рисунками использовался рисовальный аппарат для бинокулярного микроскопа МБС-1.

Таксономической и номенклатурной основой

списка служит работа Я.И. Старобогатова с соавторами [2004].

Результаты и их обсуждение

Современный список гребнежаберных моллюсков востока Европейской России, Урала и Западной Сибири насчитывает 46 видов, относящихся к 5 семействам (таблица). Наиболее богато представлено семейство затворок Valvatidae – в его составе установлено 27 видов. Семейство лужанок Bithyniidae насчитывает 15 видов. Среди живородок Viviparidae зарегистрировано всего 2 вида. Семейства Lithoglyphidae и Neritidae представлены одним видом каждое.

Таксономический состав и географическое распространение гребнежаберных моллюсков востока Европейской России, Урала и Западной Сибири

Таксон	Регион								Географическое распространение
	Бассейн Мезени	Бассейн Вычегды	Бассейн Печоры	Бассейн Коротайхи	Бассейн Средней Волги (Самарская область)	Бассейн Верхней и Средней Камы	Бассейн Нижней Камы	Бассейн Оби	
Семейство Neritidae									
1. <i>Theodoxus astrachanicus</i> Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994	–	–	–	–	3, 4	–	–	–	Аз, НВ
Семейство Viviparidae									
2. <i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	–	1, 2	–	–	4	2, 5, 6, 8, 10	12, 13	–	Е
3. <i>Contectiana listeri</i> (Forbes et Hanley, 1835)	–	1, 2	–	–	3, 4	+	12, 13	11, 14, 15	Е, ЗС
Семейство Valvatidae									
4. <i>Valvata spirorbis</i> Draparnaud, 1865	–	–	–	–	–	2	–	15	Е, ЗС
5. <i>V. cristata</i> Mueller, 1774	1, 2	–	–	–	3, 4	6, 7, 11	7, 12, 13	11, 14, 15	Е, ЗС
6. <i>V. trochoidea</i> Menke, 1857	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	Е, ЗС
7. <i>V. andreana</i> Menzel, 1900	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	Е, ЗС
8. <i>V. geyeri</i> Menzel, 1900	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	Е, ЗС
9. <i>Cincinna discors</i> (Westerlund, 1879)	–	–	–	–	–	7	–	14, 15	Е, ЗС
10. <i>C. klinensis</i> (Milachevitch, 1881)	–	1, 2	–	–	3	8, 11	7, 12, 13	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
11. <i>C. depressa</i> (C. Pfeiffer, 1828)	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	–	2, 8, 10	11, 12, +	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
12. <i>C. macrostoma</i> (Steenbuch, 1847)	–	–	–	–	–	–	12	–	Е
13. <i>C. pulchella</i> (Studer, 1820)	–	1, 2	–	–	3, 4	2, 6, 7, 8, 10	11, 12, 13	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
14. <i>C. antiqua</i> (Sowerby, 1838)	–	–	–	–	–	2, 7, 10	–	11, 14, 15	Е, ЗС
15. <i>C. ambigua</i> (Westerlund, 1878)	–	–	–	–	–	7, 8	7, 12, 13	11, 14, 15	Е, ЗС
16. <i>C. chersonica</i> Chernogorenko et Starobogatov, 1987	1, 2	–	–	–	–	–	–	14, 15	ВЕ, ЗС
17. <i>C. liljeborgi</i> (Westerlund, 1897)	–	–	–	–	–	–	12	14, 15	Е, ЗС
18. <i>C. dilatata</i> (Eichwald, 1830)	1, 2	–	–	–	–	–	12, 13	14, 15	Е, ЗС
19. <i>C. obtusa</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	7, 12	14, 15	Е, ЗС
20. <i>C. piscinalis</i> (Mueller, 1774)	1, 2	1, 2	–	–	3, 4	2, 5, 6, 7, 8, 10, 11	7, 12, 13, +	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
21. <i>C. falsifluviatilis</i> Starobogatov, 1996	–	–	–	–	–	7	–	14, 15	Е, ЗС
22. <i>C. skorikovi</i> (Lindholm, 1911)	–	–	–	–	–	–	7, 13	14, 15	Е, ЗС

