

УДК 594.32 (477)

Ю.С. Рябцева

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *VIVIPARUS* В ВОДОЕМАХ УКРАИНЫ

В статье приведены данные по эмбриональной и постэмбриональной изменчивости раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из двух украинских водоемов. Установлено, что в р. Буча обитают живородки с достоверно меньшими размерами взрослой раковины, чем у моллюсков из р. Южный Буг. Показано, что характеристики эмбриональных раковин *Viviparus* являются видовыми и хорошо узнаваемыми в обоих стационарах.

Ключевые слова: изменчивость, эмбриональная раковина, адультивная раковина, *Viviparus*, Украина.

Постановка проблемы, анализ последних публикаций.

Брюхоногие моллюски семейства Viviparidae часто являются значительным компонентом бентосных сообществ пресноводных водоемов. Представители этого семейства принимают участие в процессах самоочищения вод; они имеют трофические связи с другими гидробионтами, играют важную роль в трансформации энергии в экосистеме и выступают биоиндикаторами экологического состояния. Некоторые виды живородок включены в список таксонов, используемых для расчета индекса BMWPI, широко применяемого в Великобритании, Австралии, странах ЕС для оценки состояния проточных вод (Wright et al, 1993).

В литературе представлено достаточно много сведений о конхологической изменчивости живородок (Жадин, 1928; Павлюченкова, 1997; Рябцева, Анистратенко, 2012; Falniowski, 1996). Известно (Рябцева и др., 2010), что раковина взрослых вивипарид подвержена широкой постэмбриональной изменчивости, поэтому её размер и пропорции не могут служить весомым таксономическим признаком, особенно в случае с близкими видами - *V. viviparus* (Linnaeus, 1758) и *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880). Таким образом, невыразительный конхологический хиатус сильно затрудняет разграничение видов одного рода и мотивирует исследователей к поиску новых дифференциальных признаков.

Характерная особенность биологии живородок – яйцеживорождение – наталкивает на мысль об использовании морфологии раковины эмбрионов для дифференциации видов живородок. Поэтому детальное сравнительное исследование эмбриональной и постэмбриональной изменчивости раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* является крайне важным.

Сравнение морфологических особенностей протоконхов позволяет более точно определять границы между близкими видами у многих Gastropoda. В настоящее время использование набора признаков эмбриональной и/или личиночной раковины получает все более широкое распространение, в том числе и в применении к Viviparidae (Bandel, 1982; Riedel, 1993; Рябцева, Анистратенко, 2012).

Цель статьи – установить влияние окружающей среды на основные размерные характеристики эмбриональной и адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из двух географически удаленных местообитаний в Украине.

Методика

Материалом для работы послужили собственные сборы моллюсков рода *Viviparus* в течение одного года из р. Южный Буг (с. Баловное, Новоодесский район, Николаевская область) и р. Буча (с. Лесная Буча, Киево-Святошинский район, Киевская область).

Моллюсков собирали ежемесячно с июня 2010 года по май 2011 года в пределах стационарных пунктов сбора (рис. 1) с помощью гидробиологического сачка. Сразу после отбора пробы фиксировали 96 % спиртом и затем хранили при температуре не выше 4-5°.



Рис. 1. Стационарные пункты сбора материала: залитыми кружками обозначены точки сбора *V. viviparus*; пустыми кружками – *V. sphaeridius*: 1 – р. Южный Буг, с. Баловное, Николаевская область, Украина; 2 – р. Буча, с. Лесная Буча, Киевская область, Украина.

Всего измерено, вскрыто и проанализировано 730 экз. взрослых моллюсков рода *Viviparus* и 953 эмбриона. В лаборатории для разграничения видов моллюсков, помимо традиционного конхологического метода, также использовали компараторный метод Я. И. Старобогатова (Старобогатов, Толстикова, 1986).

Для изучения эмбриональной раковины из выводковой камеры взрослых самок извлекались все эмбрионы различной степени зрелости: яйцевые капсулы без ясно обособленных раковин, эмбрионы с хрупкими раковинками внутри яйцевых капсул и эмбрионы со сформированными раковинами. В дальнейших исследованиях принимали участие эмбриональные раковины от 2,75 до 3,5 оборотов завитка.

