

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

---

**ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ**



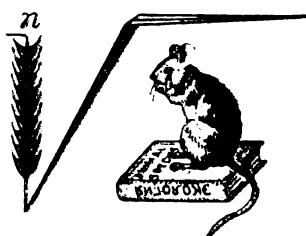
**СВЕРДЛОВСК  
1969**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

---

Вып. 71 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1969

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ



СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Уральского филиала АН СССР

Ответственный редактор доктор биол. наук **В. Н. Павлинин**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 71

Труды Института экологии растений и животных

1969

УДК 591.5:594

И. М. ХОХУТКИН

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ БОЛОТНОЙ ЖИВОРОДКИ  
*VIVIPARUS CONTESTUS* (MILL.)

ВВЕДЕНИЕ

Живородки представляют собой интересный объект для изучения вопросов экологии и изменчивости, о чем свидетельствуют многочисленные работы А. П. Павлова (1925), В. И. Жадина (1927, 1928 а, б), Франца (Franz, 1932), Спула (Spoel, 1958), А. З. Мирошниченко (1958), Р. Я. Табояковой (1959, 1960, 1964) и П. В. Терентьева (1961). В. И. Жадин (1927, 1928 а, б) в работах по экологии и изменчивости речной живородки подчеркивает, что каждому типу водоема или даже стации соответствует особая экологическая форма, хорошо характеризуемая определенными признаками. П. В. Терентьев (1961), касаясь некоторых перечисленных и ряда других работ по изменчивости моллюсков, приходит к аналогичному выводу.

В то же время известно, что экологические особенности различных популяций вида в разных районах ареала оказывают влияние на его морфологический облик, что, в частности, наблюдалось нами (Хохуткин, Бирлов, 1966) при изучении популяций полиморфного наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) и болотной живородки. Как показал С. С. Шварц (1965), определенные методы позволяют изучать зависимость между экологической и генетической структурой популяций. Такого рода анализ применим ко всем видам вообще, но в первую очередь к полиморфным и сильно изменчивым видам. К последним как раз относятся все живородки. В связи с этим нами, наряду с изучением некоторых вопросов изменчивости болотной живородки в условиях Среднего Урала, т. е. в восточной части ее ареала, проведены исследования по экологии этого вида.

МАТЕРИАЛ  
И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили сборы в двух изолированных друг от друга, заболачивающихся, но питающихся родниковыми водами прудах. Оба они расположены в пойме р. Калиновки, на Среднем Урале, недалеко от Свердловска и относится к системе р. Оби. Мы условно обозначили эти водоемы как «Совхоз» и «Ломоносово» — по близлежащим от них населенным пунктам. Сбор в «Ломоносово» был произведен 22 апреля 1966 г., в «Совхозе» — 22 мая 1966 г. В середине июля был произведен химический анализ воды на

Таблица 1

Сравнительная характеристика двух популяций живородок по ряду признаков

Молодые и самки												Самцы							
Колич. эмбрионов в яйцеводах самок по группам																			
I				II				III											
Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника	Бодяк, ♂/сг	Омника				
0*	280	3	1,6—5,9	4,2	0,06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
1	33	4 <sup>1/2</sup>	9,3—18,1	14,00	0,40	—	—	—	—	—	—	33	18	12,4—15,7	14,4	0,22			
2	21	4 <sup>3/4</sup>	16,8—22,1	20,3	0,35	0—4	7	0,32	0—5	0—7	7	7	31	4 <sup>9/10</sup>	17,0—21,4	0,20			
3	60	5	19,4—26,8	22,8	0,22	0—10	27,6	4,6	1—8	0,8	0,3	—	1	71	5 <sup>2/5</sup>	19,0—25,2	0,17		
4	56	5	24,4—31,3	27,1	0,22	0—23	63,7	11,4	1—11	26	0,5	—	—	5	5	21,8—28,9	0,25		
5	31	5 <sup>1/4</sup>	28,7—34,8	31,6	0,29	5—32	47,1	15,2	1—12	27	0,9	—	—	29	5 <sup>1/20</sup>	24,7—32,5	0,33		
6	2	6	35,5—37,1	34,8	—	36—39	75	37,2	0—1	1	0,5	—	—	0	—	—	—		
0*	177	2 <sup>2/6</sup>	2,0—5,7	3,8	0,06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
2	3	4 <sup>3/4</sup>	18,6—19,4	19,0	0,23	—	—	0—2	2	0,7	—	—	2	4	4 <sup>1/2</sup>	18,6—19,6	0,22		
3	39	4 <sup>3/4</sup>	19,7—26,9	23,4	0,32	0—8	64	1,6	3—20	382	9,8	2—10	12	3	28	5	19,1—25,5	0,33	
4	103	5 <sup>1/10</sup>	23,9—31,7	27,8	0,20	0—20	387	3,7	1—29	1504	14,6	3—18	58	0,6	4	83	4 <sup>3/5</sup>	22,1—28,7	0,16
5	89	5 <sup>5/6</sup>	27,7—34,7	31,2	0,17	0—23	396	4,4	4—40	1753	19,7	3—13	73	0,8	1	51	4 <sup>3/5</sup>	24,7—31,7	0,23
6	2	5 <sup>3/4</sup>	34,0—35,7	34,8	—	2—4	6	3,0	6—21	37	18,5	—	10	5,0	—	1	5 <sup>1/2</sup>	—	33,5

