

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

УДК 594.32 (4)

Рябцева Юлия Сергеевна

**БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА VIVIPARIDAE GRAY, 1847  
ЕВРОПЫ**

(сравнительная морфология и особенности биологии)

03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации  
на соискание научной степени  
кандидата биологических наук

Киев – 2013

Диссертация является рукописью

Работа выполнена в Лаборатории зоогеографии Отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

Научный руководитель:

доктор биологических наук  
**Анистратенко Виталий Вячеславович,**  
Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,  
заведующий Лабораторией зоогеографии

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук  
**Гарбар Александр Васильевич,**  
Житомирский государственный университет им. Ивана Франко,  
доцент кафедры экологии и природопользования

кандидат биологических наук  
**Халиман Игорь Алексеевич,**  
Таврический государственный агротехнологический университет,  
заведующий кафедрой экологии и охраны окружающей среды

Защита состоится «08» октября 2013 г. в 13.00 часов на заседании специализированного Ученого совета Д 26.153.01 Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины по адресу: 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке в библиотеке Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины по адресу: 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15

Автореферат разослан “06 ” сентября 2013 г.

Ученый секретарь

Специализированного ученого совета



**О. И. Лисицина**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Живородки – наиболее древняя из современных групп пресноводных моллюсков, перешедшая к жизни в континентальных водоемах в начале мезозоя (триас).

Несмотря на длительную историю изучения семейства Viviparidae Gray, 1847, данные по морфологии и филогении большинства его представителей крайне разрознены или недостаточны, также до сих пор не выработано единого непротиворечивого взгляда на систематику и генезис живородок.

Многие авторы рассматривают всех европейских живородок в составе одного рода *Viviparus*, в пределах которого признается наличие четырех-пяти видов (Trüb, Ribi, 1997; Falkner et al., 2001; Soes et al., 2009 и др.). Между тем, достаточно давно установлено, что «*viviparus*» и «*contectus*» – виды, которые заслуживают обособления в отдельные роды *Viviparus* Montfort, 1810 и *Contectiana* Bourguignat, 1880, поскольку отличаются по радуле (Troschel, Thiele, 1866-1893; Черногоренко, 1988), строению половой системы (Павлюченкова, 1995; 1997 и др.), морфологии раковины (Franz, 1932; Görthner, 1992; Riedel, 1993; Falniowski et al., 1996), характеризуются различным числом хромосом (Rainer, 1963; Павлюченкова, 1997), экологическими предпочтениями (Жадин, 1928, 1952) и особенностями жизненного цикла (Березкина, Аракелова, 2010 и др.). Такому обособлению не противоречит даже образование гибридов между этими видами, которое, однако, не приводит к «слиянию» их популяций в одну (Trüb, Ribi, 1997 и др.).

В оценке значения тех или иных таксономических признаков на уровне родов и видов семейства Viviparidae также имеются определенные разногласия. В основном они касаются конхологических признаков, поскольку близкие виды живородок чрезвычайно сходны по раковине. Невыразительный конхологический хиатус сильно затрудняет разграничение видов одного рода и мотивирует исследователей к поиску новых дифференциальных признаков. Поэтому макро- и микроморфологическое изучение строения раковины (т.е. протоконха и телеоконха), радулы и детальное (на уровне микроструктуры) сравнительное исследование стенки раковины видов рода *Viviparus* и *Contectiana* является крайне важным.

Весьма актуален также вопрос об особенностях биологии живородок, в частности их размножения в разные сезоны года. Изучение этих особенностей, возможно, позволит уловить специфику раннего онтогенеза обсуждаемых живородок и более четко отграничить близкие виды.

До сих пор остается не решенным вопрос о размножении живородок в зимние месяцы. В начале наших исследований отсутствовали (кроме более или менее вероятных предположений) сведения о наличии эмбрионов у зимующих вивипарид Европы и хотя бы их самые общие характеристики.

**Связь работы с научными программами, планами, темами.** Диссертация выполнена в соответствии с плановой темой «Фауна, зоогеография и историческое развитие основных групп гидробионтов Азово-Черноморского бассейна» Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины № 0110U000289.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – установить основные сравнительно-морфологические особенности раковины, включая тонкую структуру

её стенки, а также радулы у представителей семейства Viviparidae, обитающих в водоемах Европы, уточнить особенности географического распространения *Viviparus* и *Contectiana*, детализировать особенности их биологии. На этой основе запланировано, в частности, оценить пригодность использования особенностей конхологии, характеристик радулы и биологии для систематики Viviparidae.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить внешнюю морфологию протоконха, телеоконха и тонкую структуру стенки раковины у моллюсков родов *Viviparus* и *Contectiana* из водоемов Европы.
2. На основе уточнения морфологических особенностей радулы Viviparidae Европы и её элементов, установить границы изменчивости этих структур.
3. Установить особенности биологии моллюсков рода *Viviparus* и уточнить половую структуру украинских популяций.
4. Обновить представления об ареалах моллюсков рода *Viviparus* и *Contectiana* в Европе.
5. Оценить пригодность и эффективность применения конхологических признаков, характеристик радулы и особенностей биологии для разграничения близких видов живородок.

*Объект исследования* – моллюски семейства Viviparidae Европы.

*Предмет исследования* – сравнительная морфология и особенности биологии живородок Европы.

**Методы исследования.** Использованы общепринятые методы сбора материала. Для установления видовой принадлежности, помимо традиционного конхологического метода, широко использован компараторный метод, разработанный Я.И. Старобогатовым. Для изготовления препаратов радулы использована методика, предложенная Я.И. Старобогатовым и Т.Я. Ситниковой (1985) с некоторыми дополнениями. Для изучения деталей морфологических особенностей эмбриональной раковины и радулы использовали оптическую и электронную микроскопию.

**Научная новизна.** Получены оригинальные данные по морфологии эмбриональной раковины Viviparidae. Показано, что сравнение морфологических особенностей эмбриональной раковины позволяет более надежно различать изученные виды живородок, чем сопоставление адультивной раковины этих видов.

Уточнены и дополнены данные по морфологии радулы моллюсков *Viviparus* и *Contectiana*. Впервые выяснен диапазон изменчивости зубов радулы живородок, отмечены аномалии различного типа: вторичное рассечение боковых зубчиков (1), их слияние (2), изменение формы (3), размеров (4) и увеличение или уменьшение этих зубцов (5).

Установлена особенность географического распространения Viviparidae в Европе. В ряде случаев показано, что очертание ареалов *Viviparus* и *Contectiana* не совпадают в пространстве. Моллюски этих двух родов могут обитать совместно, а в некоторых водоемах, пригодных для их обитания, встречаются только представители *Viviparus* или только *Contectiana*.

Установлена сезонная динамика количества и размеров эмбрионов у 2-х видов рода *Viviparus*. Показано доминирование эмбрионов второго размерного класса (2,25-2,75 оборота) на протяжении всего года, кроме лета.

Впервые показано, что рост и развитие эмбриональной раковины живородок происходит без зимней диапаузы.

Соотношение самцов и самок в украинских популяциях *Viviparus* несущественно отличается от соотношения 1:1.

Показано, что морфологические особенности адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в значительной мере определяются их местообитанием.

Впервые детализирована пригодность использования конхологических признаков раковины, радулы и биологии живородок для систематики группы.

**Теоретические и практическое значение работы.** Полученные данные вносят вклад в изучение морфологии, изменчивости, распространения и биологии пресноводных моллюсков семейства Viviparidae. Уточнены представления о применимости конхологических признаков, характеристик радулы и особенностей биологии живородок для систематики этой группы.

Полученные данные по особенностям морфологии адультивной раковины живородок и динамике роста раковинной трубки *Viviparus*, строению радулы и жизненному циклу могут быть использованы при составлении определительных таблиц (ключей) видов семейства Viviparidae.

**Личный вклад.** Материал, положенный в основу диссертационной работы, собран, изучен и проанализирован преимущественно автором. Вклад диссертанта в работы, опубликованные в соавторстве (4 статьи и 1 фаунистическая заметка), включает участие в сборе и изучении материала, обобщении результатов и подготовке рукописей к публикации.

