

**Обнаружение живых двустворок
Odhneripisidium (Tuvapisidium) (Bivalvia: Pisidiidae)**

Л.А. Прозорова, М.О. Засыпкина

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: lprozorova@mail.ru

Подрод *Tuvapisidium* Izzatullaev et Starobogatov, 1986 рода *Odhneripisidium* Kuiper, 1962 включает, наряду с пятью ископаемыми, три субфосильных вида, описанных из современных водоемов Горного Алтая и Тувы: *O. (T.) popovae* Starobogatov et Streletzkaja, 1967; *O. (T.) terekholicum* Izzatullaev et Starobogatov, 1986; *O. (T.) tuvaense* Izzatullaev et Starobogatov, 1986. Живые экземпляры этих трех видов обнаружены в оз. Торе-Холь на юго-востоке Тувы, что подтверждает их принадлежность к рецентной фауне. У найденных видов изучена морфология раковин и замка с использованием электронного микроскопа, уточнены и дополнены видовые характеристики, а также распространение.

**Discovery of living bivalves
Odhneripisidium (Tuvapisidium) (Bivalvia: Pisidiidae)**

L.A. Prozorova, M.O. Zasypkina

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,

Vladivostok 690022, Russia

e-mail: lprozorova@mail.ru

The subgenus *Tuvapisidium* Izzatullaev and Starobogatov, 1986 of the genus *Odhneripisidium* Kuiper, 1962 includes, along with five fossil species, three subfossil ones originating from recent drainage basins of the Altai Mountains and Tuva: *O. (T.) popovae* Starobogatov et Streletzkaja, 1967, *O. (T.) terekholicum* Izzatullaev et Starobogatov, 1986 and *O. (T.) tuvaense* Izzatullaev et Starobogatov, 1986. Living specimens of these species have been recorded from Tore-Khol' Lake in south-eastern Tuva for the first time. The morphology of the shell and hinge of these three species was studied with SEM. Morphological characters and distribution of *Tuvapisidium* species are more precisely described.

Подрод *Tuvapisidium* Izzatullaev et Starobogatov, 1986 к настоящему времени включает восемь рецентных и ископаемых видов пресноводных мелких двустворчатых моллюсков с наиболее крупной в пределах рода *Odhneripisidium* Kuiper, 1962 раковиной длиной до 3.5 мм. Четыре вида описаны из щебнистой толщи Кызылгирской свиты Чуйской впадины в Горном Алтае: *Odhneripisidium (Tuvapisidium)*

altaicum Popova et Starobogatov, 1970; *O. (T.) trigon* Popova et Starobogatov, 1970; *O. (T.) tshuicum* Popova et Starobogatov, 1970; *O. (T.) racovetzae* Popova et Starobogatov, 1970 [Попова и др., 1970]. Осадки с раковинами датируются средне-позднеплиоценовым временем [Попова, 1981], что соответствует последним срокам существования гигантского древнего Чуйского озера с эндемичной фауной [Девяткин, Старо-

богатов, 1961]. К этому же подроду, возможно, относится и пятый, найденный в тех же отложениях вид рода *Odhneri-
pisidium* – *O. paravincetianum* Popova et Starobogotov, 1970.

Кроме перечисленных пяти ископаемых еще три вида *Tuvapisidium* описаны из современных водоемов Горного Алтая и Тувы, принадлежащих обскому, енисейскому и центральноазиатскому бассейнам: *O. (T.) popovae* Starobogotov et Streletzkaja, 1967; *O. (T.) terekholicum* Izzatullaev et Starobogotov, 1986; *O. (T.) tuvaense* Izzatullaev et Starobogotov, 1986 [Старобогатов, Стрелецкая, 1967; Иззатуллаев, Старобогатов, 1986]. Долгое время эти виды были известны лишь по пустым раковинам и считались субфоссильными до тех пор, пока в оз. Торе-Холь на юго-востоке Тувы не были обнаружены живые экземпляры

[Прозорова, Засыпкина, 2001]. Моллюски были обнаружены в зоне харовых водорослей, появляющихся обычно на глубине 5–7 м и лишь изредка поднимающихся до уровня 1.5–2 м.