Окончание таблицы

Таксон	Регион								Географическое распространение
	Бассейн Мезени	Бассейн Вычегды	Бассейн Печоры	Бассейн Коротайхи	Бассейн Средней Волги (Самарская область)	Бассейн Верхней и Средней Камы	Бассейн Нижней Камы	Бассейн Оби	
23. <i>C. sibirica</i> (Middendorff, 1851)	–	–	–	–	–	–	13	11, 14, 16	ВЕ, С
24. <i>C. frigida</i> (Westerlund, 1885)	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	–	2, 10	12, 13	14, 15, 16	СЕ, С
25. <i>C. helicoidea</i> (Dall, 1905)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	С
26. <i>C. brevicula</i> (Kozhov, 1936)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15, 16	С
27. <i>C. confusa</i> (Westerlund, 1897)	–	–	–	–	–	–	–	11, 14, 15, 16	С
28. <i>C. aliena</i> (Westerlund, 1877)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15, 16	С
29. <i>C. ssorensis</i> (W. Dybowski, 1886)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	С
30. <i>C. antiquilina</i> (Mozley, 1936)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	ЗС
Семейство Lithoglyphidae									
31. <i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer, 1828)	–	–	–	–	4	–	–	–	Е
Семейство Bithyniidae									
32. <i>Codiella kickxii</i> (Westendorp, 1835)	–	–	–	–	–	–	12	–	Е
33. <i>Digvrcidum bourguignati</i> (Paladilhe, 1869)	–	–	–	–	–	–	13	–	ЮЕ
34. <i>Bithynia decipiens</i> (Millet, 1843)	–	–	–	–	–	–	13	14, 15	Е, ЗС
35. <i>B. curta</i> (Garnier in Picard, 1840)	–	–	–	–	–	9	–	14, 15, 16	Е, ЗС
36. <i>B. tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2	1, 2	1, 2	–	3, 4	2, 6, 7, 8, 10, 11	7, 12, 13, +	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
37. <i>B. producta</i> (Moquin-Tandon, 1855)	–	–	–	–	–	–	7, 12	–	Е
38. <i>Opisthorchophorus baudonianus</i> (Gassiez, 1859)	–	–	–	–	–	–	12, 13	14, 15	ЮЕ, ЗС
39. <i>O. troscheli</i> (Paasch, 1842)	–	1, 2	–	–	4	+	12, 13	11, 14, 15, 16	Е, ЗС
40. <i>O. abakumovae</i> Andreeva et Starobogatov, 2001	–	–	–	–	–	–	–	14, 15, 16	ЗС
41. <i>O. hispanicus</i> (Servain, 1880)	–	–	–	–	–	2, 10	12	9, 16	Е, ЗС
42. <i>O. valvatooides</i> Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995	–	–	–	–	–	–	12	9, 16	Е, ЗС
43. <i>Paraelona milachevitchi</i> Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	ВЕ, ЗС
44. <i>P. socialis</i> (Westerlund, 1886)	–	–	–	–	–	–	–	14, 15	ЮЕ, ЗС
45. <i>Boreoelona sibirica</i> (Westerlund, 1886)	–	–	–	–	–	–	13	16	ВЕ, С
46. <i>B. contortrix</i> (Lindholm, 1909)	–	–	–	–	–	–	–	16	С
Всего видов	7	9	3	2	10	17	25	39	46

Условные обозначения: Знаком «+» отмечены виды, известные по оригинальным неопубликованным данным. Цифрами отмечены виды, известные по литературным и опубликованным оригинальным данным: 1 – [Лешко, 1998]; 2 – [Лешко, Шадрин, Паньков, 2001]; 3 – [Виноградов, 2006]; 4 – [Михайлов, 2014]; 5 – [Таусон, 1947]; 6 – [Биология Воткинского..., 1988]; 7 – [Пирогов и др., 1993]; 8 – [Шадрин, Паньков, 1994]; 9 – [Beriozkina Levina, Starobogatov, 1995]; 10 – [Шадрин, Паньков, 2000]; 11 – [Хохуткин, Ерохин, Гребенников, 2003]; 12 – [Шихова, 2004]; 13 – [Холмогорова и др., 2012]; 14 – [Лазуткина, 2004]; 15 – [Долгин, 2009]; 16 – [Масленников, 2015].