**Апробация результатов диссертации.** Основные научные результаты были представлены на Конференциях молодых исследователей-зоологов (Киев, 2010; 2011; 2012; 2013), V Съезде Гидробиологического общества Украины «Актуальные гидроэкологические проблемы континентальных и морских экосистем» (Житомир, 2010), VII Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus-2011» (Севастополь, 2011), III Международной научной конференции «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы. Пути и методы решений» (Херсон, 2012).

Материалы диссертационной работы также были представлены на совместном заседании Отдела фауны и систематики беспозвоночных и Отдела паразитологии Института зоологии НАН Украины (11 апреля 2013 г.).

**Публикации.** Основное содержание диссертации отражено в 12 научных публикациях: 5 статей в ведущих профильных научных изданиях, из них две в изданиях, входящих в международные наукометрические базы, а также одна фаунистическая заметка и пять статей в материалах и тезисах отечественных и международных конференций.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, основной части работы, включающей пять глав, и списка литературы. Содержание диссертации изложено на 164 страницах машинописного текста, из которых основной текст составляет 138 страниц и содержит 15 таблиц, 40 рисунков. Список

литературы включает 122 наименования, из которых 63 на кириллице, 59 на латинице.

**Благодарности.** Выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. В.В. Анистратенко за консультации и неоценимую помощь при обработке материала и написании диссертации; И.С. Митяю, Е.В. Дегтяренко (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины) – за помощь в сборе материала и изготовлении фотографий моллюсков; С.Б. Шехуновой и В.А. Подобе (Лаборатория физических методов исследования Института геологических наук НАН Украины) – за любезное содействие в получении снимков с использованием СЭМ; И.В. Довгалю и И.И. Дзеверину (Институт зоологии НАН Украины) – за ценные научные консультации, В.Л. Шевченко и О.В. Ткаченко (Черниговский национальный педагогический университет), А.Н. Волошкевичу и Е.В. Волошкевич (Дунайский биосферный заповедник), С.А. Гладкевичу (Ичнянский национальный парк), Н.Н. Барщевской (Научный центр экомониторинга и биоразнообразия мегаполиса НАН Украины) – за помощь в сборе материала; Е.С. Кудлай (Институт зоологии НАН Украины), Т.Л. Алексенко (Херсонская гидробиологическая станция НАН Украины), А.В. Мартынову (Институт зоологии НАН Украины), В.В. Красовской и В.А. Чумаку (Ужгородский национальный университет), Е.П. Житовой (Житомирский национальный агроэкологический университет), Л.А. Прозоровой (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), З.В. Цегельник (Черкасский национальный университет им. Б. Хмельницкого) – за любезно предоставленный материал; Н.М. Селиверстову (Черкасский краеведческий музей) – за предоставленные фотографии раковины моллюсков; В.А. Харченко (Центр коллективного пользования научным оборудованием «Animalia» Института зоологии НАН Украины) – за содействие в получении фотографий эмбриональных раковин; П.В. Кияшко и Л.Л. Ярохнович (ЗИН РАН) и С.Г. Погребняку (ННПМ НАН Украины) – за помощь в работе с каталогами моллюсков, сотрудникам Лаборатории зоогеографии НАН Украины: О.Б. Васильковской, Р.В. Бабко и О.Ю. Анистратенко – за помощь при выполнении работы.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВА VIVIPARIDAE GRAY, 1847

В главе приводятся сведения об истории изучения моллюсков семейства Viviparidae. Выделены и охарактеризованы основные периоды исследования живородок.

В первый период (XIX – XX вв.) был установлен видовой состав вивипарид Европы. Работы этого периода характеризуются преимущественно узкой фаунистической направленностью и фрагментарностью (Bourguignat, 1880; Westerlund, 1886; Kobelt, 1909; Жадин, 1928 и др.).

Второй период (1930-е – 1980-е гг.) изучения живородок характеризуется тенденцией к укрупнению таксонов видовой группы, синонимизацией многих видов (Geyer, 1927; Franz, 1932; Жадин, 1933, 1952). В этот период для систематических построений широко привлекаются признаки мягкого тела моллюсков. Слабая

изученность этих признаков у моллюсков часто приводила к таксономическим ошибкам и путанице.

Третий период в изучении Viviparidae (с 1980-х гг. XX ст. по сегодняшний день) характеризуется пересмотром таксономической системы вивипарид путем привлечения новых подходов и методов в систематике (Стадниченко, 1982; Голиков, Старобогатов, 1989, Павлюченкова, 1997; Анистратенко, Анистратенко, 2001).

Неоднократно показано, что надежная идентификация таксонов разного ранга может быть осуществлена только на основе комплексного анализа признаков раковины, половой системы и других характеристик (Ситникова, Старобогатов, 1982; Черногоренко, 1989; Thiele, 1992 и др.).

К настоящему времени обобщение имеющихся литературных данных выявляет отсутствие единого непротиворечивого взгляда на систематику, генезис Viviparidae и, соответственно, филогенетические отношения как внутри данного семейства, так и по отношению к другим группам гребнежаберных моллюсков (Pectinibranchia).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Материал.** Основным материалом для настоящей работы послужили собственные сборы из водоемов на территории Украины в период 2009-2012 гг. При выполнении работы также были использованы материалы из водоемов Украины и зарубежья, любезно предоставленные коллегами. Кроме того, нами обработаны фондовые коллекции Зоологического музея ЗИН РАН (Санкт-Петербург) и Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев), включающие в себя сборы из 21 страны Европы и 20 областей Украины.

Всего было изучено свыше 1500 экземпляров моллюсков сем. Viviparidae. Вскрыто более 1300 экземпляров взрослых моллюсков. По основным конхологическим параметрам промерено более 1300 адультивных и 2900 эмбриональных раковин. При помощи сканирующей электронной микроскопии изучено 36 препаратов радулы и 6 эмбриональных раковин.

**Методы исследования.** При сборе материала пользовались традиционными методиками сбора с помощью гидробиологического сачка. На мелководьях материал собирали вручную со дна или растительности – трав и водорослей.

Также были установлены стационарные пункты сбора материала (рис. 1). На станциях № 1 и № 2 ежемесячно собирали не меньше 25 особей в период с июня 2010 г. по май 2011 г. Стационарный пункт № 3 функционировал с июня по сентябрь 2010 г., в течение ноября 2010 г. и апреля 2011 г. На этой станции в указанный период отбирали не меньше 30 особей.

Весь собранный материал хранится в коллекции Лаборатории зоогеографии Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена.

Для видовой диагностики моллюсков, помимо традиционного конхологического метода, в наших исследованиях был широко использован компараторный метод, разработанный Я.И. Старобогатовым (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Иззатулаев, Старобогатов, 1984).