\* Эмбрионы.

содержание гидрокарбонатов, карбонатов, кальция и магния<sup>1</sup>. Содержание некоторых химических ингредиентов в воде исследуемых водоемов характеризуется следующими цифрами, мг/л:

	$\text{HCO}_3'$	$\text{CO}_3''$	$\text{Ca}''$	$\text{Mg}''$
«Ломоносово» .....	36,6	24,0	14,0	13,4
«Совхоз» .....	109,8	0	20,0	31,6

Из данных анализа видно, что первый водоем отличается несколько пониженной, а второй, наоборот, повышенной минерализацией (по классификации О. А. Алекина, 1953).

Из водоема «Ломоносово» сделана выборка в количестве 403 экз. (самок и самцов разных возрастов), из водоема «Совхоз» — 404 экз. Штангенциркулем по общепринятой схеме было произведено измерение параметров раковин, а затем рассчитаны средние значения высоты раковины ( $x$ ) с их ошибками и коэффициенты вариации ( $C$ ). Последние вычислялись по формуле  $C = \frac{\delta \cdot 100}{x}$ , где  $\delta$  — среднее квадратическое уклонение, мм.

Автор глубоко благодарен И. А. Поблагуеву и В. Е. Береговому за помощь в сборе материала.

Как обычно бывает у живородок, самцы в обоих водоемах мельче самок (табл. 1). В водоеме «Ломоносово» соотношение полов составило 1:1, а в водоеме из «Совхоза» превалировали самки (1,4:1). Отношение количества эмбрионов, извлеченных из яйцеводов самок, к количеству самок в водоеме «Ломоносово»

7,8, а к обоим полам вместе 3,9; в водоеме «Совхоз» 19,8 и 11,6, соответственно. В обоих водоемах встречаются самки и самцы до 6 лет (см. табл. 1). Спурл (Spoel, 1958) указывает на продолжительность жизни болотной живородки до 7—10 лет, а речной — до 11. В водоеме «Ломоносово» трехлетние самки и самцы составляют максимальное количество особей, за ними следуют четырехлетки; в водоеме «Совхоз» максимальное количество приходится на долю четырехлеток, а за ними следуют пятилетние особи (табл. 2).