Данная находка подтвердила принадлежность подрода *Tuvapisidium* к рецентной фауне. Также удалось уточнить сведения по морфологии раковин и замка трех его современных видов на свежем материале с использованием электронного микроскопа, в то время как в первоописаниях этих видов приведены схематичные рисунки, выполненные с субфоссильных экземпляров, имеющих неизбежные для этого состояния повреждения. Кроме морфологических характеристик также уточнено распространение современных видов и типовое местонахождение *O. (T.) popovae*.

Материал и методы

Материал для данной работы получен в 1994 и 2001–2003 гг. в ходе экспедиций на озера Убсу-Нур и Торе-Холь, расположенные в Убсунурской котловине на юго-востоке Тувы. В солоноватоводном оз. Убсу-Нур двустворчатые моллюски не обнаружены. В пресноводном оз. Торе-Холь на приграничном с Монголией кластерном участке «Цугээр-Элс» Государственного природного биосферного заповедника (ГПБЗ) «Убсунурская котловина» на берегу были собраны пустые раковины, а на глубине 1.5–2 м живые представители подрода *Tuvapisidium*. Экземпляры, зафиксированные 75% этанолом, хранятся в малакологической коллекции Лаборатории пресноводных сообществ Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток).

В ходе разборки проб весь имеющийся в коллекции материал по *Tuvapisidium* разделен на три вида по кривизне фронтального сечения правых створок [Старобогатов и др., 2004] путем сравнения со стандартными рисунками, сделанными на основании типовых серий тувинских видов подрода. Створки трех экземпляров каждого вида разделены, промыты мыльным раствором, дистиллированной водой и 96% этанолом. После высушивания и напыления углерода или, в некоторых случаях, золота створки раковин сфотографированы при разном увеличении под электронным сканирующим микроскопом LEO-430, EVO-40 (C. Zeiss) в Центре коллективного пользования электронной микроскопии ДВО РАН (ИБМ ДВО РАН и БПИ ДВО РАН, г. Владивосток).

Состав, происхождение и распространение подрода *Tuvapisidium*

В ходе подробных морфологических исследований подтверждено, что в оз. Торе-Холь обитают три современных вида *Tuvapisidium* – *O. (T.) terekholicum*, *O. (T.) tuvaense* и *O. (T.) popovae*. Ареал последнего вида до сих пор оставался неясным, поскольку в описании его типовое местонахождение указано как «оз. Терехоль» без уточнения района Тувы [Старобогатов, Стрелецкая, 1967]. Последний момент имеет принципиальное значение, поскольку на картах и атласах советского периода на территории Тувы есть два озера с таким названием, расположенные в разных бассейнах – енисейском и убсунурском. Согласно более современным картам, на юге Тувы находится оз. Торе-Холь, а более северное оз. Тере-Холь принадлежит бассейну Малого Енисея. Причем последний водоем в отличие от первого, по нашим сведениям, малакологически еще не обследовался в виду его малой доступности. Основываясь на изложенных фактах, мы считаем, что типовым местонахождением *O. (T.) popovae* является оз. Торе-Холь Убсунурского бассейна (Тува, Эрзинский р-н), которое в первоописании ошибочно обозначено как «оз. Терехоль».

Современный ареал подрода включает бассейны Верхнего Енисея, Верхней Оби, бессточного оз. Убсу-Нур в западной Монголии и, возможно, некоторых других водоемов Котловины Больших озер, например, оз. Баян-Нур (пески Бориг-Дэл), где, судя по форме зубов замка, обитает вид *Tuvapisidium*, очень близкий *O. (T.) terekholicum* (см. рис. 83 по [Корнюшин, 1996]).