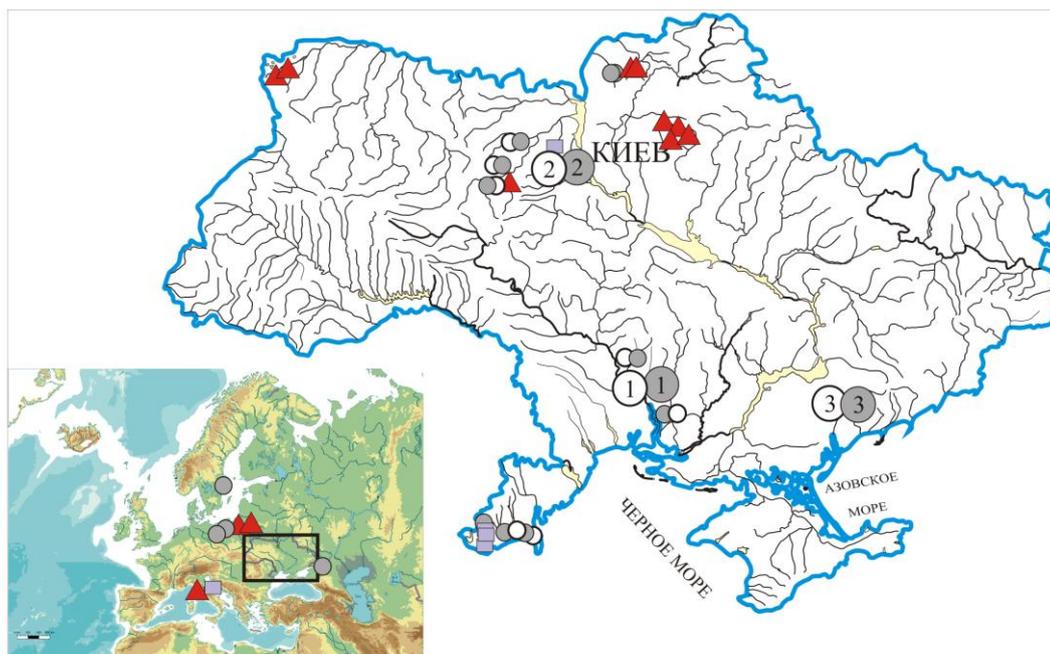


Рис. 1. Пункты сбора материала: залитыми кружками обозначены точки сбора *V. viviparus*; белыми кружками – *V. sphaeridius*; прямоугольниками – *V. ater*, треугольниками обозначены точки сбора *C. listeri*. Цифрами показаны стационарные пункты сбора моллюсков: 1 – р. Южный Буг, с. Баловное, Николаевская область, Украина; 2 – р. Буча, с. Лесная Буча, Киевская область, Украина; 3 – р. Молочная, с. Терпенье, Запорожская область, Украина.

Исследования моллюсков проводили с использованием оптического стереомикроскопа МБС–9; измерения адультивных раковин были выполнены с помощью цифрового штангенциркуля, а измерение эмбриональных раковин живородок – с помощью окуляр-микрометра.

Фотографии взрослых раковин получены с помощью цифровой камеры «Olympus SP-800 UZ». Часть фотографий адультивных раковин, представленных в работе, изготовлена Н.М. Селиверстовым (Черкасский краеведческий музей) с использованием фотокамеры «Pentax K 10 D» и И.С. Митяем (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины) с использованием фотокамеры Canon 350 D.

Для изучения эмбриональной раковины живородок из выводковой камеры взрослой самки извлекали эмбрионов различной степени зрелости: яйцевые капсулы без ясно обособленных раковин, эмбрионы с хрупкими раковинками внутри яйцевых капсул и эмбрионы со сформированными раковинками. Раковины эмбрионов были разделены на три возрастных класса: до 2-х оборотов завитка (1), с 2,25-2,75 оборотами (2) и раковины с 3-мя и более оборотами (3).

Для количественной оценки различий между эмбриональными раковинами двух конхологических форм (видов) рода *Viviparus*, выделенных с помощью компараторного метода, В.В. Анистратенко разработал специальный методический подход (Рябцева, Анистратенко, 2012). Суть его заключается в измерении и

сопоставлении высоты и диаметра строго фиксированных отрезков раковинной трубки у эмбрионов разных видов: при 1,5 и 2,5 оборотах завитка.

Фотографии эмбриональных раковин, изготовленные с помощью светового микроскопа, выполнены в Центре коллективного пользования научным оборудованием «Animalia» Института зоологии НАН Украины.

Для изучения морфологических особенностей радулы мы использовали методику, предложенную Я.И. Старобогатовым и Т.Я. Ситниковой (1985) с некоторыми дополнениями. Рахидальный зуб радулы живородок промерен по основным параметрам: ширина режущей пластинки, высота режущей пластинки, ширина срединного зубчика, высота срединного зубчика.

Все электронномикроскопические фотографии, представленные в диссертации, получены с использованием «JSM-6490» (Лаборатория физических методов исследования ИГН НАН Украины).

Все полученные количественные данные были обработаны с использованием стандартного пакета программ «PASW Statistics 17» и «Statistica 6.0».

## МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА VIVIPARIDAE

**Общая характеристика моллюсков семейства Viviparidae.** Кратко описана морфология адультивной раковины Viviparidae, приведены диагнозы родов *Viviparus* и *Contectiana*, также представлен подробный таксономический состав изучаемого семейства (по: Анистратенко, Анистратенко, 2001).

В материале из водоемов Европы, в том числе Украины, нами обнаружено три вида рода *Viviparus* Montfort, 1810: *V. viviparus* (Linnaeus, 1758), *V. ater* (Cristofori et Jan, 1832), *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880) и два вида рода *Contectiana* Bourguignat, 1880: *C. contecta* (Millet, 1813), *C. listeri* (Forbes et Hanley, 1853).

**Адультивная раковина семейства Viviparidae.** Приведена конхологическая характеристика 3-х видов *Viviparus* и 2-х видов *Contectiana*. Очерчены границы морфологической изменчивости взрослой раковины живородок, также даны фотоизображения адультивной раковины Viviparidae. Описаны постэмбриональные изменения раковинной трубки у трех видов *Viviparus* и *C. listeri*.

Показано, что в постэмбриональный период раковина живородок претерпевает значительные изменения – вследствие неравномерного нарастания оборотов и варьирования шага вдоль оси меняются пропорции раковинной трубки. Результаты наших исследований показывают, что промеры адультивной раковины живородок малоэффективны для видовой диагностики, особенно в случае конхологически сходных видов *V. viviparus* и *V. sphaeridius* (рис. 2).

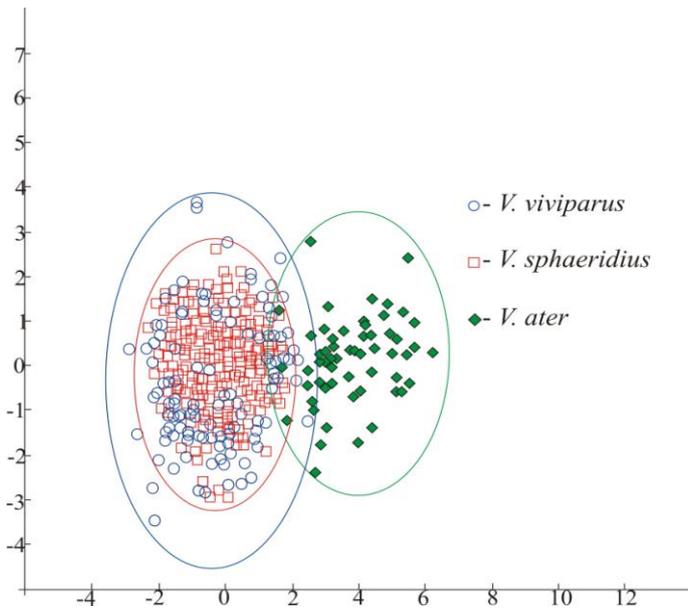


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа: показан хиатус между *V. ater* и двумя другими видами рода *Viviparus*.

**Микроскопическое строение стенки раковины у живородок Европы.** Приведено краткое описание микроскопического строения стенки раковины трех видов *Viviparus* с фотоизображениями. Внешний слой у этих моллюсков простой призматической микроструктуры, а внутренний – перекрещено-призматический (терминология Б.И. Сребродольского (1983) и В.Н. Золотарева (1989)). Сравнение наших данных с результатами предшественников (Даценко, 2007) подтверждают представления о том, что сочетание слоев определенной структуры раковины живородок является специфическим только для таксонов на уровне рода.

**Особенности морфологии эмбриональной раковины Viviparidae в онтогенезе.** Кратко описана морфология эмбриональной раковины, установлены границы её изменчивости, приведены фотоизображения эмбриональных раковин *Viviparidae*. Охарактеризованы особенности морфологии эмбриональной раковины у трех видов *Viviparus* и *C. listeri* на протяжении эмбриогенеза.