Таблица 2  
Соотношение возрастных групп  
в популяциях, %

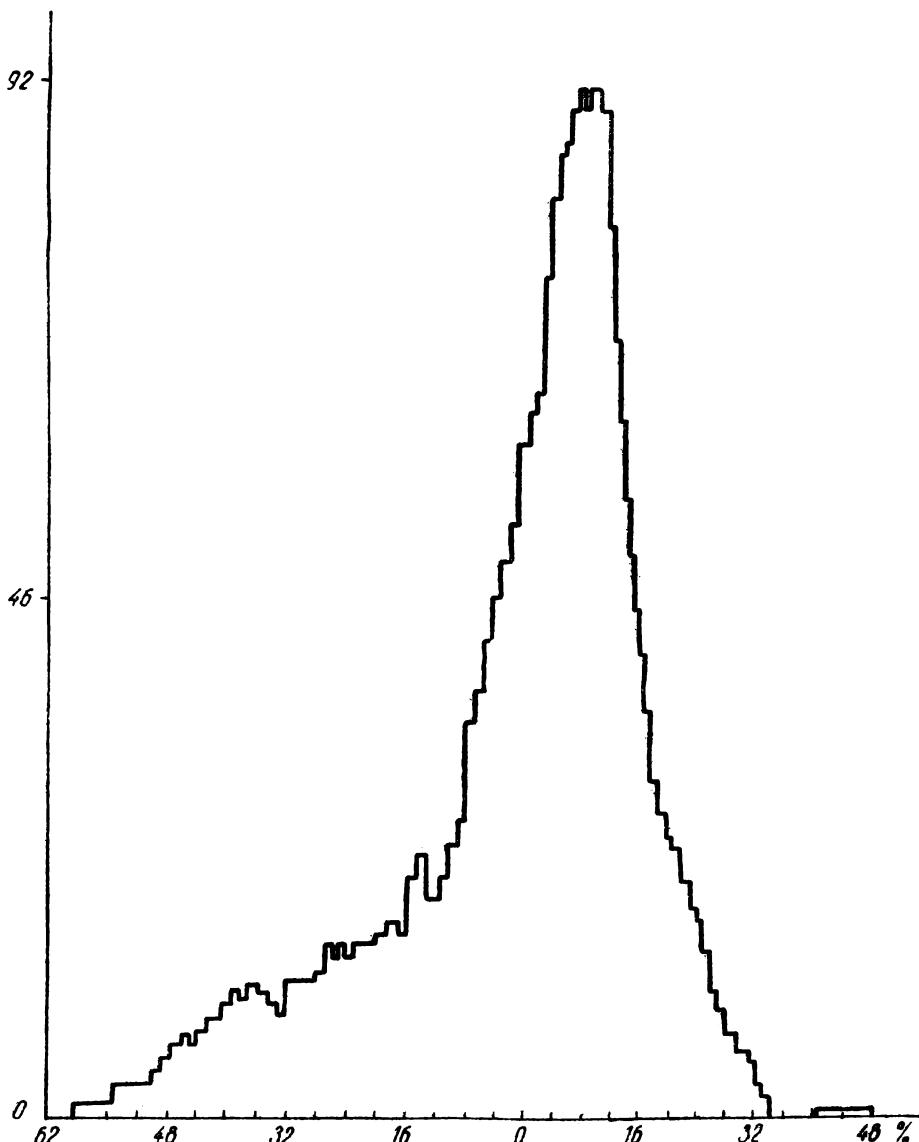
Воз- раст, лет	«Ломоносово»		«Совхоз»	
	самки (n=203)	самцы (n=200)	самки (n=236)	самцы (n=168)
1	16,3±2,6	9,0±2,0	0,6±1,9	
2	10,3±2,1	15,5±2,6	1,3±0,8	2,4±1,2
3	29,6±3,2	35,5±3,4	16,5±2,4	16,7±2,9
4	27,6±3,1	25,5±3,1	43,6±3,2	49,4±3,9
5	15,3±2,6	14,5±2,5	37,7±3,2	30,4±3,6
6	1,0±0,7	—	0,9±1,9	0,6±1,9

чибают прогреваться водоемы и живородки еще малоактивны, первая «порция» эмбрионов имеет уже довольно значительные размеры. У одной самки из популяции «Ломоносово» наиболее развитые молодые имели высоту раковины от 4,3 до 5,9 мм и были полностью лишены белковой оболочки, характерной для эмбрионов второй группы. Размеры по-

эмбрионы и молодые живородки, находящиеся в яйцеводах и в полости раковин самок, были условно разбиты нами на три группы. Условность выделения этих групп объясняется тем, что хотя развитие и рост эмбрионов происходят разновременно, однако нет резкого разделения между отдельными группами. Так, например, в апреле, лишь только на-

<sup>1</sup> Анализ проводила мл. науч. сотрудник Института курортологии и физиотерапии Г. Н. Абросимова.

следних в ряде случаев резко отличаются от размеров эмбрионов первой группы (у вышеприведенной самки, например, 2,7 мм). Но у ряда других самок не выражена столь отчетливо граница между разновременно созревающими эмбрионами (см. рисунок). В то время, как часть наиболее



Распределение высот раковин эмбрионов живородок популяции «Ломоносово» первой и второй группы. По оси абсцисс — отклонения от средней, выраженные в процентах. По оси ординат — суммы частот. График выполнен методом скользящей средней.