Особенности ареала и экологии подрода *Tuvapisidium* указывают на формирование его в проточных участках бассейна гигантского Чуйского озера или целой системы озер, существовавших в неогене вплоть до позднего плиоцена. Согласно геологическим и палеонтологическим данным, Чуйское озеро имело глубины от нескольких десятков до сотен метров и чистые воды, богатые кислородом и солями углекислого кальция с хорошо прогреваемыми поверхностными слоями [Попова и др., 1970]. В процессе обмеления озера котловина его постепенно заполнялась осадками, а эндемичная глубоководная фауна вымирала. Обитавшие на небольших глубинах *Tuvapisidium* сохранились до нашего времени в постоянных пресных озерных водоемах гобийского типа (по классификации Флоренсова [1968]) с частичным подземным питанием, имеющих глубины не менее 10 м и чистые, высокоминерализованные гидрокарбонатные воды. Такие водоемы расположены в котловинах южной и центральной Тувы, северо-западной Монголии и юго-восточного сектора Горного Алтая, что и определяет современный ареал подрода – Тувинская котловина, Чуйская котловина, Убсунурская котловина, Котловина Больших озер. Кроме *Tuvapisidium* этим бассейнам также свойственны несколько эндемичных таксонов пресноводных легочных моллюсков [Прозорова, Шарый-Оол, 1999; Старобогатов и др., 2004].

Ниже приводятся фаунистико-таксономические данные по трем рецентным видам подрода *Tuvapisidium*.

Семейство **Pisidiidae** Gray, 1857

Подсемейство **Neopisidiinae**

Korniushin, 1989

Род *Odhneripisidium* Kuiper, 1962

Типовой вид. *Pisidium stewarti* Preston, 1909; по первоначальному обозначению.

Подрод *Tuvapisidium*

Izzatullaev et Starobogatov, 1986

Типовой вид. *Odhneripisidium popovae* Starobogatov et Streletzkaja, 1967; по первоначальному обозначению.

Odhneripisidium (Tuvapisidium) popovae
Starobogatov et Streletzkaja, 1967

Рис. 1А–С

Odhneripisidium (Tuvapisidium) popovae Starobogatov et Streletzkaja, 1967: Старобогатов, Стрелецкая, 1967: 257, рис. 71; Корнюшин, 1996, с. 150; Прозорова, Засыпкина, 2001, с. 98; Старобогатов и др., 2004, с. 63, табл. 55, рис. 7–9.

Голотип. ЗИН РАН, г. С.-Петербург.

Типовое местонахождение. Оз. Торе-Холь, Тува, Эрзинский р-н (в первоописании – «оз. Терехоль, Тувинская АССР»).

Материал. Тува, Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, 13.07.1994 г., глубина 1.2 м, песок, заросли хары, 5 экз., сбор М.О. Засыпкиной; коллекционный номер IBSS-№ 1553.

Распространение. Басс. верхний Енисея (Тувинская котловина, мелкий водоем рядом с оз. Чагытай), басс. оз. Убсу-Нур (Убсунурская котловина, оз. Торе-Холь).

Экологическая характеристика. Встречается в малых водотоках с родниковым питанием и в пресных озерах гобийского типа в местах выхода родниковых вод, обычно на глубинах более 1 м на песчаном грунте с наилком в зоне харовых водорослей.

Odhneripisidium (Tuvapisidium) tuvaense
Izzatullaev et Starobogatov, 1986

Рис. 1D–F

Odhneripisidium (Tuvapisidium) tuvaense Izzatullaev et Starobogatov, 1986: Иззатуллаев, Старобогатов, 1986: 63, рис. 13; Корнюшин, 1996, с. 150; Прозорова, Засыпкина, 2001, с. 98; Старобогатов и др., 2004, с. 64, табл. 55, рис. 10–12.

Голотип. ЗИН РАН, г. С.-Петербург.

Типовое местонахождение. Оз. Торе-Холь, Тува, Эрзинский р-н (в первоописании – «оз. Терехоль, Тувинская АССР»).

Материал. Тува, Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, 18.07. 2001 г., глубина 1.2 м, песок, заросли хары, 9 экз., сбор М.О. Засыпкиной; коллекционный номер IBSS-№ 4241.

Распространение. Ареал вида охватывает басс. оз. Убсу-Нур (Убсунурская котловина, оз. Торе-Холь), верховья Оби в пределах Чуйской котловины (оз. Камышистое) и, вероятно, водоемы Котловины Больших озер на западе Монголии (оз. Баян-Нур).

Экологическая характеристика. Встречается в пресных озерах гобийского типа в местах выхода родниковых вод, обычно на глубинах более 1 м на песчаном грунте с наилком в зоне харовых водорослей.