Показано, что эмбриональный рост у близких видов рода *Viviparus* различается (рис. 3). Эмбрионы *V. sphaeridius* при 1,5 оборотах имеют удлинено-яйцевидную форму раковины, и по мере роста она не меняет пропорций. У *V. viviparus* и *V. ater* низко-овальная раковина (при 1,5 оборотах) становится удлинено-яйцевидной при достижении 2,5 оборотов. Кроме того, эмбриональная раковина *V. ater* отличается от всех других изученных *Viviparus* крупными размерами при одинаковом количестве оборотов.

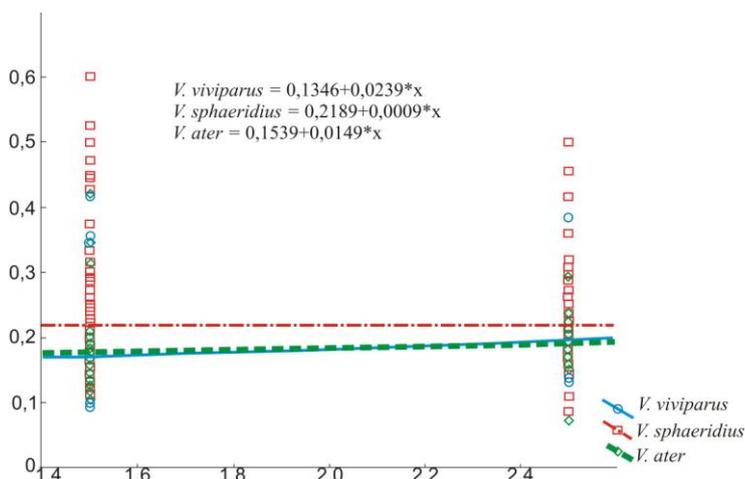


Рис. 3. Возрастная динамика пропорций раковинной трубки у эмбриональных раковин рода *Viviparus* при 1,5 и 2,5 оборотах завитка (по оси ОХ – количество оборотов эмбриональной раковины).

На примере видов рода *Viviparus* показана высокая эффективность характеристик эмбриональной раковины (в частности, характеризующих возрастную динамику роста раковинной трубки) для разграничения близких видов живородок (рис. 4).

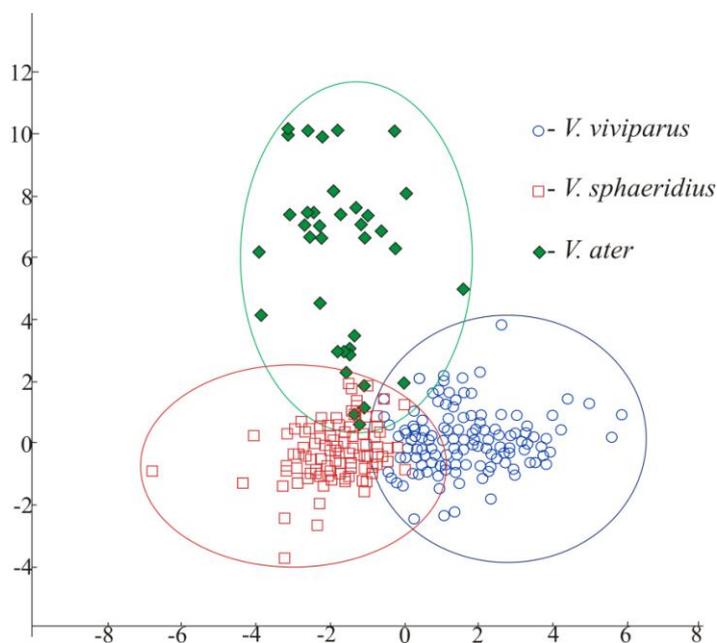


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа, основанного на промерах эмбриональных раковин моллюсков рода *Viviparus*

Показано, что некоторые морфологические особенности эмбриональной раковины могут быть полезными для видовой диагностики. Так, периостракальные волоски эмбриональной раковины *C. listeri* обладают наибольшей длиной среди всех *Viviparidae*, а эмбриональная раковина *V. ater* характеризуется наименьшим количеством промежуточных рядов шипиков.

## МОРФОЛОГИЯ РАДУЛЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА VIVIPARIDAE

**Особенности строения радулы моллюсков семейства Viviparidae.** У живородок радула архитениоглосного типа, состоит из 7 зубов в поперечном ряду: 2М – I – R – I – 2М. Ширина радулы около 0,5–0,6 мм в дистальной части и длина 3–4 мм. У всех изученных моллюсков число поперечных рядов зубов у *Viviparidae* варьирует от 70 до 75 (Anistratenko et al., 2013).

В главе даны краткие описания строения радулы *Viviparus* и *Contectiana*, также приведены фотоизображения этих радул.

Показано, что среди всех изученных вивипарид самой широкой пластинкой рахидального зуба обладает *V. sphaeridius* (0,115 мм), у которого также самый широкий срединный зубчик (0,032 мм), для *C. listeri* характерна самая низкая, среди всех изученных живородок, режущая пластинка рахидального зуба (0,018 мм) и самый низкий срединный зубчик (0,009 мм).

Анализ абсолютных значений размеров рахидального зуба и его элементов ясно свидетельствует о наличии устойчивых видовых различий у исследованных вивипарид (Anistratenko et al., 2013) (рис. 5).

**Внутривидовая изменчивость радулы Viviparidae.** Анализ изменчивости радулы изученных живородок свидетельствует о широкой индивидуальной и возрастной пластичности отдельных зубов.

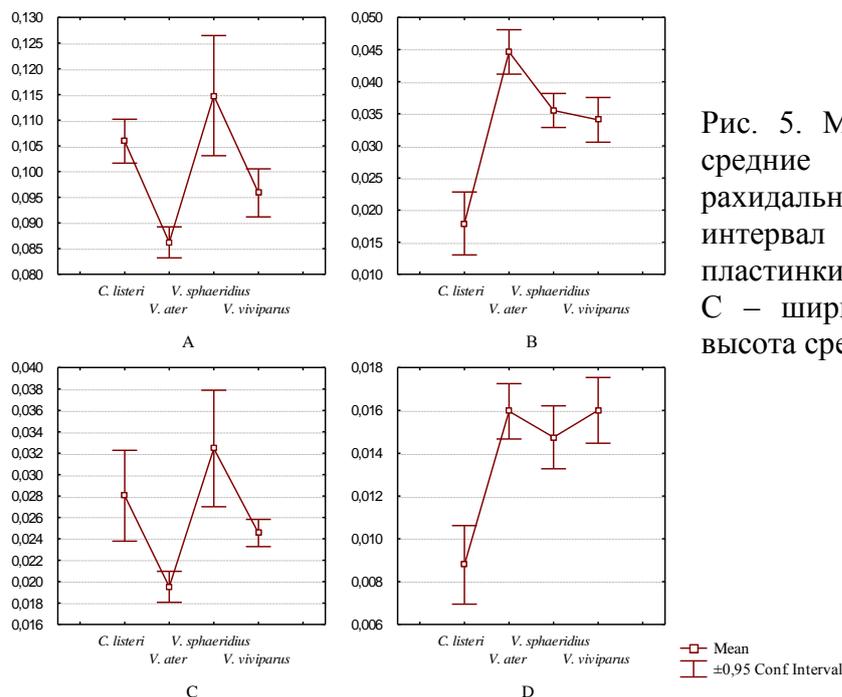


Рис. 5. Максимальные, минимальные и средние значения параметров рахидального зуба, мм (доверительный интервал 95 %). А – ширина режущей пластинки, В – высота режущей пластики, С – ширина срединного зубчика, D – высота срединного зубчика.

Возрастная изменчивость проявляется в истирании зубов дистального края радулы: связанный с истиранием зубов полиморфизм бывает выражен в различной степени – от едва заметного до почти полного исчезновения режущего отгиба. Важно отметить, что истирание радулы резко проявляется у радул *C. listeri*, тогда как у видов рода *Viviparus* оно почти не выражено или выражено слабо.