Для оценки изменчивости каждая взрослая и эмбриональная раковина была промерена по основным параметрам: высота и ширина раковины, а также количество оборотов.

Измерение раковин взрослых особей проводили с помощью штангенциркуля (с точностью до 0,1 мм). Эмбрионов промеряли с помощью стереоскопического микроскопа МБС-9 с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм. При подсчете числа оборотов у эмбрионов и взрослых особей также использовали МБС – 9.

Все количественные данные были обработаны с помощью стандартного пакета программ PAST ver. 2.17 (Hammer et al., 2001).

Для каждого из выполненных промеров взрослых, эмбриональных раковин и радул были получены значения максимума, минимума, средней арифметической величины и ошибки среднего.

Оценку разности между промерами взрослых раковин разных видов вивипарид проводили с помощью t-критерия Стьюдента. Нулевую гипотезу отвергали при $p \leq 0,05$.

Однофакторный дисперсионный анализ был применен для определения взаимосвязи между местообитанием живородок и размерными характеристиками их взрослой раковины.

Характеристика стационарных пунктов сбора моллюсков.

Река Буча, с. Лесная Буча, Киевская область.

Изучаемый биотоп представляет собой искусственную мелководную запруду на р. Буча. Для этого водоема характерна значительная плотность водной растительности с большим видовым разнообразием: *Potamogeton perfolitus*, *Butomus umbellatus*, *Elodea canadensis* и др. В течение сезона 2010-2011 года становление ледового покрова происходило в конце ноября – начале декабря. Температура подо льдом, в придонном слое составляла 2-3°C (для определения температуры воды было завершено три замера в каждый месяц сбора). Освобождение ото льда происходит в марте месяце.

Моллюсков собирали с илистого дна или водной растительности на прибрежном участке площадью около 30 м².

Река Южный Буг, с. Баловное, Николаевская область.

Для этого биотопа характерна низкая плотность водной растительности, обусловленная крутыми склонами берегов и относительно быстрым течением. Моллюски были обнаружены на песчаном дне, на камнях, среди зарослей *Ceratophyllum demersum*, *Typha angustifolia* и др.

В конце ноября - начале декабря 2010 года проходило становление ледового покрова на р. Южный Буг. Температура подо льдом, в придонном слое составляла около 2-3°C (для определения температуры воды было совершено три замера в каждый месяц сбора).

Для сбора материала был выбран прибрежный участок площадью около 30 м², ограниченный с 2-х сторон чистым песчаным дном, а с третьей стороны – выступом берега.

Результаты и их обсуждение

Большинство параметров взрослой раковины живородок характеризуются широкой изменчивостью (Жадин, 1928; Рябцева и др., 2010). В связи с этим, применение размерных признаков и/или индексов адультивной раковины для диагностических целей довольно проблематично.

В то же время, географическая изменчивость пресноводных моллюсков, изучена недостаточно. Например, М. В. Винарский (2012) отмечает, что долгое время отвергалось само наличие географической изменчивости у пресноводных моллюсков. Считалось, что изменчивость моллюсков зависит не от географически ориентированных факторов, а от факторов, специфичных для данного местообитания.

В связи с различным географическим положением стационарных пунктов сбора, особо важно отметить резкое и, главное, устойчивое, отличие морфометрических характеристик живородок в изученных местообитаниях.

Результаты наших исследований (табл. 1) свидетельствуют о том, что при одинаковом количестве оборотов раковины *V. viviparus* из р. Буча достоверно меньше по своей высоте и ширине, чем раковины этого вида из р. Южный Буг (табл. 1). Это утверждение справедливо и для *V. sphaeridius* из этих местообитаний.