развитых эмбрионов первой группы уже вышла из яйцевода самок и находилась в полости раковины, готовясь ее покинуть, у некоторых самок встречались эмбрионы, которые можно отнести к третьей группе. Следовательно, развитие и рост эмбрионов и затем сформировавшихся молодых моллюсков протекает с осени весь зимний период, и к весне не-

которые из них уже готовы вести самостоятельную жизнь, тогда как развитие и рост других еще продолжается (табл. 1 и 3). А. З. Мирошниченко (1958) указывает, что размножение речных живородок происходит в течение всего вегетационного периода, но особенно интенсивно в весенний период (апрель—май). Она делает вывод, что развитие организма протекает как в течение всего вегетационного периода, так и зимой. Таким образом, биология обоих видов в данном отношении совпадает.

Следует отметить, что ряд признаков, имеющихся у раковин молодых живородок, которые находятся в полости тела самок, исчезает через несколько месяцев жизни у свободноживущих моллюсков. К этим признакам относятся кили, ступеньки (выраженные не очень резко) и хитиновые волоски. Взрослые живородки имеют гладкую раковину и лишенны хитиновых волосков.

В водоеме «Ломоносово» эмбрионы первой группы численно преобладали (92,9%), эмбрионы второй группы составили 6,7% и третьей 0,4% (см. табл. 3). Максимальное количество эмбрионов всех групп у одной

Таблица 3

Соотношение различных групп молоди в двух популяциях, %

Возраст самок, лет	«Ломоносово» (n=1577)			«Совхоз» (n=4684)		
	I группа (n=1466)	II группа (n=104)	III группа (n=7)	I группа (n=853)	II группа (n=3678)	III группа (n=153)
1	—	—	—	—	—	—
2	0,5±0,2	16,3±3,6	100±0	—	0,1±0,1	—
3	18,8±1,0	31,7±4,6	—	7,5±0,9	10,4±0,5	7,8±2,2
4	43,5±1,3	25,0±4,3	—	45,4±1,7	40,8±0,8	37,0±3,9
5	32,1±1,2	26,0±4,3	—	46,4±1,7	47,7±0,8	47,8±4,0
6	5,1±0,6	1,0±1,0	—	0,7±0,3	1,0±0,2	6,5±2,4
% от общего числа молоди в популяции	93,0±0,6	6,6±0,6	0,4±0,1	18,2±0,6	78,5±0,6	3,3±0,3

самки составило в этой популяции 40 экз. Количество эмбрионов первой группы в пересчете на одну самку увеличивается пропорционально возрасту. Во второй группе количество эмбрионов на одну самку не сильно отличается в трех- и пятилетнем возрасте. Эмбрионы третьей группы обнаружены лишь у одной самки. В водоеме «Совхоз» эмбрионы второй группы (78,5%) преобладают над первой. Повышается количество эмбрионов третьей группы и достигает 3,3%. Это объясняется тем, что сбор материала из водоема «Совхоз» производился месяцем позже, чем из водоема «Ломоносово», когда большая часть молодых первой группы уже покинула материнский организм. К этому же времени получил развитие ряд эмбрионов третьей группы. Это объяснение согласуется и с тем фактом, что количество эмбрионов всех групп во втором водоеме почти вдвое больше, чем в первом (см. табл. 3).

Максимальное количество эмбрионов всех групп у одной самки составило в этой популяции 61 экз. Количество эмбрионов в среднем на одну самку увеличивается с возрастом во всех трех группах. Максимальное количество эмбрионов у одной самки, по Спулу (Spoel, 1958), достигает у болотной живородки 55, у речной 65. В. И. Жадин (1928 б) приводит для последнего вида 85 эмбрионов. Он же отмечает, что половая продуктивность увеличивается с возрастом, а А. З. Мирошниченко (1958) говорит об увеличении плодовитости с увеличением размеров.

Самки из водоема «Ломоносово» становятся половозрелыми с двухлетнего возраста, при достижении ими размеров в 16, 8—22,1 мм по вы-

соте раковины. Самки из водоема «Совхоз» начинают созревать также в двухлетнем возрасте, при размерах от 18,6 до 19,4 мм, но большинство их становится половозрелыми в трехлетнем возрасте при высоте раковины от 19,7 до 26,9 (см. табл. 1 и 2). Наиболее продуктивными являются группы четырех- и пятилетних самок; на их долю, за одним незначительным исключением, приходится наибольшее число эмбрионов в обоих водоемах. Это связано не только с большим числом этих групп самок, как, например, в водоеме «Совхоз», но и с тем, что они крупнее самок младших возрастных групп. Так, в водоеме «Ломоносово» пятилетние самки представлены меньшим числом, чем трехлетние, но они содержали большее число молодых (см. табл. 1—3).