Известно, что радула обладает высокой морфологической пластичностью, что связано с адаптацией моллюсков к различным пищевым субстратам (Иванов, 1990). Часто можно наблюдать определенные отклонения в строении радулы, что является результатом приспособления к тем или иным условиям питания. Нами отмечены различного рода аномалии: вторичное рассечение боковых зубчиков (1), их слияние (2), изменение формы (3), размеров (4) и увеличение или уменьшение этих зубцов (5). Наши данные свидетельствуют о том, что половой диморфизм у вивипарид по радуле, по-видимому, отсутствует (Anistratenko et al., 2013).

Имеющиеся данные позволяют предполагать, что радула представителей одного вида из разных водоемов обладает определенными особенностями. Так, радула *V. viviparus* из р. Ольшанка составлена несколько более крупными рахидальными зубами с более широкой режущей кромкой, чем радула у этих моллюсков из р. Южный Буг и р. Буча. Радула *V. sphaeridius* в сравнении с таковой из р. Южный Буг обладает меньшим (до 4) количеством зубчиков на режущей кромке рахидального и инициального зубов. Радула разных видов, обитающих совместно, напротив, обладает сходным характером морфологической изменчивости.

Изучение изменчивости зубов в пределах одной радулы показывает, что наиболее неустойчивым признаком является высота срединного зубчика

(CV=22,3%), тогда как наиболее стабильными размерными характеристиками обладает ширина пластинки рахидального зуба (4,6%).

**Таксономическая оценка признаков радулы у моллюсков семейства Viviparidae.** Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствуют, что разница в промерах рахидального зуба и срединного зубца не случайна, и обусловлена видовой принадлежностью моллюсков ( $F_{\text{ВП}} = 28,83$ ;  $p < 0,01$ ;  $F_{\text{ШП}} = 7,85$ ,  $p < 0,01$ ;  $F_{\text{ВЗ}} = 13,01$ ;  $p < 0,01$ ;  $F_{\text{ВП}} = 7,08$ ;  $p < 0,01$ ).

Результаты дискриминантного анализа (рис. 6) свидетельствуют об определенном различии между видами вивипарид по пропорциям рахидального зуба и деталям морфологии других зубов их радулы: *C. listeri* и *V. ater* хорошо отличаются друг от друга и от пары *V. viviparus* – *V. sphaeridius*, которые слабо дискриминируются по второй канонической оси.

Первая каноническая ось разделяет группы на основании промеров срединного зубчика: его высоты (68%) и ширины (61%). Вторая каноническая ось интерпретирована как «размеры режущей пластинки рахидального зуба» (ширина пластики = 72 % и высота пластики = 36 %).

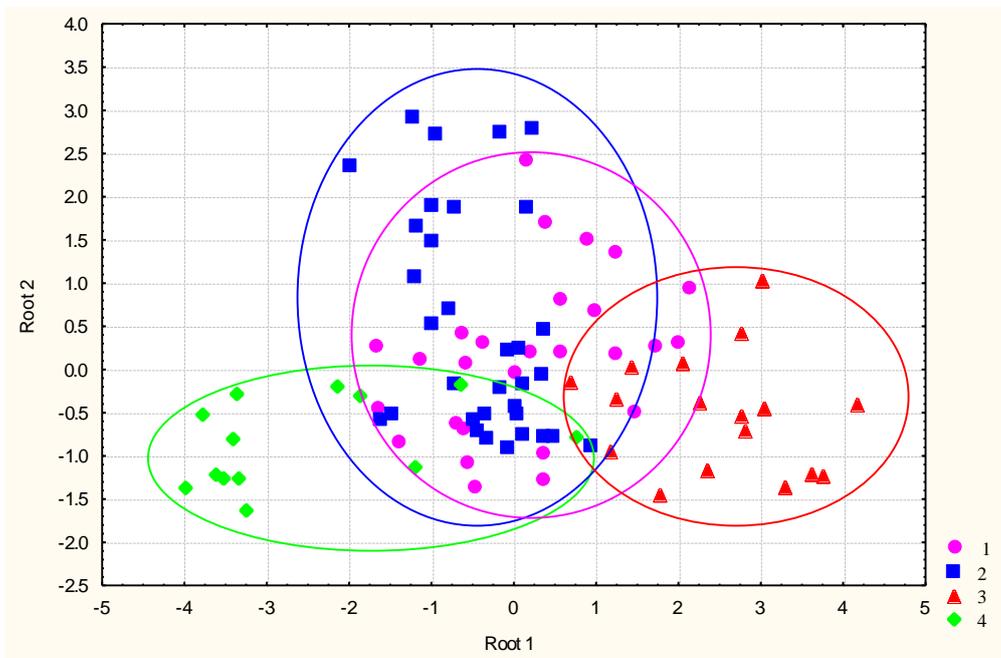


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа промеров рахидального зуба. 1 – *Viviparus viviparus*; 2 – *V. sphaeridius*; 3 – *V. ater*; 4 – *Contectiana listeri*.

Таким образом, морфологические особенности радулы можно успешно применять для разграничения видов родов *Viviparus* и *Contectiana*.

## ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И БИОЛОГИИ VIVIPARIDAE В ЕВРОПЕ

**Географическое распространение моллюсков семейства Viviparidae.** Область распространения моллюсков рода *Viviparus* охватывает всю Европу (кроме крайнего севера и крайнего юга), включая восточное и южное Причерноморье (рис. 7). На территории Украины эти моллюски встречаются во всех природных зонах, только в Северном Приазовье (за исключением бассейна р. Молочная) отмечена географическая «лакуна», где представители *Viviparus* и *Contectiana* не обитают.

Область распространения моллюсков рода *Contectiana* также охватывает всю Европу (кроме крайнего севера и Средиземноморья) (рис. 7). На территории Украины, а именно в водоемах Полесья и правобережной части Лесостепи, эти моллюски обитают повсеместно. В степной зоне и Крыму лужанки встречаются спорадически и локально, а в юго-восточной части страны отсутствуют (О.Ю. Анистратенко и др., 2012).

