

УДК 591.524: 594.3

*Т. Я. Ситникова, А. А. Широкая, Н. В. Максимова,
И. В. Ханаев, З. В. Слугина, О. А. Тимошкин*

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В КАМЕНИСТОЙ ЛИТОРАЛИ ОЗЕРА БАЙКАЛ¹

Исследовано видовое богатство, видовое разнообразие и количественные характеристики байкальских эндемичных брюхоногих моллюсков по четырем трансектам каменистой литорали южной и средней котловин озера. Идентифицированы 49 видов гастропод, 15 из них доминируют на различных участках дна. Показано воздействие абиотических факторов среды (географических, геоморфологических и гидродинамических) на видовое разнообразие, богатство и количественные характеристики гастропод.

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, распределение, факторы среды, литораль, Байкал.

Несмотря на более чем столетнюю историю изучения байкальских эндемичных брюхоногих моллюсков, их количественное распределение в озере до сих пор остается слабо изученным. Первые сведения о неоднородности распространения гастропод по географическим районам озера, глубинам и типам грунтов можно почерпнуть в работе В. А. Линдгольма [26] при описании им новых видов. Затем А. Старостин [32], М. М. Кожов [7] и Л. Г. Миклашевская [15] приводят списки видов моллюсков, найденных в литорали некоторых бухт и заливах озера. М. М. Кожов [7, 8] выявил различие в количественных характеристиках моллюсков, обитающих на различных глубинах и грунтах в разных географических районах Байкала. Г. С. Каплина [4] показала, что плотность поселения и биомасса моллюсков имеют сезонную изменчивость. Е. Б. Карабанов [6] впервые заметил, что распределение зообентоса в Байкале связано с многообразием субаквальных ландшафтов, скоростью придонных течений и обрушения волн, а также подвижностью донных отложений. Л. С. Кравцова с соавторами [10, 11, 12] выяснили, что 9 из 16—20 сообществ макробентосных животных, населяющих донные подводные комплексы на глубинах от 0,1 до 20—40 м, принадлежат брюхоногим моллюскам. На пространственное распределение этих сообществ, их видовую структуру и количественные показатели влияют геоморфологические неоднородности дна, волновой режим и перенос взвешенного вещества. Ис-

¹ Работа выполнена в рамках бюджетной темы СО РАН № 7.9.1.3 и при финансовой поддержке грантов РФФИ № 02-04-63155 и № 03-04-63102.

© Ситникова Т. Я., Широкая А. А., Максимова Н. В., Ханаев И. В., Слугина З. В., Тимошкин О. А., 2010

следуя распределение гастропод на валунах различного минерального состава, О. А. Тимошкин с соавторами [33] показал, что плотность поселения моллюсков на гранитоидах выше, чем на амфиболитах. Приведя схемы изменения геоморфологических характеристик дна из 5 районов трех котловин Байкала, А. А. Широкая с соавторами [19] показала особенности распределения байкальских эндемичных моллюсков семейства *Acroloxidae*, тогда как распределение других таксономических групп брюхоногих моллюсков остались без рассмотрения.

Цель данной работы — выявить закономерности распределения брюхоногих моллюсков на валунно-галечных и смешанных типах грунтов в литорали вдоль западного побережья южной и средней котловин озера Байкал.

Материал и методика исследований. Распределение гастропод исследовали в четырех районах: у мыса Березовый и бухтах Большие Коты (южная котловина Байкала), Бирхин и Ушун (средняя котловина) (рис. 1). В каждом районе с помощью легкой водолазной техники проложены, перпендикулярно берегу по одной трансекте в литоральной зоне (глубины от 0 до 20 м), различающиеся характером донных подводных комплексов, выделенных по Е. Б. Карабанову [5].

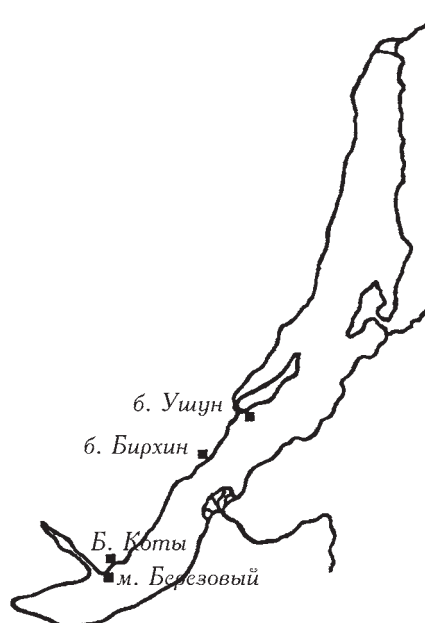
Материалом для исследований послужили сборы сотрудников лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, включая авторов статьи. Материал собран при участии аквалангистов в августе 1988, 2003 и 2004 гг.

Пробы животных отбирали с помощью легководолазной техники, с использованием различных приспособлений, позволяющих провести полный сбор животных в зависимости от размеров донных отложений на профиле. В бухте Большие Коты, где кроме крупных каменистых отложений находились мелкая галька и песок, использовали специальный пробоотборник — эрлифт, работающий по типу пылесоса [17]. На трех других профилях использовали водолазные мешки и ведра. Пробы брали из учетной рамкой площадью 0,09 м² и 0,1 м² в 3—10 повторностях. Мягкие и сыпучие донные осадки промывали сначала через мельничный газ № 35. Учет животных с крупных донных отложений (валуны, щебень, обломки) осуществляли по методу Шредера [29], модифицированному В. И. Жадиным [3]. Всего собрано и обработано 68 проб зообентоса с 26 станций.

Для характеристики видового разнообразия использовали индекс Шеннона, рассчитанный относительно численности [16]. Количественная оценка доминирования видов по биомассе [2] выполнена согласно шкале Е. Л. Любарского, модифицированной А. И. Бакановым [1].