В. И. Жадин (1928 а, б) указывает, что половое созревание самок речной живородки происходит на втором году жизни. К аналогичному выводу, хотя и основанному на изучении линейных и весовых размеров, приходит и А. З. Мирошниченко (1958). Так, она указывает на достижение половозрелости самками речной живородки при 17,5—18 мм высоты раковины при весе в 1,5—1,6 г. Среднее количество эмбрионов, приходящееся на одну самку этой величины, составляет 3—6 экз., что соответствует и нашим данным. А. З. Мирошниченко подчеркивает также, что плодовитость тесно связана с различиями в стациях. Таким образом, в общих чертах биологии эти два вида сходны между собой.

Количество холостых самок уменьшается с возрастом в обоих водоемах. Среди них единично встречались самки, «отметавшие» молодь и не имеющие эмбрионов. У некоторых из них наблюдалась дегенерация яичника. Все эти отметавшие самки относились к двух- и пятилеткам, но преобладали трех- и четырехлетние. Также единично встречались самки двух- и трехлетнего возраста, имеющие в яйцеводах икру на той или иной стадии (см. табл. 1).

По средним размерам высоты раковины практически нет никаких отличий между самками и самцами четырех-шестилетнего возраста сравниваемых водоемов. В младших возрастных группах наблюдаются незначительные отличия, связанные, по-видимому, с различным темпом их роста в обоих водоемах. Поскольку установлено, что живородки из двух изолированных в настоящее время водоемов имеют определенные отличия по плодовитости, возрастной и половой структуре, то, очевидно, мы имеем дело с различными популяциями этого вида.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОРОДОК СРАВНИВАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ** В работах по ископаемым живородкам А. П. Павлов (1925), Франц (Franz, 1932), а особенно В. Я. Табоякова (1959, 1960, 1964) касаются вопросов изменчивости живородок. Они оперируют изменчивостью отдельных признаков или их отношений, приводя при этом предельные значения признаков, средние размеры с их ошибками и квадратические уклонения, а также отношения величин графически.

Исследованные нами популяции болотной живородки в целом были гомогенными по своей окраске. Однако в составе своих выборок они имели по одному самцу и одной самке с двумя цветными полосами на последнем обороте раковины, в отличие от всех остальных особей и всех без исключения молодых с тремя полосами.

Изучение изменчивости раковин живородок проводилось методом сравнения коэффициентов вариации ( $C$ ). В популяции «Совхоз» в разных возрастных группах самок и самцов не наблюдается значительных отличий этих коэффициентов, указывающих на степень изменчивости. Однако мы ничего не можем сказать по поводу групп однолетних самцов

и самок, так как материал по ним отсутствовал в выборке (табл. 4). В популяции «Ломоносово» у самцов всех возрастных групп, в том числе и однолетней, коэффициенты вариации не сильно отличаются друг от друга. То же самое наблюдается и у самок, начиная с двухлетнего возраста. Но в группе однолетних самок он довольно высок и по своему абсолютному значению приближается к коэффициенту вариации молодых, еще находящихся в теле материнского организма. В обеих популяциях коэффициент вариации высоты раковины молодых имеет высокое и почти одного порядка величин значение. У молодых первой группы, извлеченных из одной самки из популяции «Ломоносово», т. е. генетически совершенно однородной группы, он не отличается по своему значению от коэффициентов вариации у самцов и самок различных возрастов в обеих популяциях. Исключение составила упомянутая группа однолетних самок.

Таблица 4  
Коэффициенты вариации высоты раковины в популяциях

Пол	Воз- раст, лет	«Ломоносово»				«Совхоз»			
		Колич.	Высота раковины мм	δ	C	К-во	Высота раковины мм	δ	C
Эмбрио-	0	280	4,2	0,92	22,0	177	3,8	0,73	19,4
ны . .	1	33	14,0	2,35	16,8	—	—	—	—
Самки .	2	21	20,3	1,61	7,9	3	19,0	0,40	2,1
	3	60	22,8	1,73	7,6	39	23,4	2,00	8,6
	4	56	27,5	1,63	5,9	103	27,8	2,02	7,3
	5	31	31,6	1,64	5,2	89	31,2	1,62	5,2
	6	2	34,8	—	—	2	34,8	—	—
Самцы .	1	18	14,4	0,94	6,5	1	17,3	—	—
	2	31	18,5	1,12	6,1	4	19,1	0,44	2,3
	3	71	21,4	1,44	6,7	28	22,5	1,74	7,7
	4	51	25,1	1,80	7,2	83	25,2	1,45	5,8
	5	29	27,2	1,78	6,6	51	27,9	1,63	5,8
	6	—	—	—	—	1	33,6	—	—