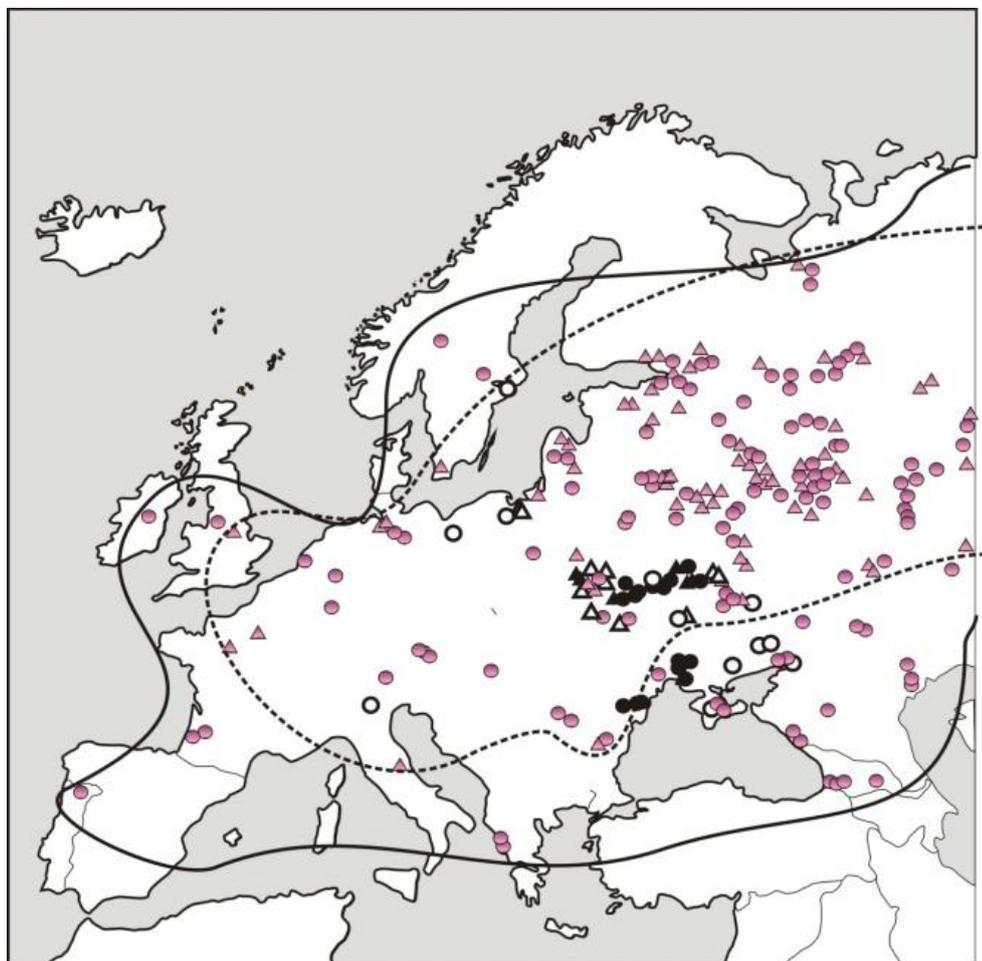


Рис. 7. Географическое распространение моллюсков семейства Viviparidae: Кружками обозначены представители рода *Viviparus*, треугольниками – род *Contectiana* (черными значками обозначены собственные сборы, без заливки – материалы, предоставленные коллегами, значки с заливкой – данные музейных материалов и литературные сведения). Сплошной линией показан ареал *Viviparus*, пунктирной – *Contectiana*.

Анализ собственных и литературных данных показал, что в ряде случаев очертания ареалов *Viviparus* и *Contectiana* во многих регионах не совпадают в пространстве (рис. 7). Моллюски этих двух родов могут обитать совместно, а в некоторых водоемах, пригодных для их обитания, встречаются только представители *Viviparus* или только *Contectiana*.

**Особенности биологии моллюсков рода *Viviparus*.** Важное биологическое свойство всех живородок состоит в том, что моллюски самого мелкого размерного класса не способны сразу же продуцировать молодь. Вынашивание эмбрионов

занимает время, за которое раковина материнской особи от наступления половозрелости вырастает еще примерно на 0,5 оборота и достигает высоты около 22 мм. Так что готовая к выходу молодь у *Viviparidae* имеет раковину не менее 3,25 оборота с высотой 4 мм (В.В. Анистратенко и др., 2012).

Согласно нашим наблюдениям, в весенний период в выводковых путях самок живородок яйцевые капсулы без сформированных эмбрионов (так называемые «белые пакеты»). Эти капсулы неопределенной формы, обычно многоугольные. Летом происходит рост эмбрионов, и количество «пакетов» резко уменьшается; формируются эмбрионы первого возрастного класса. Максимальное содержание таких эмбрионов у самок живородок отмечено зимой (*V. sphaeridius* (28%) из р. Буча) и летом (*V. viviparus* (55% и 56%) из р. Южный Буг и р. Буча соответственно; *V. sphaeridius* (52%) из р. Южный Буг). К весне 2011 г. эмбрионы *Viviparus* этого класса созрели и перешли в следующую (вторую) возрастную группу.

Летом 2010 г. переход эмбриональных раковин из первого во второй возрастной класс был выражен очень слабо. В это время у изученных самок из обоих стационаров отмечено наименьшее содержание эмбрионов второго возрастного класса (с 2,25-2,75 оборотами). Осенью этого года мы наблюдали увеличение процентного содержания этих эмбрионов у живородок: для *V. viviparus* (75%) из р. Южный Буг и *V. sphaeridius* (78%) из р. Буча оно было максимальным. Зимой 2010-2011 гг. был зарегистрирован наибольший процент эмбрионов второго возрастного класса для *V. viviparus* (71 %) из р. Буча. Весной 2011 г. эти эмбрионы, очевидно, перешли в третью, самую старшую возрастную группу. В это время для *V. sphaeridius* (73 %) из р. Южный Буг процентное содержание эмбрионов второго возрастного класса было максимальным.

В обоих стационарах у самок *Viviparus* отмечено доминирование эмбрионов второго возрастного класса на протяжении всего периода исследований, кроме лета. Это явление мы связываем это с тем, что самки среднего возраста (третьего года жизни), в выводковых путях которых содержится значительное количество эмбрионов второго возрастного класса, преобладали в изученных выборках. А в летние месяцы, после весенней копуляции, выводковые пути самок заполняются значительным количеством «белых пакетов» без сформированных раковин.

В результате весеннего массового вымета молодежи, летом 2010 г. во всех изученных популяциях мы наблюдали половозрелых самок с минимальным содержанием эмбрионов третьего возрастного класса (от 7% до 13%). К осени этого года во всех изученных популяциях процентное содержание самых зрелых эмбрионов резко увеличилось. В течение зимы эмбрионы второго возрастного класса переходили в третий: в это время отмечено максимальное содержание эмбрионов с 3-мя и более оборотами у *V. viviparus* (25%) и *V. sphaeridius* (57%) из р. Южный Буг. Для *Viviparus* из р. Буча максимальное содержание самых зрелых эмбрионов было отмечено весной 2011 г. Возможно, это связано с тем, что выход молодежи здесь состоялся несколько позже, чем в р. Южный Буг, а именно поздней весной 2011г.

Нами отмечено доминирование эмбрионов второго возрастного класса (2,25-2,75 оборота) в изученных популяциях на протяжении всего года, кроме лета (в

летний сезон доминировали эмбрионы первого возрастного класса).

Таким образом, динамика количества эмбрионов у *V. viviparus* и *V. sphaeridius* на протяжении года указывает на их непрерывное развитие и рост. Полученные результаты подтверждаются данными прямых наблюдений за сезонной динамикой количества эмбрионов и свидетельствуют об отсутствии зимней диапаузы в эмбриогенезе живородок. Эти наблюдения также подтверждены анализом ковариансы (*V. viviparus*:  $F=9,414$ ,  $p<0,001$  – для высоты раковины;  $F=10,811$ ,  $p<0,001$  – для ширины раковины; *V. sphaeridius*:  $F=3,617$ ,  $p<0,05$  – для ВР;  $F=2,999$ ,  $p<0,05$  – для ШР).

В украинских популяциях живородок в течение всего года (2010-2011 гг.) отмечено преобладание фертильных самок над самками без эмбрионов. Летом 2010 г. мы наблюдали наименьшее количество самок живородок с эмбрионами (73% у *V. viviparus*, 65% у *V. sphaeridius* из р. Южный Буг и 60% у *V. sphaeridius* из р. Буча). Очевидной причиной этого служит то, что в популяциях у *Viviparus* летом появилось значительное количество неполовозрелых самок, вследствие массового весеннего вымета молодежи. Зимой 2010-2011 гг. нами было отмечено наибольшее количество фертильных самок (100% у *V. viviparus* и 94% у *V. sphaeridius* из р. Южный Буг и 89% у *V. sphaeridius* из р. Буча). Это увеличение количества фертильных самок в популяции происходит в результате того, что у прокопулировавших ранее самок появляются первые эмбрионы.

Результаты наших наблюдений за динамикой количества фертильных самок *V. viviparus* (с июня 2010 г. по май 2011 г.) в р. Южный Буг свидетельствуют о том, что наименьшее количество самок с эмбрионами характерно для лета (73%), а максимальное количество фертильных самок (100%) было обнаружено не только зимой, но и осенью.

Сезонная динамика количества фертильных самок *V. viviparus* в другом стационарном пункте сбора – р. Буча – характеризуется выразительной особенностью. Так, наименьшее количество самок с эмбрионами в этой популяции обнаружено зимой (50%). Вероятно, это является следствием высокой смертности половозрелых самок в осенний период.

Весной 2011 года в обсуждаемой популяции нами было отмечено максимальное количество фертильных самок (92%). Очевидно, это связано с тем, что у прокопулировавших ранее самок к весне выводковые пути начали заполняться эмбрионами.

Минимальная плодовитость у самок *V. viviparus* (2,63) отмечена в р. Буча летом 2010 г., а максимальная (20,88) – зимой 2010-2011 гг. в р. Южный Буг. Наибольшее количество эмбрионов *V. viviparus* (40) и *V. sphaeridius* (39), отмечено у самок с крупными размерами раковины.