Географическое распространение: Е – Европа; СЕ – Северная Европа; ВЕ – восточная Европа; ЮЕ – Южная Европа; Аз – бассейн Азовского моря; НВ – Нижняя Волга; С – Сибирь; ЗС – Западная Сибирь.

На востоке Европейской России, включая западный макросклон Урала, выявлено 33 вида гребнежаберных моллюсков. Из них 32 вида зарегистрировано в бассейне р. Волги (включая Каму). На северо-востоке Европейской России (бассейны р. Мезени, Вычегды, Печоры и Коротайхи) обнару-

жено 12 видов. На восточном макросклоне Урала и в Западной Сибири выявлено 39 видов.

Современный список гребнежаберных моллюсков бассейна р. Камы включает 30 видов. Из них 17 видов известны только по литературе. По литературным и оригинальным сведениям известно 12

видов. Один вид – *Valvata spirorbis* Draparnaud, 1865 – известен только по оригинальным данным.

Из списков гребнежаберных моллюсков восточной части Европейской России и Урала исключены живородки *Contectiana contecta* (Millet, 1813) и лужанки *Codiella leachi* (Sheppard, 1823).

Живородки *C. contecta* неоднократно указывались для бассейнов Средней Волги в пределах Самарской области [Виноградов, 2006; Михайлов, 2014], Средней Камы [Шадрин, Паньков, 2000; Хохуткин, Ерохин, Гребенников, 2003] и Восточного Урала [Хохуткин, Ерохин, Гребенников, 2003]. Это вполне соответствовало представлениям малакологов последней четверти XX в., согласно которым *C. contecta* – единственный представитель рода *Contectiana*, обитающий на территории Европейской России и Западной Сибири [Старобогатов, 1977]. Впоследствии оказалось, что под этим названием фигурирует группа близких видов. Из *C. contecta* s. lat. в Восточной Европе и Западной Сибири обитает только *Contectiana listeri* (Forbes et Hanley, 1835). *C. contecta* s. str. в своём распространении ограничен Северной Европой, и восточнее бассейнов Балтийского моря и Среднего Днепра этот вид не встречается [Черногоренко, Старобогатов, 1987; Черногоренко, 1988].

Лужанки *C. leachi* указаны для бассейна Средней Волги (Самарская обл.) Р.А. Михайловым [2014], и, как *Bithynia leachi* (Sheppard, 1823), А.В. Виноградовым [2006]. Под таким же названием эти моллюски фигурируют и в списках животных Воткинского водохранилища [Биология Воткинского..., 1988]. Однако эти моллюски в своем распространении ограничены севером Западной Европы; в пределах России их достоверные находки до сих пор известны только из бассейна Балтийского моря [Старобогатов, 1977; Старобогатов и др., 2004]. Считается, что все указания *Bithynia leachi* для остальной части России на самом деле относятся к разным видам рода *Opisthorchophorus* [Beriozkina, Levina, Starobogotov, 1995].

Объем фаун гребнежаберных моллюсков в разных частях востока Европейской России и Урала неодинаков. Наблюдается явственная тенденция их обеднения в направлении с юга на север. Так, если в бассейне р. Камы эти животные насчитывают 30 видов, то в бассейне р. Печоры, в малакологическом отношении, изученном весьма основательно [Лешко, 1998; Лешко, Шадрин, Паньков, 2001], их всего три.