Таблиця 1

Оценка достоверности отличий между высотой и шириной адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* на разных этапах её онтогенеза из р. Южный Буг и р. Буча (t-критерий)

Признак	Количество оборотов	<i>V. viviparus</i> р. Южный Буг – р. Буча			<i>V. sphaeridius</i> р. Южный Буг – р. Буча		
		t _c	Df	p<	t _c	df	p<
ВР	4,5	10,14	80	0,001	5,52	44	0,001
ШР		8,72	80	0,001	4,98	44	0,001
ВР	4,75	9,43	118	0,001	6,05	83	0,001
ШР		10,07	118	0,001	8,77	83	0,001
ВР	5	8,65	109	0,001	3,46	62	0,001
ШР		10,31	109	0,001	5,41	62	0,001
ВР	5,25	4,82	84	0,001	5,33	41	0,001
ШР		7,84	84	0,001	5,74	41	0,001
ВР	5,5	2,09	20	0,05	4,89	9	0,01
ШР		2,10	20	0,05	3,53	9	0,01

Кроме того, раковина *Viviparus* из р. Буча (рис. 2 – В, D) бурого цвета с плохо заметными спиральными полосами, тогда как для вивипарид из р. Южный Буг характерна светло-коричневая раковина с хорошо заметными бурыми полосами (рис. 2 – А, С).

Таким образом, установлены устойчивые различия в характеристиках адультивной раковины живородок из двух популяций, расположенных на территории Украины.

Эти различия могут быть обусловлены прямым воздействием определенных факторов среды, свойственных данным местообитаниям (например, фактор мелководности в р. Буча). Вполне вероятно, что такое отличие конхологических характеристик *Viviparus* может быть продиктовано различным географическим расположением стационаров – северная морфа украинских живородок гораздо мельче, чем южная. Однозначное решение этого вопроса требует дальнейших исследований. Особенно интересными представляются эксперименты по переселению пресноводных моллюсков с севера на юг и/или наоборот.

Эмбриональная раковина (протоконх) живородок – это часть раковины моллюска, сформированного в яйцевых оболочках до выхода эмбриона из выводковой камеры материнской особи во внешнюю среду. Таким образом, формирование протоконха у вивипарид проходит в относительно стабильных условиях материнского организма (Рябцева, Анистратенко, 2012). При этом эмбриональная раковина (сравнительно с яйцевиворождающими видами гастропод) гораздо слабее подвержена влиянию среды, окружающей материнский организм.

Мы попытались установить различаются ли между собой эмбриональные раковины попарно у *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из р. Южный Буг и р. Буча

Для установления диапазона конхологической изменчивости эмбриональной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из 2-х различных биотопов, мы проанализировали количественные характеристики этих раковин на строго фиксированной стадии эмбриогенеза – от 2,75 до 3,5 оборотов завитка.

С помощью однофакторного дисперсионного анализа не было выявлено статистически значимых различий между размерными характеристиками эмбриональной раковины *V. viviparus* из р. Буча и р. Южный Буг ($F=0,334$, $p>0,05$ –

высота эмбриональной раковины, $F=6,21$, $p>0,05$ – ширина эмбриональной раковины). В морфометрических характеристиках эмбриональной раковины *V. sphaeridius* из этих двух пунктов сбора также не было выявлено статистически значимых отличий ($F=0,462$, $p>0,05$ – высота эмбриональной раковины, $F=0,975$, $p>0,05$ – ширина эмбриональной раковины).