Odhneripisidium (Tuvapisidium)
terekholicum

Izzatullaev et Starobogatov, 1986

Рис. 1G–I

Odhneripisidium (Tuvapisidium) terekholicum Izzatullaev et Starobogatov, 1986: Иззатуллаев, Старобогатов, 1986: 62, рис. 11; Корнюшин, 1996, с. 150; Прозорова, Засыпкина, 2001, с. 98; Старобогатов и др., 2004, с. 64, табл. 55, рис. 13–15.

Голотип. ЗИН РАН, г. С.-Петербург.

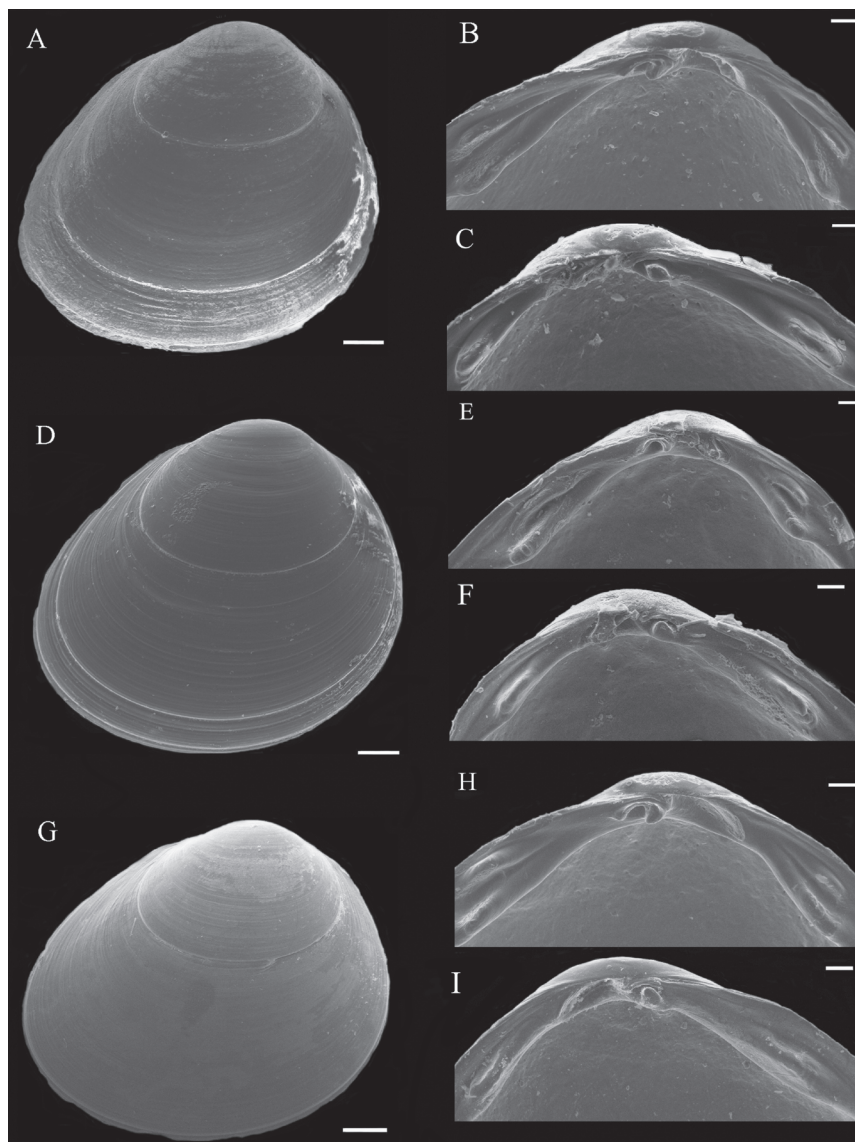


Рис. 1. Раковины и замки трех видов *Odhneripisidium* (*Tuvapisidium*) из Тувы: **A** – левая створка *O. (T.) popovae* Starobogatov et Streletzkaja, латерально; **B** – замок правой створки *O. (T.) popovae*; **C** – замок левой створки *O. (T.) popovae*; **D** – левая створка *O. (T.) tuvaense* Izzatullaev et Starobogatov, латерально; **E** – замок правой створки *O. (T.) tuvaense*; **F** – замок левой створки *O. (T.) tuvaense*; **G** – левая створка *O. (T.) terekholicum* Izzatullaev et Starobogatov, латерально; **H** – замок правой створки *O. (T.) terekholicum*; **I** – замок левой створки *O. (T.) terekholicum*. Масштаб: **A, D, G** – 300 мкм; **B, C, E, F, H, I** – 100 мкм.