Уменьшение объема фаун в направлении от низких широт к более высоким (в пределах изучаемого региона) установлено и для других групп моллюсков, а именно прудовиков [Винарский, 2014; Паньков, Овчанкова, Шадрин, 2015], шаровок и горошинок [Овчанкова, Паньков, Шадрин, 2015]. Однако в отношении гребнежаберных моллюсков

эта картина выглядит намного контрастнее: если видовое разнообразие прудовиков в бассейне р. Печоры меньше, чем в бассейне р. Камы в 1.7 раз, шаровок и горошинок – в два раза, то гребнежаберных моллюсков – на целый порядок. Это наблюдение согласуется с мнением Я.И. Старобогатова [1970], отмечавшего меньшую вагильность гребнежаберных моллюсков по сравнению как с лёгочными брюхоногими, так и шаровками и горошинками.

Фауна гребнежаберных моллюсков восточной части Европейской России, Урала и Западной Сибири представлена видами, имеющими различное географическое распространение.

Основу её (36 видов, или 78.3%) образуют элементы западно-палеарктического зоогеографического комплекса. Из них 27 видов (58.7%) характеризуются ареалами европейско-западносибирского типа. Шесть видов широко распространены в Европе, на восток они не идут далее восточных областей Русской равнины.

Четыре вида лужанок – *Digyracidum bourguignati* (Paladilhe, 1869), *Opisthorchophorus baudonianus* (Gassiez, 1859), *Opisthorchophorus valvatoides* Beriozkina et Starobogotov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995 и *Paraelona socialis* (Westerlund, 1886) – приурочены преимущественно к южным районам Западной Палеарктики. Для первого из них бассейн Нижней Камы, по-видимому, является северо-восточной окраиной ареала. Три других проникают на юг Западной Сибири и в Северный Казахстан.

Три вида гребнежаберных моллюсков характеризуются исключительно узкими ареалами. Два из них – *Cincinna antiquilina* (Mozley, 1936) и *O. abakumovae* Andreeva et Starobogotov, 2001 – являются эндемиками Западной Сибири [Лазуткина, 2004]. Область распространения третьего вида – астраханской лунки *Theodoxus astrachanicus* Starobogotov in Starobogotov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994 – ещё недавно была ограничена реками бассейна Азовского моря и дельтой р. Волги [Старобогатов и др., 2004]. В настоящее время он быстро осваивает водохранилища волжского каскада и уже отмечен в районе Самары [Курина, 2014].

Особо динамичным ареалом характеризуется *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828). Палеонтологические данные свидетельствуют, что ещё в плиоцене представители рода *Lithoglyphus* были широко распространены в разных географических областях Палеарктики. Их раковины обычны для неогеновых отложений Западной Европы, Причерноморья, Поволжья и Западной Сибири. Во время плейстоценовых оледенений большинство литоглифов вымерло, оставшиеся же были оттеснены ледниками к низовьям рек понтийского бассейна [Тютин, Слынько, 2008].

С потеплением климата в голоцене возникли предпосылки для восстановления доплейстоценовых ареалов многих видов. Однако вторичное расселение литоглифов, в отличие от многих других водных животных, длительное время сдерживалось водораздельными пространствами, оказавшимися для этих моллюсков эффективными географическими барьерами. Так, вплоть до самого конца XIX в. ареал *L. naticoides* был ограничен бассейнами Чёрного и Азовского морей. Лишь с постройкой системы каналов, связывающих реки бассейнов Чёрного, Балтийского и Северного морей, этот вид начал быстро расселяться по Европе, становясь обычным компонентом малакофауны континентальных водоёмов [Старобогатов, 1970].

В начале 1970-х гг. XX в. литоглиф был обнаружен в дельте р. Волги [Пирогов, 1972]. С этого времени начинается процесс его постепенного расселения вверх по течению, и уже в 2004–2007 гг. популяции данного вида отмечались в верхне-волжских водохранилищах [Тютин, Слынько, 2008].