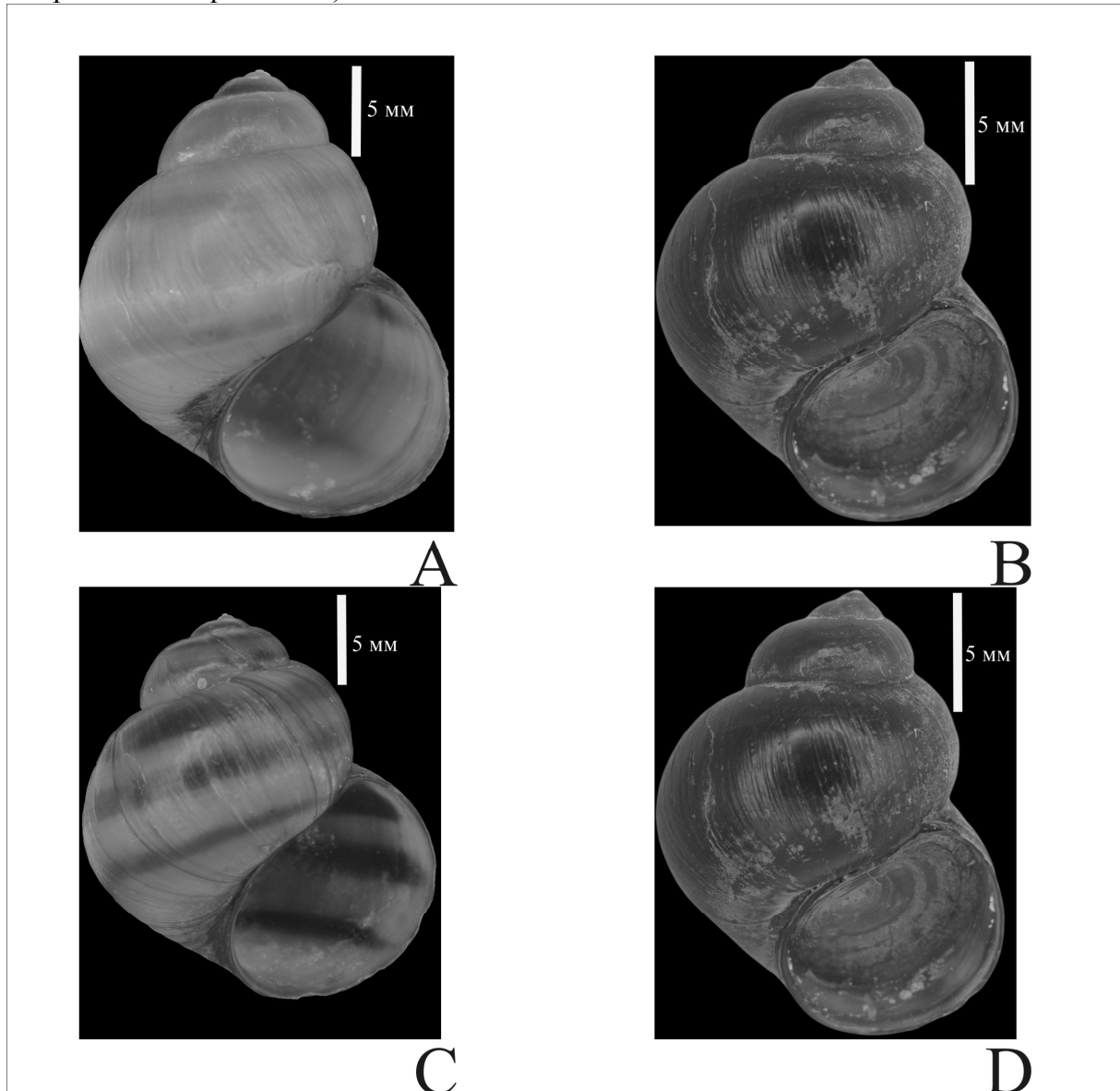


Рис. 2. Адультивні раковини роду *Viviparus*: А – *V. viviparus* из р. Южный Буг, Николаевская область, Украина; В – *V. viviparus* из р. Буча, Киевская область, Украина; С – *V. sphaeridius* из р. Южный Буг, Николаевская область, Украина; D – *V. sphaeridius* из р. Буча, Киевская область, Украина.

Эмбриональные раковины *V. viviparus* из 2-х различных биотопов не отличаются между собой по морфометрическим характеристикам раковины. Эмбриональные раковины *V. sphaeridius* из этих же биотопов также сходны между собой по конхологическим признакам.

Таким образом, характеристики эмбриональных раковин *Viviparus* являются видовыми и хорошо узнаваемыми в обоих стационарах. Следовательно, для диагностики близких видов живородок использование признаков эмбриональной раковины более эффективно, чем раковины взрослых моллюсков.

Выводы

Морфологические особенности адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в значительной мере определяются их местообитанием. Нами установлено, что живородки из р. Буча характеризуются более мелкими размерами при одинаковом числе оборотов, чем моллюски того же вида из р. Южный Буг. Морфометрические характеристики эмбрионов *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из этих двух популяций попарно не отличаются друг от друга. Таким образом, характеристики эмбриональных раковин *Viviparus* являются видовыми и хорошо узнаваемыми в обоих стационарах.

Благодарности

Автор выражает благодарность д.б.н. В. В. Анистратенко (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины) за ценные замечания и правки, сделанные при подготовке рукописи к печати. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, грант № 08-14-12 (У).