Таким образом, отличия в степени изменчивости, связанные с различными сроками рождения, исчезают у самцов в однолетнем, а у самок в двухлетнем возрасте. Иными словами, у самок первогодок еще сказывается разница в сроках рождения, затем исчезающая.

**Выводы** 1. Изучено две популяции *Viviparus contectus* из прудов бассейна р. Калиновки (Средний Урал), принадлежащей Обской системе, выборки из которых сделаны в апреле и мае 1966 г.

2. Несмотря на различия в химическом составе обследованных водоемов, популяции не имели достоверных отличий между средними величинами высоты раковины одинаковых возрастных групп. Были констатированы определенные различия в плодовитости одинаковых возрастных групп самок сравниваемых популяций и различная возрастная структура самок и самцов, а также их различный состав. Обе популяции имели совершенно одинаковый характер окраски раковин.

3. Развитие и рост эмбрионов, а затем молодых живородок в обеих популяциях протекает с осени в течение всего зимнего сезона. Состав молоди зависит от сезона года, чем определяются его отличия у популяций, собранных в разное время.

4. Установлено, что самки становятся половозрелыми на втором году жизни и плодовитость их увеличивается с возрастом и увеличением размеров. Наиболее плодовитыми оказываются группы четырех- и пятилетних самок. Количество холостых самок уменьшается с возрастом.

5. Изучение степени изменчивости показало, что разница в коэффициентах вариации высоты раковины, обусловленная сроками рождения, исчезает у самцов в однолетнем, а у самок в двухлетнем возрасте. В последующих возрастных группах степень изменчивости высоты раковин невелика и однородна по своему значению.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л., Гидрометиздат, 1953.  
Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости лужанки. — Труды III съезда зоологов, анатомов, гистологов. Л., 1927.  
Жадин В. И. Исследования по изменчивости *Vivipara fasciata*. — Там же, 1928а.  
Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata*. — Монография Волжской биологической станции, т. 3. Саратов, 1928б.  
Мирошниченко А. З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 11.  
Гавлов А. П. Неогеновые и послетретичные отложения южной и восточной Европы. — Мемуары геологического отделения общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, т. 5, 1925.  
Табоякова В. Я. Биометрическое изучение рода *Viviparus* изPontических отложений Керченского полуострова и юга Бессарабии. — Палеонтол. ж., 1959, № 1.  
Табоякова В. Я. Биометрическое изучение киммерийских представителей рода *Viviparus*. — Палеонтол. ж., 1960, № 2.  
Табоякова В. Я. Опыт биометрического изучения плиоценовых вивипарусов юга СССР. М., «Наука», 1964.  
Терентьев П. В. Изменчивость раковин большого прудовика (*Limnaea stagnalis* L.). — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1961, т. 72, вып. 1.  
Хохуткин И. М., Бирюзов Р. И. О соотношении внутривидовой и географической изменчивости двух видов моллюсков *Viviparus contectus* (Mill.) и *Bradypbaena fructicis* (Müll.). Тезисы докладов IV межвузовской зоогеографической конференции. Одесса, 1966 (Одесск. гос. ун-т).  
Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи. — Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 5.  
Гланц В. Viviparus. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen fossilen und rezenten Paludinen. Denkschriften der Medizinischen Naturwissenschaften Gesellschaft, 1932, Bd 18.  
Spoel S. Groei en ouderdom bij *Viviparus contectus* (Millet) en *Viviparus viviparus* (L.). — Basteria, 1958, vol. 22, № 4-5.

### I. M. KHOKHUTKIN

### THE MATERIALS ON ECOLOGY OF VIVIPARUS CONTECTUS (MILL.)

#### SUMMARY

Under investigation were two populations of *Viviparus contectus* from the ponds of Middle Urals. The samples from both populations counted 807 adults and 457 embryo species. It was established, that the populations despite of their habitation in waters of different chemical composition, display uniform morphology and coloration though differ in fertility and age structure. The degree of variation depending time of birth disappears from males after one year and from females after two years.