Для выяснения факторов среды, влияющих на видовое разнообразие и богатство, а также количественные показатели моллюсков, использовали метод главных компонент. Из абиотических факторов учтены: котловины: южная и средняя; районы: Березовый, Большие Коты, Бирхин, Ушун; расстояние от берега, м; глубина, м; гранулометрический состав донных отложений: валуны и глыбы, валуны и щебень, валуны и галька, щебень и выхо-

ды коренных пород, щебень и песок, галька и песок, песок на выходах коренных пород; щебень и галька на песке; одиночные валуны на песке; тип донного подводного комплекса по [5]: пляж, мелководная терраса, подводный склон; наклон дна в градусах; принадлежность к гидродинамической зоне по [6, 12]: зона прибоя, зона обрушения волн, зона ослабления волнового воздействия (трансформации волн) и спокойная зона; гидродинамическое давление, рассчитанное по В. В. Лонгинову (цит. по [6]). В анализе использованы: видовое богатство и разнообразие, биомасса и плотность поселения гастропод, а также биомасса литобитонтных моллюсков: *Maackia herderiana*, *M. bythiniopsis*, *Teratobaikalia ciliata*, *Choanomphalus maacki*, *Ch. amauronius*, *Ch. gerstfeldtianus*, акрококсыды (суммарное значение 7 видов). Принадлежность видов к котловине озера и типу субстрата приведена по [7, 18, 26].

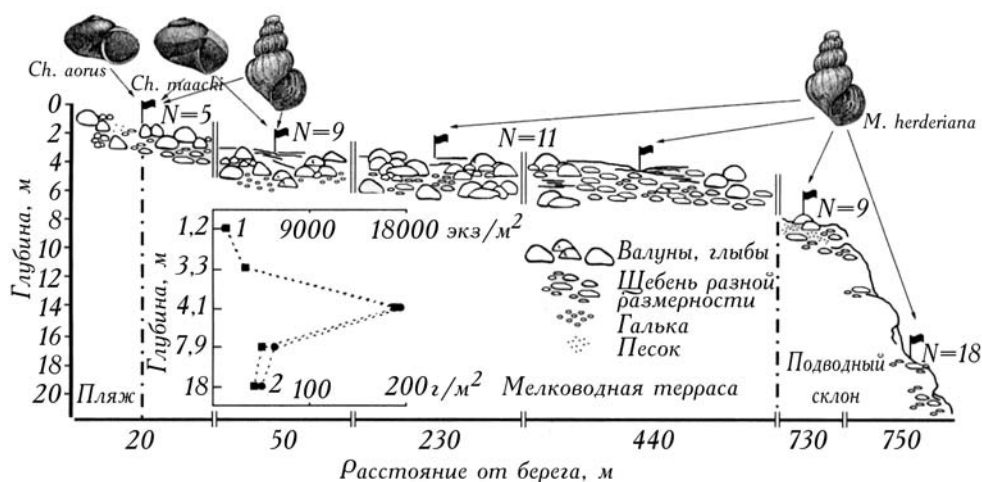


1. Карта-схема расположения исследованных трансект.

Для интерпретации использовали факторные нагрузки с коэффициентами не менее $\pm 0,5$ и коэффициенты корреляции при уровне значимости $p \leq 0,05$. Расчеты выполнены с помощью пакетов программ PAST и Statistica 6.0 для Windows (STATSOFT, 2001—2004).

Результаты исследований

Характеристика трансект. Дно трансекты у мыса Березовый (рис. 2) представлено пляжем (глубины 0—1,2 м), мелководной террасой (глубины 7,9—8,0 м), имеющей более 700 м в длину, и подводным склоном, начинающимся на глубине 8—9 м. Участок увеличения глубины до 18 м занимает расстояние около 20 м. Дно трансекты выстлано главным образом грубообломочным материалом. Трансекта в бухте Большие Коты (рис. 3) отличается от предыдущей тем, что мелководная терраса начинается сразу у береговой линии, и в 125 м от нее на глубине 6 м уже идет подводный склон. Участок увеличения глубины до 18—20 м занимает около 60 м. Донные отложения в Больших Котах более разнообразны, представлены крупным валунно-галечным и обломочным материалом, более мелкими галькой, щебнем и наносами песка. Трансекта в бухте Бирхин (рис. 4, б) представлена только подводным склоном, и на расстоянии 100 м от берега глубина составляет 12 м. Дно покрыто валунами и галькой разного размера, щебнем и одиночными валунами на песке. Наклон дна трансекты в бухте Ушун (рис. 4, а) более крутой.



2. Схема профиля у мыса Березовый. Здесь и далее приведены графики средних значений плотности поселения и биомассы гастропод, количество обнаруженных видов гастропод (N) на каждой станции (обозначена флажком) и приведены рисунки раковины доминирующих видов. Здесь и на рис. 2—4: 1 — численность; 2 — биомасса.

Мелководная терраса — короткая с донными отложениями в виде щебня и гальки на песке. Дно подводного склона состоит из валунов и глыб.

Распределение гастропод у мыса Березовый. Видовое богатство гастропод на трансекте составило 23 вида, причем оно возрастало с увеличением глубины (см. рис. 2). По биомассе доминируют всего 2 вида: *Ch. maacki* и *M. (E.) herderiana*. Таксоценоз с доминированием первого вида занимает валуны, щебень и гальку разной размерности в зоне глубин от 1,2 до 3,3 м на расстоянии от берега 20 и 50 м и включает 9 видов, преимущественно литобионтов (78% от общего количества видов), из которых *M. (E.) herderiana* и *Ch. aorus* по биомассе лишь незначительно уступает виду-доминанту *Ch. maacki* (таблица).

Таксоценоз с доминированием *M. (E.) herderiana* населяет зону глубин от 3,8 до 8 м, представленную валунами, глыбами и щебнем с практически ровным наклоном дна ($0—0,7^\circ$), видовой состав таксоценоза сходен с предыдущим (см. таблицу). *M. (E.) herderiana* является абсолютным доминантом вплоть до глубины 18 м, где донные отложения в виде щебня находятся в редких пологих «полках» на коренных породах с уклоном дна около 30° . Доля лито-псаммобионтных и псаммобионтных видов не превысила 11%. Видовое разнообразие на профиле варьировало от 1,17 бит/экз. на глубине 7,9 м до 1,95 бит/экз. на глубине 18 м.