Литература

1. Винарский М. В. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков / М. В. Винарский // Журнал общей биологии. – 2012. – Т.73, № 2. – С. 125 – 137.
2. Жадин В. И. Исследование по экологии и изменчивости *Viviparus fasciata* Müll. /В. И. Жадин – Монографии Воложской биологической станции. - № 3. – Саратов, 1928. – 94 с.
3. Павлюченкова О. В. Морфолого-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства Viviparoidae (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / О. В. Павлюченкова. – Ст.-Петербург, 1997. – 19 с.
4. Рябцева Ю. С. Морфология эмбриональной раковины и изменчивость телеоконха брюхоногих моллюсков рода *Viviparus* фауны Украины / Ю. С. Рябцева, О. Ю. Анистратенко, В. В. Анистратенко // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. – 2010. – № 2 (43). – С. 430 – 434.
5. Рябцева Ю. С. Морфологические особенности эмбриональной раковины моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae): попытка разграничения близких видов, обитающих в Украине / Ю. С. Рябцева, В. В. Анистратенко // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2012. – Вып. 15 / 16. – С. 117 – 128.
6. Старобогатов Я. И. Моллюски. Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Сер. История озер СССР / Я. И. Старобогатов, Н. В. Толстикова – Л.: Наука, 1986. – С. 156-165.
7. Bandel K. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken / K. Bandel // Facies (Erlangen) Bd. – 1982. – Vo. 7. – S. 1 – 198.
8. Falniowski A. Embryonic shells of *Viviparus* – what they may tell us about taxonomy and phylogeny? (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae) / A. Falniowski, K. Mazan, M. Szarowska // Malacologische Abhandlungen. – 1996 a. – Bd. 18, № 3. – P. 35-42.
9. Hammer Ø. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. Hurper, P. D. Ryan // Paleontologica electronica. – 2001. – Vol. 4, № 1. – P. 19.
10. Riedel F. Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch / F. Riedel // Limnologia. – 1993. – 23. P. 349 – 368.
11. Wright M. Infestation of dried cassava and maize by *Prostephanus truncatus*: entomological and socio-economic assessments for the development of loss reduction strategies / M. Wright, D. Akou-Edi, A. Stabrawa. – Larger Grain Borer Project, Togo, NRI-report R1941, Chatham, U.K., 1993. – 141 pp.

Анотація. *Рябцева Ю. С. Внутрішньовидова мінливість черепашки червоногих молюсків роду *Viviparus* у водоймах України. В статті наведено дані щодо ембріональної та постембріональної мінливості черепашки *V. viviparus* і *V. sphaeridius* з двох українських водойм. Встановлено, живородки з р. Буча мають достовірно менші розміри дорослої черепашки, ніж моллюски з р. Південний Буг. Показано, що характеристики ембріональних черепашок *Viviparus* є видовими та їх легко розпізнати в обох стаціонарах.*

Ключові слова: мінливість, ембріональна черепашка, адультивна черепашка, *Viviparus*, Україна.

Summary. Ryabceva Yu. S. Intraspecific shell variability in gastropods of genus *Viviparus* from Ukraine. The paper deals with the embryonic and postembryonic variability of shell in *V. viviparus* and *V. sphaeridius* from two Ukrainian freshwaters. It is observed that the viviparids shells in river Bucha is smaller than in South Bug. It is noted that adult *Viviparus* from river Bucha are characterized by reddish-brown shell with invisible spiral strips on its surface. Viviparids in river South Bug have a light-brown shell with clear visible strips. They are stretched the shell's length and those strips are visible on the internal surface of the shells. We conclude that the morphological traits of the adult shell within genus *Viviparus* are determinate by environmental conditions.

The dimensional parameters of embryonic shell in *V. viviparus* from river Bucha do not differ from those in *V. viviparus* from river South Bug. Characters of embryonic shell in *V. sphaeridius* from river Bucha are also similar to such characters in *V. sphaeridius* from river South Bug. It is shown that the characters of embryonic shells in *Viviparus* from studied populations are reliability on specific level.

Statistical methods reveal a certain value of dimensional parameters of embryonic shell as an efficient tool for the taxonomy and discrimination of closely related species in the viviparids.

Key words: variability, embryonic shell, adult shell, *Viviparus*, Ukraine.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Одержано редакцією 11.12.2013

Прийнято до публікації 14.03.2014