Помимо западных палеарктов, заметный вклад в структуру фауны вносят элементы восточно-палеарктического комплекса, имеющие основную часть ареала в Сибири. На их долю приходится 19.6% совокупного видового богатства гребнежаберных моллюсков изучаемой территории. Из них шесть видов в западном направлении не выходят за пределы бассейна р. Оби. Два вида – *Cincinna sibirica* (Middendorff, 1851) и *Boreoelona sibirica* (Westerlund, 1886) – проникают на восточную окраину Русской равнины (в бассейн Нижней Камы). Ещё один вид – *Cincinna frigida* (Westerlund, 1885) – обычен в северных районах Европы вплоть до Скандинавии.

Анализ зоогеографического состава региональных фаун гребнежаберных моллюсков позволяет высказать некоторые соображения по поводу закономерностей в изменении их объёма в направлении с запада на восток. Как уже отмечалось, наибольшее количество видов гребнежаберных моллюсков зарегистрировано в бассейне р. Оби. На наш взгляд, это связано с лучшей изученностью Восточного Урала и Западной Сибири в малакологическом отношении. На это указывает тот факт, что в бассейне р. Оби отмечены некоторые европейско-западносибирские элементы, не известные в восточной части Европейской России. Таковы *Valvata andreana* Menzel, 1900, *Valvata geyeri* Menzel, 1900, *Valvata trochoidea* Menke, 1857, распространённые в Западной Европе, *Paraelona socialis* (Westerlund, 1886), имеющий основную часть ареала в Средиземноморье, и *Paraelona milachevitchi* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995, в европейской части ареала известный из Нижнего Днепра [Андреева,

Абакумова, 2003]. Вряд ли эти виды имеют дизъюнкцию в восточной части Европейской России, и на этой территории они тоже должны водиться. В таком случае, объем фауны гребнежаберных моллюсков этой территории может быть оценен приблизительно в 38 видов, т.е. практически столько же, сколько их известно из бассейна р. Оби.

С другой стороны, в малакофауне бассейна р. Оби имеются элементы, отсутствие которых на востоке Европейской России выглядит закономерным. К ним относятся виды с сибирским типом ареалов и эндемики Западной Сибири, компенсирующие выпадение из западносибирской малакофауны видов с европейским распространением.

Выводы

1. Современный список гребнежаберных моллюсков насчитывает 46 видов. Наиболее богато представлено семейство затворок Valvatidae – в его составе установлено 27 видов. Семейство лужанок Bithyniidae насчитывает 15 видов. Среди живородок Viviparidae зарегистрировано 2 вида. Семейства Lithoglyphidae и Neritidae представлены одним видом каждое.

2. На востоке Европейской России, включая западный макросклон Урала, выявлено 33 вида гребнежаберных моллюсков. Из них 32 вида зарегистрировано в бассейне р. Волги (включая Каму). На северо-востоке Европейской России (бассейны р. Мезени, Вычегды, Печоры и Кортаихи) обнаружено 12 видов. На восточном макросклоне Урала и в Западной Сибири выявлено 39 видов.

3. Фауна гребнежаберных моллюсков представлена видами, имеющими различное географическое распространение. Её основу составляют европейско-западносибирские (52.2%), сибирские (13.1%) и европейские (10.9%) виды.

Мы глубоко признательны Я.И. Старобогатову за эталонные рисунки раковин моллюсков, ценные консультации и проверку наших определений в период с 1994 по 2000 гг.

Библиографический список

- Андреева С.И., Абакумова Е.А. Моллюски рода *Paraelona* из водоемов Западно-Сибирской равнины (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) // *Ruthenica*, 2003. Vol. 13(2). P. 139–140.
- Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. 184 с.
- Винарский М.В. Легочные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) Урала и Западной Сибири: дис. ... докт. биол. наук. Омск, 2014. 547 с.
- Виноградов А.В. Фауна водных моллюсков Mollusca Самарской области // *Степи Северной Ев-*