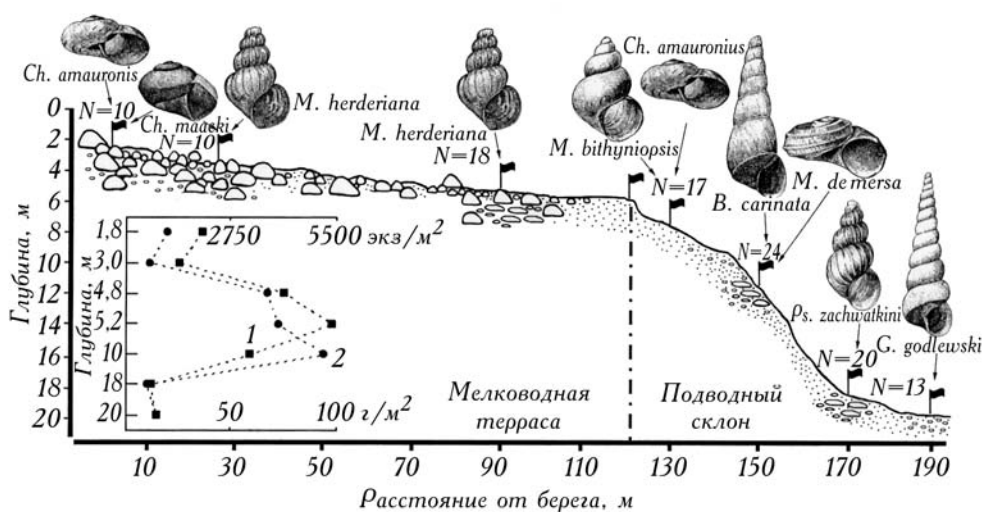
Максимальные количественные значения гастропод зарегистрированы в зоне глубин 3,8—4,1 м, минимальные — на глубине 1,2 м (см. рис. 2, таблицу). Количественные значения гастропод в зонах глубин от 1,2 до 3,3, а также 7,9—18 м статистически достоверно не различались.

Основные характеристики таксонозов гастропод в исследованных районах Байкала

Виды	Географическая приуроченность	Биогеографическая приуроченность	Березовый										Большие Коты					Бирхин					Уршун				
													Глубина, м														
			1,2	3,3	3,8—4,1	7,9	18,0	1,8	3,0	4,8	5,2—8,0	10,0	18,0	20,0	3,0	5,0	7,0	10,0	12,0	1,7	5,0	10,0	21,0				
<i>Baicalia turritiformis</i>	Ю	Л	4										5										2				
<i>B. carinata</i>	Б	П											2 4 5														
<i>B. carinatocostata</i>	Б	П											5 3 4														
<i>B. dybowskiana</i>	Б	Л/П											5 4 4										3				
<i>Liobaicalia stiedae</i>	Ю	П											4														
<i>Benedictia baicalensis</i>	Б	Л/П											4 4 4 4 3 4 3					3					3 2				
<i>Kobeltocochelea martensiana</i>	Ю	Л											4 4 4 5 4														
<i>K. michnoi</i>	Б	Л											5 4 5					4					4				
<i>K. olchonensis</i>	С	П																									
<i>Korotnewia senkewitschi</i>	Б	П	5 5										4 5 4 4 4														
<i>K. korotnevi</i>	Б	П											5										4 5				
<i>Parabaicalia elata</i>	Б	П											5 4 5 4 4										4				
<i>P. oviformis</i>	Б	П											5 4 5 4 4														

Продолжение табл.

Виды	Географическая приуроченность	Биогеографическая приуроченность	Березовый						Большие Коты						Бирхин						Уршун																					
			3,3		3,8—4,1		7,9		18,0		1,8		3,0		4,8		5,2—8,0		10,0		18,0		20,0		3,0		5,0		7,0		10,0		12,0		1,7		5,0		10,0		21,0	
			1,2	3,3	3,8—4,1	7,9	18,0	1,8	3,0	4,8	5,2—8,0	10,0	18,0	20,0	3,0	5,0	7,0	10,0	12,0	1,7	5,0	10,0	21,0																			
			Глубина, м																																							
<i>P. pulla pulla</i>	Ю	П	4												4																											
<i>P. pusilla</i>	С	Л																															5		4							
<i>Choanomphalus aorus</i>	Б	Л/П	2		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5									
<i>Ch. maacki</i>	Б	Л	2		2		3		4		2		2		3		3		5		4		4		3		2		5		5		5									
<i>Ch. amauronius</i>	Б	Л	4		4		5		4		2		3		3		2		3		4		3		3		4		4		3		5									
<i>Ch. gerstfeldtinus</i>	Б	Л	5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5									
<i>Ch. eurystomus</i>	Б	Л	5												4																		4		3		2		4			
<i>Ch. incertus</i>	Б	Л	3		4		4		5		5		5		4		4		4		4		5		4		4		5		5		4		5							
<i>Ch. anomphalus</i>	Б	П	5												5																											
<i>Ch. angulatus</i>	Б	Л	5												5																											
<i>Ch. schrenki</i>	Ю	П	5												5																											
<i>Ch. korotnevi</i>	С	Л	5		3		4		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		3		5		5							
<i>Ch. annuliformis</i>	С	Л	5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5		5							
<i>Megalovalvata baicalensis</i>	Б	Л	4		4		5		4		5		4		5		4		5		5		4		5		5		3		5		5		5							
<i>Meg. demersa</i>	Б	Л/П	4												5												2						4									