В р. Буча во все сезоны года плодовитость *Viviparus* была меньше, чем таковая у моллюсков из р. Южный Буг; на наш взгляд, это вероятно свидетельствует о менее благоприятных условиях для обитания живородок в р. Буча.

**Сезонная динамика половой структуры популяций *V. viviparus* и *V. sphaeridius*.** Соотношение самцов и самок в р. Южный Буг было близким к 1:1 на протяжении периода наблюдений. Осенью и зимой (для *V. viviparus*), а также зимой

(для *V. sphaeridius*) соотношение самцов и самок было 1:1,5, 1,5:1, 1:1,5 соответственно.

В р. Буча независимо от сезона в популяциях *V. viviparus* и *V. sphaeridius* самцы преобладали над самками: осенью соотношение самцов и самок *V. viviparus* было близким к 2:1. Возможно, это также связано с менее благоприятными условиями в р. Буча.

**Морфологическая изменчивость эмбриональной и адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в разных условиях обитания.** Морфологические особенности адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в значительной мере определяются их местообитанием. Живородки из р. Буча характеризуются более мелкими размерами при одинаковом количестве оборотов, чем моллюски того же вида из р. Южный Буг (табл. 1).

Морфометрические характеристики эмбрионов *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из этих двух популяций попарно не отличаются друг от друга (для *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; для *V. sphaeridius*: ( $F=0,462$ ,  $p>0,05$  – высота эмбриональной раковины,  $F=0,975$ ,  $p>0,05$  – ширина эмбриональной раковины).

Таблица 1.

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

Признаки	Количество оборотов	<i>V. viviparus</i>			<i>V. sphaeridius</i>		
		р. Южный Буг – р. Буча			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

## ВЫВОДЫ

В работе установлены основные сравнительно-морфологические особенности раковины и радулы представителей *Viviparidae* Европы, выяснены особенности географического распространения и биологии; оценена пригодность и эффективность применения конхологических признаков, некоторых характеристик радулы и особенностей биологии живородок для диагностических целей.

1. Изменчивость раковины живородок в постэмбриональный период имеет более широкий диапазон, чем в эмбриогенезе. Конхологические различия адультивной раковины позволяют уверенно дифференцировать только *V. ater*. Морфологические особенности эмбриональной раковины позволяют надежно различить все изученные виды живородок.

2. Особенности микроскопического строения стенки раковины у живородок – пригодный инструмент для диагностики на уровне рода, но малоэффективный для видовой диагностики. Среди изученных видов рода *Viviparus* наиболее тонкой стенкой раковины обладает *V. ater*.

3. На примере видов рода *Viviparus* показана высокая эффективность применения размерных характеристик эмбриональной раковины, в частности, характеризующих возрастную динамику роста раковинной трубки, для диагностических целей. Характер эмбрионального роста различается даже у близких видов рода *Viviparus*. Удлиненно-яйцевидная форма раковины эмбрионов *V. sphaeridius* от 1,5 до 2,5 оборотов не меняет пропорций. У *V. viviparus* и *V. ater* низко-овальная раковина при 1,5 оборотах становится удлиненно-яйцевидной при достижении 2,5 оборотов. Эмбриональная раковина *V. ater* отличается от всех изученных *Viviparus* более крупными размерами при одинаковом количестве оборотов.

4. Морфологические особенности радулы *Viviparidae* позволяют диагностировать моллюсков как на видовом, так и на родовом уровнях. Основные видовые различия касаются пропорций рахидального зуба, а также деталей строения других зубов. Установлена широкая индивидуальная и возрастная изменчивость деталей строения отдельных зубов и наличие различного рода аномалий: вторичное рассечение боковых зубчиков, их слияние, изменение формы, размеров и увеличение или уменьшение числа этих зубцов.

5. Обновлены представления про ареалы моллюсков рода *Viviparus* и *Contectiana*. Установлено, что ареалы рода *Viviparus* и *Contectiana* в Европе не совпадают. В Северном Приазовье (за вычетом бассейна р. Молочная) отмечена географическая «лакуна», где представители семейства *Viviparidae* не обитают.

6. Изучение динамики количества и размеров эмбрионов у *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из украинских популяций показало, что у половозрелых самок этих видов летом доминируют эмбрионы первого возрастного класса – до 2-х оборотов, в другие сезоны года доминируют эмбрионы второго возрастного класса (2,25-2,75 оборота). Впервые показано, что рост и развитие эмбриональной раковины живородок проходит без зимней диапаузы. В украинских популяциях живородок отмечено преобладание фертильных самок на протяжении всего периода исследований. Минимальная плодовитость (2,63) *V. viviparus* отмечена в р. Буча

летом 2010 г., а максимальная (20,88) – зимой 2010-2011 гг. в р. Южный Буг. Наибольшее количество эмбрионов *V. viviparus* (40) и *V. sphaeridius* (39), отмечено у самок с крупными размерами раковины. В р. Буча во все сезоны года плодовитость *Viviparus* была меньше, чем таковая у моллюсков из р. Южный Буг, что, вероятно, свидетельствует о менее благоприятных условиях для обитания живородок в р. Буча.

7. Соотношение самцов и самок в р. Южный Буг было близким к 1:1 в течение периода наблюдений. Осенью и зимой (для *V. viviparus*) и зимой (для *V. sphaeridius*) соотношение самцов и самок было 1:1,5, 1,5:1, 1:1,5 соответственно. В р. Буча, независимо от сезона, в популяциях *V. viviparus* и *V. sphaeridius* количество самцов преобладало над самками: осенью соотношение самцов и самок было близким к 2:1.

8. Достоверно установлены популяционные различия в размерах адультивной раковины на примере видов *V. viviparus* и *V. sphaeridius*. Живородки из р. Буча характеризовались меньшими размерами при одинаковом количестве оборотов, чем моллюски того же вида из р. Южный Буг. Морфометрические характеристики эмбрионов *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из этих популяций не отличаются.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1. **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 (*Личный вклад соискателя 40 %: участие в сборе и камеральной обработке материала, обобщении результатов, подготовка материалов к публикации.*)
2. **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 (*Личный вклад соискателя 50 %: участие в сборе и камеральной обработке материала, все количественные данные получены и статистически обработаны соискателем, обобщение результатов, подготовка материалов к публикации.*)
3. Анистратенко В. В. Репродуктивные характеристики моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) в зимний период на примере украинских популяций / В. В. Анистратенко, **Ю. С. Рябцева**, З. В. Цегельник // Доповіді Національної академії наук України. – 2012. – № 10. – С. 154 – 159 (*Личный вклад соискателя 50 %: сбор и камеральная обработка материала, участие в написании статьи, обобщении результатов, подготовка материалов к публикации.*)
4. **Рябцева Ю. С.** Сравнительная конхология эмбрионов живородок *Contectiana listeri* (Gastropoda: Viviparidae) из проточных и стоячих водоемов Европы / **Ю. С.Рябцева** // Вісник Черкаського університету. Серія: «Біологічні науки». – 2012 б. – Вип. 39 (252.) – С. 99 – 104.
5. Anistratenko V. V. Morphological traits of radula of the gastropod family Viviparidae : a master key to discriminate of close relative species / V. V. Anistratenko, **Yu. S. Ryabceva**, E. V. Degtyrenko // Вестник зоологии – 2013. – Т. 47, № 2. – Р. 143 – 148 (*Личный вклад соискателя 40 %: участие в сборе материала, изготовление препаратов радылы и получении фотоизображений этих объектов, участие в измерении рахидального зуба радулы, обобщении результатов и подготовка материалов к публикации.*)
6. **Рябцева Ю. С.** Необычно крупные живородки (Gastropoda, Viviparidae) из пруда пгт. Немешаево (Киевская область) / **Ю. С. Рябцева**, Е. В. Дегтяренко // Вестник зоологии. – 2011. – Т. 45, № 2. – С. – 160 (*Личный вклад соискателя 50 %: камеральная обработка материала, участие в обобщении материала и написании текста публикации.*)
7. **Рябцева Ю. С.** Изменчивость раковины некоторых видов рода *Viviparus* (Mollusca: Gastropoda) фауны Украины / **Ю. С. Рябцева** // Зоологічний кур'єр № 4: Тези доповідей Конференції молодих дослідників зоологів (20-21 квітня 2010 р., м. Київ). – Київ: Інститут зоології НАН України, 2010. – С. 43 – 44.