- разии: тез. докл. IV Междунар. симпозиума. Оренбург, 2006. С. 97–99.
- Долгин В.Н. К изучению пресноводных моллюсков Сибири // Вестник Томского педагогического ун-та. 2009. Вып. 11(89). С. 174–180.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Наука, 1952. 376 с.
- Кияшко П.В., Солдатенко Е.В., Винарский М.В. Класс Брюхоногие моллюски // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. М.; СПб, 2016. Т. 2. Зообентос. С. 335–438
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН, 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Лазуткина Е.А. Пресноводные гребнежаберные моллюски Западной Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 211 с.
- Лешко Ю.В. Моллюски // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1998. Т. 5, ч. 1. 168 с.
- Лешко Ю.В., Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна и зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Западного Урала и Тимана // Тр. Коми научного центра УрО РАН. 2001. № 166. С. 152–164.
- Масленников П.В. Пресноводные моллюски водоемов бассейна реки Чулым (Средняя Обь): дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2015. 167 с.
- Михайлов Р.А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоёмов среднего и нижнего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН, 2014. Т. 16, № 5(5). С. 1766–1772.
- Михайлов Р.А. Эколого-фаунистический анализ пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2015. 188 с.
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisidioidea севера и востока Европейской России // Вестник Удмуртского ун-та, Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, вып. 2. С. 126–134.
- Паньков Н.Н., Овчанкова Н.Б., Шадрин Н.Ю. Фауна прудовиков (Gastropoda: Lymnaeidae) востока Европейской России и Урала // Вестник Пермского ун-та. Биология. 2015. Вып. 4. С. 317–326.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Вып. 6. С. 913–919.
- Пирогов В.В., Зинченко Т.Д., Андрианов В.А., Шкодин Н.В. Моллюски семейств Valvatidae и Bithyniidae бассейна реки Камы // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: тез. докл. конф. Тольятти, 1993. С. 115–116.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Планктон, бентос. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 152–174.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. С. 9–402.
- Тауш А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов, 1947. 321 с.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий, 2008. № 1. С. 51–58.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Малакофауна среднего течения р. Сылвы // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организации систем: тез. докл. Междунар. научной конф. Пермь, 1994. Ч. 2. С. 86–87.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна пресноводных моллюсков Пермской области // Вестник Пермского ун-та. Пермь, 2000. Вып. 2. Биология. С. 255–264.
- Шихова Т.Г. Фауна моллюсков бассейна реки Вятки и Вятско-Двинской водораздельной области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 27 с.
- Холмогорова Н.В., Каргапольцева И.А., Винарский М.В., Лазуткина Е.А. Материалы к фауне пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Удмуртской республики // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 2. С. 47–55.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. Моллюски: Биоразнообразие, экология. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 236 с.
- Черногоренко Е.В. О видовом составе вивипарид (Gastropoda, Viviparidae) Европы и Западной Азии // Зоол. журнал. Т. 67. № 5. С. 645–655.
- Черногоренко Е.В., Старобогатов Я.И. Обзор современных Viviparidae Европы // Моллюски. Результаты и перспективы исследований. Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1987. С. 145–147.
- Beriozkina G.V., Levina O.V., Starobogatov Ya.I. Revision of Bithyniidae from European Russian and Ukraine // Ruthenica, 1995. V. 5(1). P. 27–38.