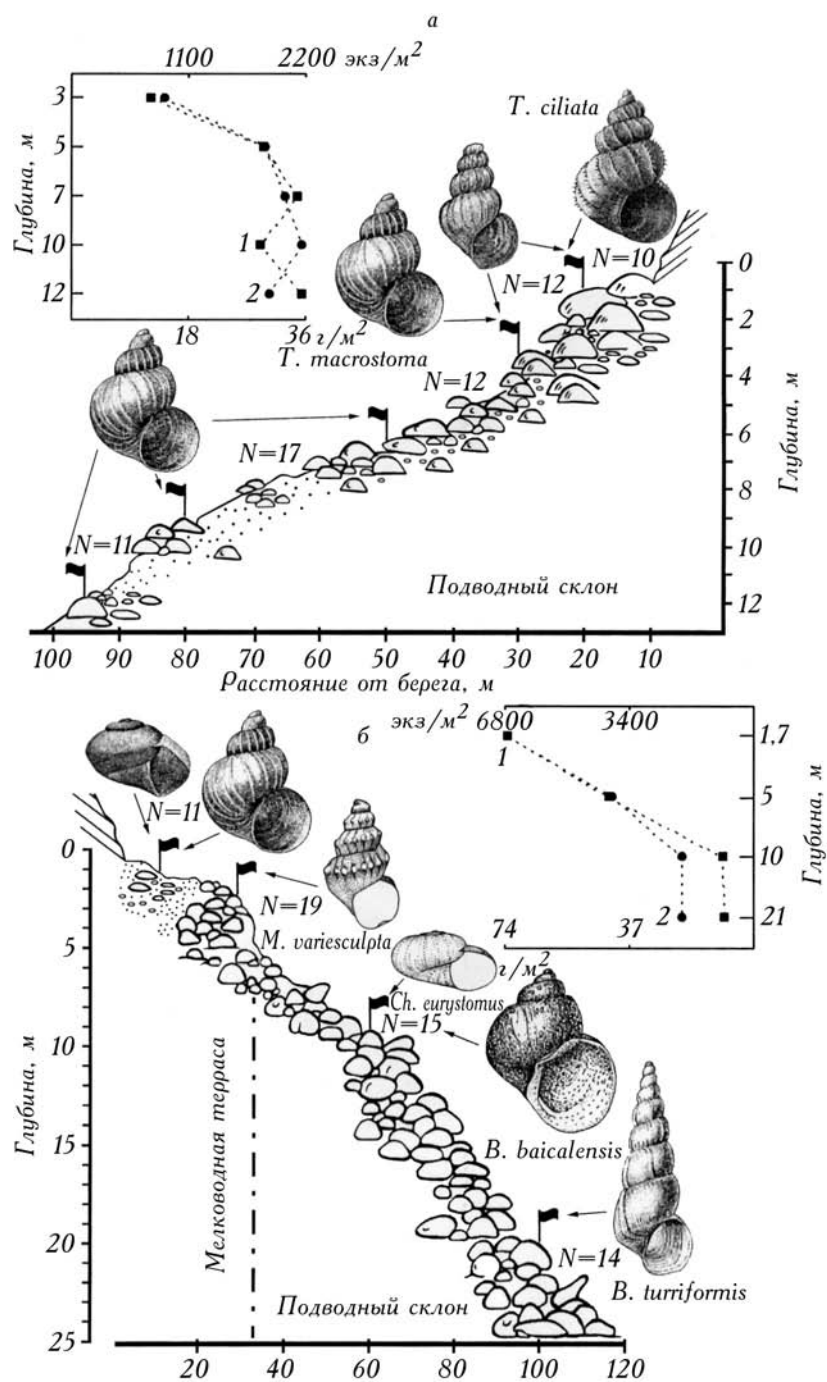
3. Схема профиля в бухте Большие Коты и распределение на нем гастропод, пояснения см. на рис. 2.

Доля псаммобионтных видов увеличивается от 6% на глубине 8 м до 39% на 20 м.

Смена видов-доминантов происходит не резко: каждый из 6 видов *M.* (*E.*) *bythiniopsis*, *B. carinata*, *P. zachvatkini*, *G. godlewski*, *Ch. amauronius* и *V. de mersa* является составной частью предыдущего и последующего (относительно глубины) таксоценоза (см. таблицу). Видовое разнообразие на профиле варьировало от 1,7 бит/экз. на глубине 1,8 м до 3,38 бит/экз. на глубинах 8—10 м. Максимальные значения плотности поселения выявлены на глубинах 5,2—8 м и биомассы на глубине 10 м, где отмечено наибольшее видовое богатство гастропод на трансекте (см. рис. 3). В зонах глубин 1,8—3 м и 18—20 м количественные показатели гастропод статистически достоверно не различались.

Распределение гастропод в бухте Бирхин. На исследованном участке зарегистрированы 18 видов гастропод (рис. 4, а), 3 из них являются псаммобионтами (см. таблицу), найденными на глубине 10 м на одиночных валунах, лежащих на песке. На этой станции отмечен самый высокий для профиля индекс Шеннона (3,1 бит/экз.). Минимальное его значение (2,3 бит/экз.) пришлось на фазию крупных валунов и щебня на глубине 3 м, где доминируют виды *M. herderiana* и *T. ciliata* (см. рис. 4, а, таблицу). Другой вид семейства Baicaliidae — *T. macrostoma*, составляя на мелководье 9%, с увеличением глубины становится доминантом (см. рис. 4, а), населяющим грубообломочные грунты на глубинах от 7 до 20 м, общей протяженностью около 50 м. Минимальные количественные характеристики гастропод отмечены на глубине 3 м, в зоне глубин от 5 до 12 м плотность поселения и биомасса гастропод мало варьировала (см рис. 4, а).

Распределение гастропод в бухте Ушун. Грунты здесь еще более разнообразны, чем на предыдущей трансекте и представлены щебнем и галькой на глубине 1,7 м, и валунами с глыбами в зоне глубин от 3 до 20 м (см рис. 4, б).



4. Схемы профилей в бухтах Бирхин (а) и Ушун (б), и распределение на них гастропод (пояснения см. на рис. 2).

Количество встреченных видов на профиле равно 26, из них 3 — псаммо-литобионты и 4 псаммобионты, приуроченные главным образом к зоне глубин 10—21 м. Индекс Шеннона изменялся от 2,6 до 3,3 бит/экз. На каж-

дой станции доминировали различные виды (см. рис. 4, б, таблицу), принадлежащие или к роду *Choanomphalus* (Planorbidae) или семейству Baicaliidae. Лишь на глубине 10 м по биомассе доминировал вид *Benedictia baicalensis* (Benedictiidae), имеющий крупные размеры раковины (18—20 мм высотой) и способный к быстрому перемещению на большие расстояния (наши наблюдения). Наибольшие значения плотности поселения и биомассы гастропод отмечены на глубине 1,7 м (см. рис. 4, б).