8. **Рябцева Ю. С.** Опыт применения морфометрии эмбриональной раковины для видовой дифференциации моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Pectinibranchia: Viviparidae) / **Ю. С. Рябцева** // Зоологічний кур'єр № 5: Тези доповідей Конференції молодих дослідників зоологів (20 квітня 2011 р., м. Київ). – Київ: Інститут зоології НАН України, 2011 а. – С. 13 – 14.

9. **Рябцева Ю. С.** Дифференциация моллюсков родов *Contectiana* и *Viviparus* (Gastropoda: Pectinibranchia: Viviparidae) по морфологии радулы: новые данные / **Ю. С. Рябцева** // Зоологічний кур'єр № 6: Тези доповідей Конференції молодих дослідників зоологів (18-19 квітня 2012 р., м. Київ). – Київ: Інститут зоології НАН України, 2012 а. – С. 28 – 29.

10. **Рябцева Ю. С.** Некоторые особенности биологии размножения *Viviparus viviparus* и *V. sphaeridius* (Gastropoda, Viviparidae) из украинских популяций / **Ю. С. Рябцева** // Зоологічний кур'єр № 7: Тези доповідей Конференції молодих дослідників зоологів (22 квітня 2013 р., м. Київ) – Київ: Інститут зоології НАН України, 2013. – С. 16 – 17.

11. **Рябцева Ю. С.** К познанию жизненного цикла и особенностей онтогенеза живородок Украины (Mollusca: Gastropoda: Viviparidae) / **Ю. С. Рябцева** // Pontus Euxinus – 2011: Тезисы VII Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем (24-27 мая 2011 г., г. Севастополь, Украина). – Севастополь: ЭКОСИ: Гидрофизика, 2011 б. – С. 206 – 208.

12. **Рябцева Ю. С.** Новые данные о конхологической изменчивости пресноводных моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) / **Ю. С. Рябцева** // Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы решений: Материалы третьей Международной конференции (17-19 мая 2012 г., г. Херсон, Украина). – Херсон, 2012 в. – С. 107 – 110.

## АНОТАЦІЯ

**Рябцева Юлія Сергіївна. Червоногі молюски родини Viviparidae Gray, 1847 Європи (порівняльна морфологія та особливості біології).** – На правах рукопису. – Дисертація на здобуття вченого ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. – Київ 2013.

Дисертація присвячена вивченню зовнішньої морфології протоконха, телеоконха і тонкої структури стінки черепашки, а також радули у червоногих молюсків родини Viviparidae, особливостям їх біології. Показана висока ефективність розмірних характеристик ембріональних черепашок і морфологічних особливостей радули Viviparidae для діагностичних цілей.

Встановлено, що особливості мікроскопічної будови стінки черепашки у живородок – придатний інструмент для діагностики на рівні роду, та малоефективний для видової діагностики.

Виявлений різний характер ембріонального росту у близьких видів роду *Viviparus*. Встановлено, що морфологічні особливості радули Viviparidae дозволяють діагностувати молюсків як на видовому, так і на родовому рівнях. В дисертації описані особливості географічного поширення видів родів *Viviparus* і *Contectiana* в Європі. Виявлено, що ареали родів *Viviparus* та *Contectiana* не співпадають.

Деталізовані особливості біології *Viviparus*. Вперше показано, що ріст і розвиток ембріональної черепашки живородок відбувається без зимової діапаузи. Відмічено, що у самок *V. viviparus* і *V. sphaeridius* протягом всього року переважають ембріони другого вікового класу за виключенням літа, коли домінували ембріони першого вікового класу.

Ключові слова: молюски, Viviparidae, ембріональна черепашка, біологія, Європа.

## АННОТАЦИЯ

**Рябцева Юлия Сергеевна. Брюхоногие моллюски семейства Viviparidae Gray, 1847 (сравнительная морфология и особенности биологии).** – На правах рукописи. – Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев 2013.

Диссертация посвящена изучению внешней морфологии протоконха, телеоконха и тонкой структуры стенки раковины, а также радулы у брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae, особенностям их биологии. Показана высокая эффективность использования размерных характеристик эмбриональных раковин и морфологических особенностей радулы Viviparidae для диагностических целей.

Установлено, что особенности микроскопического строения стенки раковины у живородок – пригодный инструмент для диагностики на уровне рода, но малоэффективный для видовой диагностики.

Выявлен различный характер эмбрионального роста у близких видов рода *Viviparus*. Так, эмбрионы *V. sphaeridius* при 1,5 оборотах имеют удлинено-яйцевидную форму раковины, и по мере роста она не меняет пропорций. У *V. viviparus* и *V. ater* низко-овальная раковина (при 1,5 оборотах) становится вытянуто-яйцевидной при достижении 2,5 оборотов.

Установлено, что морфологические особенности радулы Viviparidae позволяют диагностировать моллюсков как на видовом, так и на родовом уровнях. Основные видовые различия касаются пропорций рахидального зуба, а также деталей строения других зубов. Отмечена широкая индивидуальная и возрастная изменчивость деталей строения отдельных зубов и наличие различного рода аномалий: вторичное рассечение боковых зубчиков, их слияние, изменение формы, размеров и увеличение или уменьшение числа этих зубцов.

В диссертации описаны особенности географического распространения *Viviparus* та *Contectiana* в Европе. Установлено, что ареалы родов *Viviparus* и *Contectiana* не совпадают.

Детализированы особенности биологии *Viviparus*. Впервые показано, что рост и развитие эмбриональной раковины живородок проходит без зимней диапаузы.

Отмечено, что у самок *V. viviparus* и *V. sphaeridius* преобладают эмбрионы второго возрастного класса (2,25-2,75 оборота) в течение всего года, кроме лета (в это время доминировали эмбрионы первого возрастного класса – до 2-х оборотов). Показано, что в р. Буча во все сезоны года плодовитость *Viviparus* меньше, чем в р. Южный Буг. Кроме того, в р. Буча отмечены особенности половой структуры популяций *Viviparus*: независимо от сезона здесь количество самцов незначительно преобладало над самками. Возможно, это связано с менее благоприятными условиями для обитания живородок в р. Буча.

Морфологические особенности адультивной раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в значительной мере определяются их местообитанием. 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.

Ключевые слова: моллюски, Viviparidae, эмбриональная раковина, биология, Европа.

## SUMMARY

**Ryabceva Yu.S. Gastropod molluscs of the family Viviparidae Gray, 1847 (comparative morphology and biological peculiarities).** – Manuscript. – Thesis submitted to I.I. Shmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine for obtaining the degree of Candidate of Sciences (Biology) by speciality 03.00.08 – zoology. — Kyiv, 2013.

The thesis deals with the investigations of shell structure and morphological traits of the radula in Viviparidae molluscs as well as the characteristics of their biology. The high efficiency of the embryonic shell dimensional characters as for as morphological traits of radula for viviparid mollusc species identification is demonstrated.

The peculiarities of microscopic shell structure allow to distinguishing the mollusc on generic level, but their reliability on specific level is insufficient.

The differences in growth of embryonic shell in closely related species of *Viviparus* were observed.

It is found that the morphological traits of radula in Viviparidae are useful for taxonomy both on generic and specific levels. Peculiarities of geographic spread of *Viviparus* and *Contectiana* are described. It was demonstrated that the areas of *Viviparus* and *Contectiana* are not overlap in the Europe.

The all-year brooding period without winter-break in *Viviparus* snails are discovered for the first time. It is shown that female adults of viviparids contain a three age-class embryos throughout the year (June, 2010 – May, 2011).

**Key words:** molluscs, Viviparidae, embryonic shell, biology, Europe.