Fig. 1. Shells and hinges of three species of the *Odhneripisidium* (*Tuvapisidium*) from Tuva: **A** – left valve of *O. (T.) popovae* Starobogatov et Streletzkaja, lateral view; **B** – hinge of right valve of *O. (T.) popovae*; **C** – hinge of left valve of *O. (T.) popovae*; **D** – left valve of *O. (T.) tuvaense* Izzatullaev et Starobogatov, lateral view; **E** – hinge of right valve of *O. (T.) tuvaense*; **F** – hinge of left valve of *O. (T.) tuvaense*; **G** – left valve of *O. (T.) terekholicum* Izzatullaev et Starobogatov, lateral view; **H** – hinge of right valve of *O. (T.) terekholicum*; **I** – hinge of left valve of *O. (T.) terekholicum*. Scale bar: **A, D, G** – 300 μm ; **B, C, E, F, H, I** – 100 μm .

Типовое местонахождение. Оз. Торе-Холь, Тува, Эрзинский р-н (в первоописании – «оз. Терехоль, Тувинская АССР»).

Материал. Тува, Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь, 27.07 2001 г., глубина 1.2 м, песок, заросли хары, 1 экз., сбор М.О. Засыпкиной; коллекционный номер IBSS-№ 4243.

Распространение. Южная Тува (оз. Торе-Холь) и, вероятно, Западная Монголия (оз. Баян-Нур).

Экологическая характеристика. Встречается в пресных озерах гобийского типа в местах выхода родниковых вод, обычно на глубинах более 1 м на песчаном грунте с наилком в зоне харовых водорослей.

Морфология раковин и замка рецентных видов подрода *Tuvapisidium*

Все три обнаруженных в оз. Торе-Холь вида мелких двустворок подрода *Tuvapisidium* характеризуются толстостенными светлыми раковинами округло-треугольной формы. Макушки узкие, спинной край створок укорочен. Наружная поверхность раковин сглаженная, покрытая лишь тонкими линиями нарастания, на фоне которых выделяются 1–2 более грубые линии остановки (рис. 1А, D, G). Отпечатки заднего аддуктора и сифонального ретрактора слиты в форме неправильного овала, выделяющегося гладкой поверхностью. Крайне неравномерно расположенные поры диаметром до 10 мкм сосредоточены главным образом под замочной площадкой (рис. 2), включая латеральные зубы. У *O. (T.) popovae* расстояние между порами составляет 35–100 мкм, чаще 70–100 мкм, что близко по значению к расположению пор у среднеазиатского вида *O. (Kui-peripisidium) prashadi* (Odhner, 1937) [Иззатулаев, Корнюшин, 1993]. Морфология пор *Tuvapisidium* своеобразна – вход в поровый канал не перпендикулярен поверхности створки, а расположен под небольшим углом к ней с наклоном в сторону макушки. Вследствие этого наружное отверстие пор в раковинах

Tuvapisidium не округлое, как у других изученных групп мелких двустворок [Слугина и др., 2006], а овально-треугольное, гротообразное.

Как и у других видов подрода *Tuvapisidium*, у тувинских двустворок интровертированный лигамент глубоко погружен в толщу раковины; лигаментная ямка треугольной формы достигает нижнего края замочной площадки [Корнюшин, 1996] (см. рис. 1). Замочная площадка довольно широкая. Замок типичного для Pisidioidea гетеродонтного кардиоидного типа [Скарлато, Старобогатов, 1986; Корнюшин, 1996]. Его морфология и обозначение разных элементов приводится по Корнюшину [1996].

Раковины разных видов подрода *Tuvapisidium* различаются между собой формой створок, их фронтального сечения и кардинальных зубов замка [Иззатулаев, Старобогатов, 1986; Корнюшин, 1996; Старобогатов и др., 2004]. Латеральные зубы у трех рассматриваемых видов хорошо развиты и имеют сходные размеры и форму. Вышесказанное иллюстрирует рис. 1, на котором впервые представлены фотографии раковин и замыкающего аппарата *Tuvapisidium*.