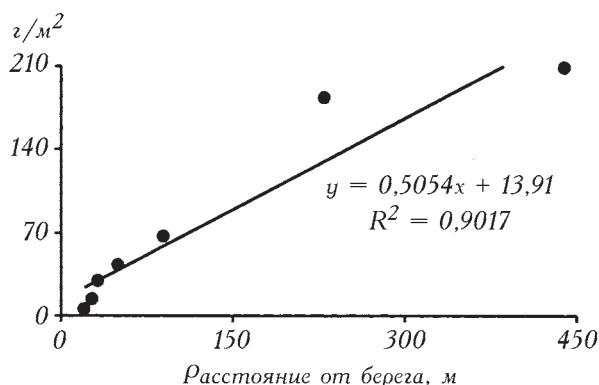
Сравнительная характеристика таксоценозов исследованных районов Байкала. На четырех исследованных трансектах на урочище валунно-галечных и смешанных грунтов литорали западного борта озера Байкал обнаружены 49 видов брюхоногих моллюсков, из них 15 видов доминировали на разных участках дна.

В зоне глубин 1,2—3,3 м от мыса Березовый (южная котловина) до мыса Ушун (средняя котловина) простирался таксоценоз с доминированием *Ch. taaski*, приуроченный к валунно-галечному субстрату. Ядро таксоценоза составляют четыре литобионтные виды, обнаруженные на всех четырех трансектах (см. таблицу). Индекс Шеннона этого таксоценоза в Южном Байкале варьировал от 1,46 до 1,7 бит/экз., и в Среднем Байкале составил 2,8 бит/экз., за счет включения в состав северобайкальских видов.

В зоне глубин 3—5 м по трем трансектам (Березовый, Большие Коты и Бирхин) на валунах и щебне доминирующий в южной котловине озера вид *M. (E.) herderiana* «заменяется» в бухте Ушун на родственный ему, северобайкальский вид *M. (E.) variesculpta*. В обоих таксоценозах преобладают литобионтные виды, из которых 4 вида встречены в четырех исследованных районах (см. таблицу). Видовой состав гастропод у мыса Березовый и в бухте Большие Коты в зоне глубин 3—5 м почти одинаков, индекс Шеннона изменяется от 1,32 до 1,8 бит/экз. Аналогично состав таксоценоза гастропод с доминированием вида *M. (E.) herderiana* в бухте Бирхин имеет сходство с таксоценозом в бухте Ушун, где доминирует вид *M. (E.) variesculpta*: 9 общих видов и близкие значения индекса Шеннона — от 2,29 бит/экз. на глубине 3 м и до 2,7 бит/экз. на глубине 5 м. Корреляционный анализ показал, что независимо от географической приуроченности распределение литобионтного вида *M. (E.) herderiana* зависит ($r = 0,95$) от удаленности от берега зоны глубин 3—5 м (рис. 5).

В зоне глубин от 7,9 до 12 м общие для четырех исследованных трансект доминирующие виды не выявлены. Вид *M. (E.) herderiana* у мыса Березовый доминировал на валунах, глыбах и щебне, *M. (E.) bythiniopsis* в Больших Котах — на коренных породах с песком, два вида *B. carinata* и *M. demersa* (Большие Коты) — на щебне, гальке с заиленным песком. Вид *T. macrostoma* (Бирхин) преобладал по биомассе на валунах и гальке с примесью песка и, наконец, два вида *Ch. eurytomus* / *B. baicalensis* (Ушун) — на валунах и глыбах, то есть доминирующие виды оказались приуроченными к определенному составу донных отложений.

Сходная картина отмечена и в зоне глубин 18—20 м: *M. (E.) herderiana* (Березовый) доминировал на щебне, лежащем на коренных породах, *P. za-*



5. Зависимость биомассы *M. herderiana* относительно расстояния от берега на фации валунов, глыб и щебня в зоне глубин 3—5 м. Показана линия тренда и статистически достоверное значение коэффициента корреляции.

chwatkini (Большие Коты) — на щебне с заиленным песком, *G. godlewski* (Большие Коты) — на заиленной крупной гальке и *B. turiformis* — на валунах и глыбах. Видовое разнообразие в зонах глубин 7,9—20 м варьировало от 1,17 бит/экз. (Березовый) до 3,38 бит/экз. (Большие Коты).

Факторы среды, влияющие на распределение гастропод.

При анализе данных

методом главных компонент выявлено, что пять первых компонент полностью учитывают вариабельность использованных переменных, но только у трех первых компонент нагрузки имели коэффициенты $\geq 0,5$ по модулю. Первая компонента (рис. 6) характеризует зависимость распределения гастропод от типа донного подводного комплекса, глубины, местности и наклона дна. Видовое богатство и разнообразие на подводном склоне имели более высокие величины (до 24 и 3,38 бит/экз., соответственно), чем на мелководной террасе на всех трансектах (до 16 и 1,8 бит/экз., соответственно). Максимальные значения биомассы и плотности поселения всех гастропод, а также трех массовых литобионтных видов (*M. herderiana*, *Ch. maacki*, *Ch. gerstfeldtianus*), наоборот, выявлены на мелководной террасе у мыса Березовый (см. рис. 2, 3, 4). Вторая компонента характеризует зависимость видового богатства и биомассы гастропод от целого комплекса факторов среды, из которых наибольшее влияние оказывают гидродинамические процессы. В зонах сильного воздействия волн (зоны прибоя и обрушения волн) обнаружено небольшое количество видов с низкой биомассой (см. рис. 2, 3, 4). Третья котловина показывает, что распределение некоторых гастропод зависит от принадлежности их к котловине и составу донных отложений. В Среднем Байкале доля акролоксид и вида *T. ciliata* в биомассе гастропод существенно выше (соответственно 7,4 и 35%), чем в Южном Байкале (соответственно 0,4 и 15%), главным образом за счет недавно найденного вида *G. ushunensis* [30]. Отрицательную корреляцию относительно котловины проявляют виды *M. bythinopsis* и *Ch. amauronius*, на распределение которых оказывает также состав донных отложений. Максимальные значения биомассы этих видов отмечены на смешанном типе грунтов в бухте Большие Коты (см. рис. 2, 3). Четвертая компонента и характеризует неравномерное распределение этих двух видов.