References

- Andreeva S.I., Abakumova E.A. [Shellfish type of Paraclona from reservoirs of the West Siberian plain (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae)]. *Ruthenica*, 2003, V. 13 (2), pp. 139-140. (In Russ).
- Aleksevnina M.S., ed. *Biologija Votkinskogo vodochranilišča* [Biology of Votkinsk reservoir]. Irkutsk, Irkutsk University Publ., 1988. 184 p. (In Russ).
- Vinarsky M.V. *Legočnye molluski (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) Urala i Zapadnoj Sibiri* [Pulmonary mollusks (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) of Urals and Western Siberia]. *Dis... dokt. biol. nauk.* Omsk, 2014. 547 p. (In Russ).
- Vinogradov A.V. [The fauna of aquatic mollusks Mollusca of Samara region]. *Stepi Severnoj Evrazii* [Steppes of Northern Eurasia: Abstracts of the IV International Symposium]. Orenburg, 2006, pp. 97-99 (In Russ).
- Dolgin V.N. [To the study of freshwater shellfish of Siberia]. *Vestnik Tomskogo pedagogičeskogo universiteta*, 2009, V. 11 (89), pp. 174-180. (In Russ).
- Zhadin V.I. *Molluski presnych i solonovatykh vod SSSR* [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1952. 376 p. (In Russ).
- Kijashko P.V., Soldatenko E.V., Vinarsky M.V. [Class of Gastropoda]. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnych vod Evropejskoj Rossii* [Determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of the European Russia]. Moscow, St. Petersburg, 2016, V. 6. Zoobenthos, pp. 335-438. (In Russ).
- Kurina E.M. [The spread of alien species of macrozoobenthos in the tributaries of the Kuibyshev and Saratov reservoirs]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*, 2014, V. 16, N 1, pp. 236-242. (In Russ).
- Lazutkina E.A. *Presnovodnye grebnežabernye molluski Zapadnoj Sibiri* [Freshwater comb-branchial snails of Western Siberia]. *Dis... kand. biol. nauk.* Tomsk, 2004. 211 p. (In Russ).
- Leshko. Ju.V. [Molluscs]. *Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Fauna of the European North-East of Russia]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1998, V. 5, P. 1, pp. 1-168. (In Russ).
- Leshko. Ju.V., Shadrin N. Yu., Pan'kov N.N. [Fauna and zoogeographical characteristic of freshwater mollusks of the Western Urals and Timan]. *Trudy Komi naučnogo centra UrO RAN*. Syktyvkar, 2001, N 166, pp. 152-164. (In Russ).
- Maslennikov P.V. *Presnovodnye molluski vodoemov bassejna reki Čulym (Srednjaja Ob')* [Freshwater shellfish of waters of the river basin Chulym (Average Ob')]. *Dis... kand. biol. nauk.* Tomsk, 2015. 167 p. (In Russ).
- Mikhailov R.A. [The species composition of freshwater mussels reservoirs of middle and lower Volga region]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*, 2014, V. 16, N 5 (5), pp. 1766-1772. (In Russ).
- Mikhailov R.A. *Ėkologo-faunističeskij analiz presnovodnykh molluskov Srednej i Nižnej Volgi* [Ecological and faunistic analysis of freshwater mussels of Middle and Lower Volga river]. *Dis... kand. biol. nauk.* Togliatti, 2015. 188 p. (In Russ).
- Ovchankova N.B., Pan'kov N.N., Shadrin N.Yu. [Fauna and zoogeographical characteristics of mollusks of superfamily Pisidiidae of north and east of European Russia]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologija. Nauki o Zemle*, 2015, V. 25, Iss. 2, pp. 126-134. (In Russ).
- Pan'kov N.N., Ovchankova N.B., Shadrin N.Yu. [The fauna of mollusks (Gastropoda: Lymnaeidae) of east of European Russia and the Urals]. *Vestnik Permskogo Universiteta. Biologija*. 2015, Iss. 4, pp. 317-326. (In Russ).
- Pirogov V.V. [Finding of *Lithoglyphus naticoides* in the delta of Volga]. *Zoologičeskij žurnal*, 1972, Iss. 6, pp. 913-919. (In Russ).
- Pirogov V.V., Zinchenko T.D., Andrianov V.A., Shkodin N.V. [Shellfish of Valvatidae and Bithyniidae families of Kama River basin]. *Ėkologičeskije problemy bassejnov krupnykh rek* [Ecological problems of the major river basins: tes. rep. Conf.]. Togliatti, 1993, pp. 115-116. (In Russ).
- Starobogatov Ya.I. *Fauna molluskov i zoogeografičeskoe rajonirovanie kontinental'nykh vodoemov zemnogo šara* [The fauna of molluscs and zoogeographical zoning of the continental waters of the globe]. Leningrad, Nauka Publ., 1970. 372 p. (In Russ).
- Starobogatov Ya.I. [Class of Gastropoda]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh evropejskoj časti SSSR. Plankton, bentos* [Determinant of fresh-water invertebrates of the European part of USSR. Plankton, bentos]. Leningrad, Gydrometeoizdat Publ., 1977, pp. 152-174. (In Russ).
- Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Saenko E.M. [Molluscs]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossi i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2004, V. 6, pp. 9-492. (In Russ).
- Tauson A.O. *Vodnye resursy Molotovskoj oblasti* [Water resources of Molotov area]. Molotov, 1947. 321 p. (In Russ).
- Tutin A.V., Slyn'ko Yu.V. [The first discovery of the