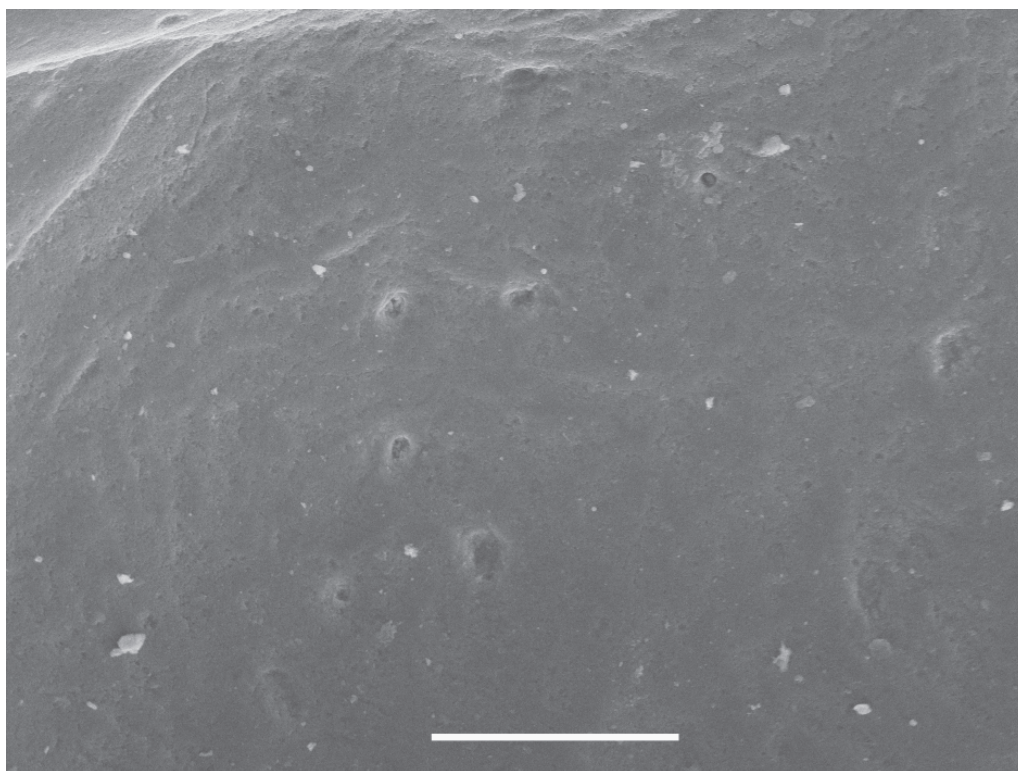


Рис. 2. Подвершинный участок внутренней поверхности раковины *Odhneripisidium (Tuvapisidium) popovae* Starobogatov et Streletzkaja с порами. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 2. Subumbonal section of the shell interior surface of *Odhneripisidium (Tuvapisidium) popovae* Starobogatov et Streletzkaja with pores. Scale bar: 100 μ m.

У *O. (T.) popovae* раковина наиболее крупная по сравнению с двумя другими видами (длина более 3 мм), с узкими, сильно выступающими макушками (рис. 1А). Лигаментная ямка длинная и широкая. Кардинальный зуб правой створки (3ас) сильно изогнут, немного расширен на переднем конце, а на заднем расширен резко и глубоко раздвоен (рис. 1В). Верхний кардинальный зуб (2ас) левой створки тонкий, слабо и плавно изогнутый, нижний (4ас) – дуговидно изогнутый, почти полукруглый (рис. 1С).

У *O. (T.) tuvaense* раковина с относительно широкими, выступающими

макушками (рис. 1D). От двух других видов раковина *O. (T.) tuvaense* отличается наименьшей выпуклостью створок и относительно большей шириной макушек. Раковины живых экземпляров данного вида из оз. Торе-Холь оказались крупнее, чем пустые створки типовой серии из того же водоема [Иззатуллаев, Старобогатов, 1986]. Длина, ширина и выпуклость раковины наиболее крупного экземпляра из наших сборов составляет соответственно 3.1, 3.0 мм и 0.85 мм против указанных ранее для голотипа *O. (T.) tuvaense* 2.75, 2.6 мм и 0.85 мм, соответственно [Иззатуллаев, Старобогатов, 1986]. Кардинальный зуб правой

створки (Зас) изогнут равномерно и несколько слабее, чем у *O. (T.) popovae*. Утолщены оба его конца, но задний в два раза шире переднего. В отличие от *O. (T.) popovae* задний конец этого зуба не раздвоен (рис. 1Е). Верхний кардинальный зуб (2ас) левой створки как и у *O. (T.) popovae* тонкий, плавно изогнутый, нижний (4ас) в отличие от двух других видов подрода – резко изогнутый, почти треугольной формы (рис. 1F).