Регрессионно-корреляционный анализ показал, что видовое разнообразие брюхоногих моллюсков в исследованной акватории статистически достоверно ($p < 0,05$) зависит от принадлежности видов к южной или средней котловине озера ($r = 0,61$), району ($r = 0,72$) и донному подводному комп-

лексу (пляжу, террасе или склону) ($r = 0,66$). На видовое богатство оказывают влияние приуроченность к донному подводному комплексу ($r = 0,69$), составу донных отложений ($r = 0,54$), глубине ($r = 0,51$) и зоне волнового воздействия ($r = -0,64$). Количественные характеристики видов *M. herderiana* и *T. ciliata* статистически достоверно коррелируют ($r > 0,5$) с фактором «расстояние от берега». Взаимосвязано распределение видов *M. herderiana*, *Ch. maacki* и *Ch. gerstfeldtianus* ($r = 0,69-0,87$), *M. bythiniopsis* и *Ch. amauronius* ($r = 0,90$), а также *T. ciliata* и *Ch. gerstfeldtianus* ($r = 0,58$).

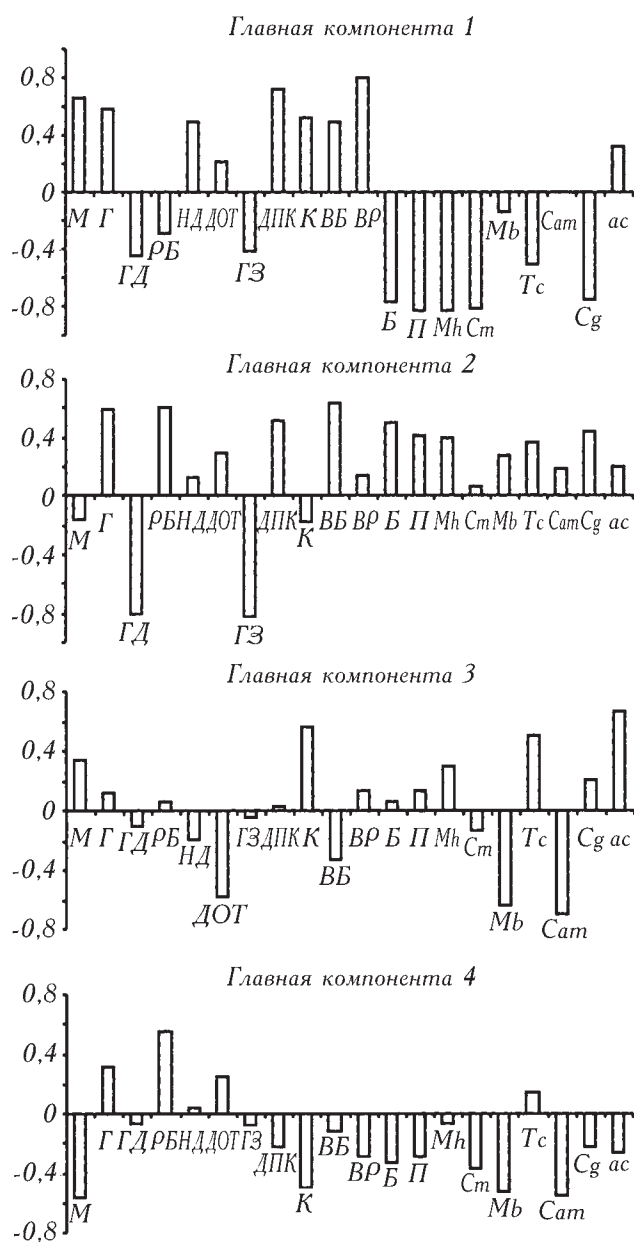
Обсуждение результатов исследований

Известно, что видовое богатство, разнообразие и количественные показатели водных моллюсков зависят от многих абиотических факторов: гранулометрического состава донных отложений [20, 27], содержания органического вещества и карбонатов [20], пространственной гетерогенности биотопов [21], встречаемости макрофитов [13, 22, 23] и губок [24, 28], географической и пространственной неоднородности температуры воды [23], геоморфологической структуры дна [27], изменений уровня воды [34] и др. Мы рассмотрим лишь использованные для анализа факторы среды, от которых зависит распределение брюхоногих моллюсков на каменистых грунтах вдоль западного побережья южной и средней котловин Байкала.

Распределение видов-доминантов. Ранними исследованиями каменистой литорали Южного Байкала установлено, что в зоне глубин 2—5 м на площади 1 м² обитает до 10 видов гастропод, из которых до 5 видов (*Ch. amauronius*, *M. herderiana*, *Ch. maacki*, *M. bythiniopsis*, *Ch. gerstfeldtianus*) доминируют по плотности поселения и биомассе [4, 8—11].

Полученные нами сведения показывают, что линейное распространение вдоль береговой линии видов-доминантов *Ch. maacki* и *M. herderiana* не ограничивается одной бухтой, а прослеживается как минимум на расстоянии свыше 150 км (от м. Березового до м. Бирхин). Доминирование вида *Ch. maacki* на глубинах от 1,2 до 3 м в южной и средней котловинах озера приходится на зону повышенного волнового воздействия на валунно-щебнистом субстрате или согласно [9, 16] к зонам прибойного потока (0—1,8 м) и обрушения волн (2—3 м). Тогда как близкородственные виды *M. herderiana* (южная котловина) и *M. variesculpta* (средняя и северные котловины) на том же субстрате обитают в зоне ослабления волнового воздействия (глубже 3 м) по [5, 12].