- Black Sea mollusk *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and associated species-specific trematode in the basin of upper Volga]. *Rossijskij žurnal biologičeskich invazij*, 2008, N 1, pp. 51-58 (In Russ).
- Shadrin N.Yu., Pan'kov N.N. [Malacofauna of middle reaches of Sylva river]. *Ochranjaemye prirodnye territorii. Problemy vyjavlenija, issledovanija, organizacii sistem* [Protected areas. Identify problems, researching, organization systems. Abstracts of the International Scientific Conference]. Perm, 1994, P. 2, pp. 86-87. (In Russ).
- Shadrin N. Yu., Pan'kov N.N. [The fauna of freshwater molluscs of the Perm region]. *Vestnik Permskogo Universiteta*, 2000, Iss. 2 (Biology). pp. 255-264. (In Russ).
- Shihova T.G. *Fauna molluskov bassejna reki Vjatki i Vjatsko-Dvinskoj vodorazdel'noj oblasti* [Fauna of molluscs of Vyatka River Basin and Vyatka-Dvina watershed area]. *Avtoref. dis... kand. biol. nauk*. St. Petersburg, 2004. 27 p. (In Russ).
- Kholmogorova N.V., Kargapol'tseva I.A., Vinarski M.V., Lazutkina E.A. [Materials to the fauna of the freshwater gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Udmurt Republic]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologija. Nauki o Zemle*, 2012, Iss. 2, pp. 47-55. (In Russ).
- Hohutkin I.M., Erokhin N.G., Grebennikov M.E. *Molluski. Bioraznoobrazie, ekologija* [Shellfish: Biodiversity, Ecology]. Ekaterinburg, 2003. 236 p. (In Russ).
- Chernogorenko E.V. [About species composition of viviparids (Gastropoda, Viviparidae) in Europe and Western Asia]. *Zoologičeskij žurnal*, V. 67, N 5, pp. 645-655. (In Russ).
- Chernogorenko E.V., Starobogatov Ya.I. [Review of modern Europe Viviparidae]. *Molluski. Rezul'taty i perspektivy issledovanij* [Clams. Results and research perspectives. Eighth All-Union Conference on the study of molluscs]. Leningrad, Nauka Publ., 1987, pp. 145-147. (In Russ).
- Beriozkina G.V., Levina O.V., Starobogatov Ya.I. Revision of Bityniidae from European Russian and Ukraine. *Ruthenica*, 1995, V. 5(1), pp. 27-38.

Поступила в редакцию 02.09.2016

Об авторах

Паньков Николай Николаевич, кандидат биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; hydropsyche@yandex.ru; (342)2396501

Овчанкова Надежда Борисовна, аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; backdrift@mail.ru

Шадрин Николай Юрьевич, аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; shadrinn@rambler.ru

About the authors

Pan'kov Nikolaj Nikolaevič, candidate of biology, professor of Department of invertebrate zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; hydropsyche@yandex.ru; (342)2396501

Ovchankova Nadeshda Borisovna, graduate student at Department of invertebrate zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; backdrift@mail.ru

Shadrin Nikolaj Yur'evich, graduate student at Department of invertebrate zoology and water ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; shadrinn@rambler.ru