Раковина *O. (T.) terekholicum* с узкими наименее выступающими макушками (рис. 1G). Лигаментная ямка значительно короче, чем у двух других видов, примерно равная по длине замочной площадки. Кардинальный зуб правой

створки (Зас) изогнут равномерно и несколько слабее, чем у *O. (T.) popovae*. В отличие от *O. (T.) tuvaense* заметно утолщен лишь его задний конец. В первоописании вида указано, что его задний конец раздвоен [Иззатуллаев, Старобогатов, 1986]. У наших экземпляров под электронным микроскопом заметна лишь вмятина вдоль середины заднего конца зуба, что под световым микроскопом может выглядеть как настоящее раздвоение (рис. 1H). Верхний кардинальный зуб (2ас) левой створки как и у предыдущих видов тонкий, но в отличие от них спрямленный, нижний (4ас) сходен с таковым у *O. (T.) popovae* – дуговидно изогнутый, почти полукруглый (рис. 1I).

Благодарности

Авторы благодарны Андриану Дугаровичу Додуку, Николаю Ивановичу Путинцеву (Республика Тува) за организацию поездок на оз. Торе-Холь, Денису Владимировичу Фоми-ну (ИБМ ДВО РАН, г. Владивосток) за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе. Рабо-

та выполнена при поддержке гранта Президиума ДВО РАН «Общие элементы и генезис байкальской и дальневосточной фауны моллюсков по данным молекулярно-генетических и сравнительно-морфологических исследований» №№ 06-III-A-06-475 и 09-III-A-06-181.

Литература

- Девяткин Е.В., Старобогатов Я.И. 1961. О фауне пресноводных моллюсков из эоплейстоценовых отложений горного Алтая // Доклады АН СССР. Т. 141, № 1. С. 1179–1182.
- Иззатуллаев З.И., Корнюшин А.В. 1993. Анатомические особенности некоторых малоизученных моллюсков семейств Pisidiidae и Euglesidae (Bivalvia, Pisidioidea) горных областей Средней Азии // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 3, № 1. С. 25–30.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И. 1986. Виды рода *Odhneripisidium* (Bivalvia Pisidiidae) фауны СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 148. С. 54–70.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики: фауна, систематика и филогения. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАНУ. 176 с.
- Попова С.М. 1981. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий (систематический состав, биостратиграфия, история малакофауны, палеолимнология). М.: Наука. 188 с.
- Попова С.М., Девяткин Е.В., Старобогатов Я.И. 1970. Моллюски кызылгирской свиты Горного Алтая. М.: Наука. 95 с.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О. 2001. О нахождении живых экземпляров моллюсков

- подрода *Tivapisidium* рода *Odhneripisidium* (*Bivalvia*, *Luciniformes*, *Pisidiidae*) // IV региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых: Тезисы докладов. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 98.
- Прозорова Л.А., Шарый-Оол М.О. 1999. Водные легочные моллюски (*Gastropoda*, *Pulmonata*) Тувы // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Т. 3. С. 11–25.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1986. Опыт новой системы индексации зубов замка у двустворчатых моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 148. С. 33–38.
- Слугина З.В., Ситникова Т.Я., Семитуркина Н.А. 2006. Поры в раковинах двустворчатых моллюсков семейства *Euglesidae* (*Mollusca*: *Bivalvia*) из Южного Байкала // *Ruthenica* (Российский малакологический журнал). Т. 16, № 1–2. С. 113–117.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука. Т. 6. С. 9–492.
- Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. 1967. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 221–268.
- Флоренсов Н.А. 1968. Некоторые особенности котловин крупных озер Южной Сибири и Монголии // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука. С. 59–74.