Как и в сообществах бентосных животных морей и Байкала [11, 14], в литоральных таксоценозах гастропод Байкала прослежена постепенная смена видов-доминантов относительно глубины (см. таблицу). Замещение доминирующих видов гастропод связано с разными факторами среды. В зоне глубин 15 м оно происходит главным образом за счет различий в силе волнового воздействия при практически одинаковом составе донных отложений (см. выше). В зоне глубин от 5 до 20 м смена видов, наоборот, в большей степени зависит от разнообразия донных отложений — смены валунно-галечного субстрата на примеси гальки и песка.



6. Нагрузки на главные компоненты исходных переменных: К — котловины; М — районы; РБ — расстояние от берега, м; Г — глубина, м; ДОТ — состав донных отложений; ДПК — типы донного подводного комплекса; НД — наклон дна, градусы; ГЗ — принадлежность к гидродинамической зоне; ГД — гидродинамическое давление; ВБ — видовое богатство; ВР — видовое разнообразие, Б — биомасса; П — плотность поселения гастропод; биомасса литобионтных моллюсков: Мh — *Maackia herderiana*, Mb — *M. bythiniopsis*, Tc — *Teratobaikalia ciliata*, Сm — *Choanomphalus maacki*, Ca — *Ch. amauronius*, Cg — *Ch. gerstfeldtianus*, ac — акролоксиды (суммарное значение 7 видов).

Выявленная корреляционная связь сосуществования некоторых литобионтных видов, в том числе замещающих друг друга по доминированию, объяснима, на наш взгляд, принципом конкурентного исключения (или принципом Гауза) (цит. по [16]), т. е. отсутствием конкуренции между видами за жизненное пространство и пищевые ресурсы. Каждый из трех видов *Ch. maacki*, *Ch. gerstfeldtianus* и *M. herderiana*, обитающих совместно на валунно-щебнистых грунтах Байкала, имеет свое жизненное пространство. Особи *Ch. maacki* живут на верхних сторонах валунов, поросших макрофитами (*Cladophora*, *Chaetocladia*, *Sphaeronostoc*), представители *Ch. gerstfeldtianus* населяют выемки этих же валунов, но чаще — подовых сторон первого яруса, дву- или многоярусных донных отложений. Третий вид — *M. herderiana*, хотя и встречается на верхней стороне грубообломочного материала, предпочитает боковые и подовые его стороны [18]. Известны различия и в составе пищевого комка этих видов: *Ch. maacki*, как и большинство видов

рода, в большей степени потребляет бентосные диатомовые, *M. herderiana* — планктонные диатомовые [28], а *Ch. gerstfeldtianus* является бактериофагом (наши наблюдения). Сходные отношения, вероятно, существуют между другими выявленными парами *Ch. amauronius* — *M. bythiniopsis* и *Ch. gerstfeldtianus* — *T. ciliata*.

Видовое богатство и разнообразие. Как мы выяснили, видовое богатство и разнообразие гастропод на валунно-галечных и смешанных типах грунтов зависит от нескольких абиотических факторов, одним из них является принадлежность к разным котловинам озера. Известно, что средняя котловина Байкала является зоной смешения южно- и северобайкальских малакофаун [8, 19, 25, 31]. В литорали южной котловины западного борта зарегистрированы 43 вида гастропод, из них 27 являются общебайкальскими, среднюю котловину населяют 57 видов, из которых 19 южно- и 11 северобайкальские [18]. На четырех трансектах нами обнаружены лишь 49 видов, поскольку исследования были посвящены небольшим участкам каждой из акваторий и главным образом валунно-галечному типу грунтов. Соответственно, виды, приуроченные к песчаным, илистым и скальным донным отложениям, не обнаружены или встречены единично.

Выявленные повышенные значения индекса Шеннона в средней котловине Байкала связаны с включением в состав таксоценозов гастропод 8 северобайкальских видов, из которых 4 являлись доминантами или субдоминантами по биомассе (см. таблицу).

Количественные показатели. Согласно исследованиям, проведенным в 70—80-е годы прошлого столетия, в зоне глубин 25 м на каменистых грунтах максимальные количественные показатели моллюсков в бухте Большие Коты составили в летнее время 39,06 г/м² и 2658 экз/м² [4] и в районе Утулик — Мурино (восточное побережье Байкала) — 2,28 г/м² и 413 экз/м² [9]. В зоне глубин 5—15 м в акватории Утулик — Мурино средние значения численности моллюсков и их биомассы достигали соответственно 17,03 г/м² и 1452 экз/м² [9].

Отметим, что полученные нами количественные характеристики распределения гастропод в летний период в каменистой литорали Байкала практически не отличаются от опубликованных ранее сведений. Только в зоне глубин 3,6—4,1 м у мыса Березовый количественные показатели гастропод оказались на порядок выше, чем в других районах озера и опубликованных ранее для этого вида. Если не считать наш случай артефактом, то причиной, вероятно, является наличие самых благоприятных условий для развития вида *M. herderiana* на обсуждаемом участке дна.

Заключение

В результате исследований распределения эндемичных брюхоногих моллюсков на четырех трансектах в южной и средней котловинах оз. Байкал идентифицированы 49 видов гастропод, 15 из них доминируют на разных участках дна. Два вида распространены на валунно-щебнистом типе грунтов вдоль западного борта обеих котловин узкой полосой, при этом один вид *Ch. taascki* обитает в зоне си-

льного волнового воздействия (прибоя и обрушения волн), а второй *M. (E.) herderiana* населяет более спокойную зону. Нахождение 13 других доминирующих видов — пятнистое и связано с неоднородностью распределения донных отложений.

Показано, что распределение гастропод в каменистой литорали озера зависит от совокупности нескольких факторов среды географического района, глубины обитания, волнового воздействия, принадлежности донному подводному комплексу и размерному составу донных отложений. Выявлена корреляционная связь между распределением нескольких видов гастропод. Зарегистрированные количественные характеристики гастропод не отличаются от опубликованных ранее сведений для каменистой литорали Байкала.

**

Досліджено видове багатство, видову різноманітність та кількісні характеристики байкальських ендемічних червоногих молюсків на чотирьох трансектах кам'янистої літоралі південної та середньої котловин озера. Ідентифіковано 49 видів гастропод, 15 з них домінують на різних ділянках дна. Показано вплив абіотичних факторів середовища (географічних, геоморфологічних та гідродинамічних) на видову різноманітність, багатство та кількісні характеристики гастропод.

**

Distribution of endemic Baikal gastropods has been studied on boulder-pebble and mixed sediments at four littoral transects (26 stations) in the southern and middle basins of the lake. Forty nine gastropod species were identified, 15 species dominate in different places of the bottom. Various abiotic factors (geographical, geomorphological and hydrodynamical) affect the species diversity and abundance, as well as the distribution of the gastropod species.

**

1. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. — Борок, 1987. — 63 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, № 8593-B87.
2. Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Тр. АзЧерНИРО. — 1949. — Вып. 13. — С. 9—280.
3. Жагин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. — 1940. — Т. 5, Вып. 3—4. — С. 519—991.
4. Каплина Г.С. Макрозообентос каменистых грунтов литорали оз. Байкал и его сезонная динамика (данные 1963-1968 гг., район Больших Котов) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. — Иркутск, 1974. — С. 126—138.
5. Карabanов Е.Б. Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 1—66.
6. Карabanов Е.Б., Кулишенко Ю.Л. Воздействие волнения на распределение бентосных организмов // Подводные ландшафты Байкала. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 97—112.
7. Кожов М.М. Моллюски озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1936. — Т. 8. — 320 с.

8. Кожов М.М. Биология озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 315 с.
9. Кожова О.М., Ербаева Э.А., Сахаровский С.И. Макрозообентос // Состояние сообществ Южного Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та, 1982. — С. 81—90.
10. Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М. и др. Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 1. Локальное разнообразие донного населения и особенности его пространственного распределения // Зоол. журн. — 2003. — Т. 82, № 3. — С. 307—317.
11. Кравцова Л.С., Карабанов Е.Б., Камалтынов Р.М. и др. Макророзообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных // Там же. — № 5. — С. 547—557.
12. Кравцова Л.С., Потемкина Т.Г., Механикова И.В. и др. Пространственное распределение бентосных сообществ беспозвоночных животных в южной котловине озера Байкал // Зоология беспозвоночных. — 2006. — Т. 3, № 1. — С. 65—76.
13. Кравцова Л.С., Механикова И.В., Ижболдина Л.А. Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали оз. Байкал // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 5. — С. 17—26.
14. Кусакин О.Г. Население литорали // Биология океана. Биологическая структура океана. — М.: Наука, 1977. — Т. 1. — С. 174—178.
15. Миклашевская Л.Т. Материалы к познанию продуктивности дна Байкала // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1935. — Т. 6. — С. 99—198.
16. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.
17. Развозжаев М.С. Пространственная структура таксоценозов моллюсков и оценка динамики субаквальных ландшафтов // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф., Иркутск, 1988 г. — Иркутск, 1988. — С. 79.
18. Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А. и др. Брюхоногие моллюски (Mollusca: Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. — Новосибирск: Наука, 2004. — С. 937—1002.
19. Широкая А.А., Максимова Н.В., Ситникова Т.Я. Распределение моллюсков семейства Acroloxidae (Gastropoda, Pulmonata) в озере Байкал // Зоол. журн. — 2008. — Т. 87, № 5. — С. 532—546.
20. Arnaud P.M., Troncoso J.S., Ramos A. Species diversity and assemblages of macrobenthic Mollusca from the South Shetland Islands and Bransfield Strait (Antarctica) // Polar Biol. — 2001. — Vol. 24. — P. 105—112.
21. Blanchard D., Bourget E. Scales of coastal heterogeneity: influence on intertidal community structure // Marine Ecology Progress series. — 1999. — Vol. 179. — P. 163—173.
22. Brown K.M. Temporal and spatial patterns of abundance in the gastropod assemblage of a macrophyte bed // Amer. Malacol. Bull. — 1997. — Vol. 14, N 1. — P. 27—33.

23. *Chlyeh G., Dodet M., Delay B. et al.* Spatio-temporal distribution of freshwater snail species in relation to migration and environmental factors in an irrigated area from Morocco // *Hydrobiologia*. — 2006. — Vol. 553. — P. 129—142.
24. *Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B.* The consortium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia // *Ibid.* — 1993. — Vol. 271. — P. 179—189.
25. *Lake Baikal: Evolution and Biodiversity*. — Leiden: Backhuys Publ, 1998. — 447 p.
26. *Lindholm W.A.* Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda) // Зоол. исследования оз. Байкал. — Kiew; Berlin: R. Fridlander und Sohn. — 1909. — Bd. 4. — 104 s.
27. *Maslin J., Levet D.* The distribution of benthic molluscs in a coastal lagoon in Benin (West Africa) // *Arch. Hydrobiol.* — 1992. — Vol. 124, N 1. — P. 89—107.
28. *Röpstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V.* Observations on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baicalian Gastropods // *Berliner Palaeobiol. Abh.* — 2003. — Vol. 1, N 4. — P. 157—181.
29. *Schräder T.* Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden und Ufertierwelt fließender Gewässer // *Ztchr. für Fischerei*. — 1932. — Vol. 30. — P. 105—127.
30. *Shirokaya A.* A new species of *Gerstfeldtiancyclus* Starobogatov, 1989 (Pulmonata: Basommatophora: Acroloxidae) from Lake Baikal // *Zootaxa*. — 2007. — Iss. 1466. — P. 55—67.
31. *Sitnikova T. Ya.* Endemic gastropod distribution in Baikal // *Hydrobiologia*. — 2006. Vol. 568(S) — P. 207—211.
32. *Starostin A.* Zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des Baikalsees // *Arch. für Naturgeschichte*. — 1926. — Bd. 92, N 6 — S.1—95.
33. *Timoshkin O.A., Suturin A.N., Maximova N.V. et al.* 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 Geowisse. Abh.* — 2003. — Vol. 1, N 4. — S. 193—200.
34. *Van Brink F.W.B., Beljaards M.J., Boots N.C.A., Van Velde G.* Macrozoobenthos abundance and community composition in three lower Rhine floodplain lakes with varying inundation regimes // *Regulated Rivers: Research & Management*. — 2006. — Vol. 9, fasc. 4 — P. 279—293.