



УДК 594.32(477)

Ю. С. Рябцева

Микроскопическое строение стенки раковины брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae из водоемов Украины: таксономический аспект

(Представлено академиком НАН Украины В. И. Монченко)

Приведены детальные сравнительно-морфологические описания стенки раковины для представителей двух родов семейства Viviparidae. Показано, что строение стенки раковины Contectiana listeri и трех представителей рода Viviparus является сходным: внешний слой простой призматической структуры, а внутренний — сложный перекрещенно-пластинчатый. Оценена пригодность и эффективность применения микроструктуры раковины для разграничения видов и родов живородок.

Живородки относятся к одной из наиболее древних групп среди современных пресноводных моллюсков, обитающих в водоемах Украины. Самые ранние находки раковин Viviparidae известны со времен нижнего мезозоя [1]. Современный видовой состав этих крупных гребнежаберных моллюсков оценивается по-разному. Согласно данным проекта CLEOCOM I, в водоемах Центральной и Северной Европы обитает пять видов живородок, входящих в состав одного рода *Viviparus* [2]. Однако в регион, охваченный исследованием, не были включены бассейн Днестра, нижняя половина бассейна Дуная и водоемы южной части Европы.

Детальное изучение распространения Viviparidae показало, что в пределах палеарктической части Евразии обсуждаемое семейство представлено двумя родами — *Viviparus* Montfort, 1810 и *Contectiana* Bourguignat, 1880 [3, 4]. Согласно данным последней ревизии, в водоемах Украины в составе семейства насчитывается девять видов живородок [5].

Несогласованность взглядов в данном случае вызвана разногласиями в оценке значения тех или иных таксономических признаков на уровне родов и видов семейства Viviparidae. В основном они касаются конхологических признаков, поскольку близкие виды живородок чрезвычайно сходны по раковине [6, 7]. Невыразительный конхологический хиатус сильно затрудняет разграничение видов одного рода и мотивирует исследователей к поиску новых дифференциальных признаков.

© Ю. С. Рябцева, 2015

Материалом для работы послужили собственные сборы моллюсков семейства Viviparidae из р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская область), р. Буча (с. Лесная Буча, Киевская обл.), оз. Ялпуг (около с. Новая Некрасовка, Одесская обл.) и пойменного водоема (с. Лучковка, Черниговская обл.). Также использованы пробы из рыбохозяйственного пруда (пгт Немешаево, Киевская обл.) и р. Молочная (с. Терпенье, Запорожская обл.), любезно предоставленные в наше распоряжение Е. В. Дегтяренко.

В качестве объектов для изучения микроструктуры раковины были отобраны восемь взрослых самок трех видов рода *Viviparus*: *V. viviparus* (Linnaeus, 1758), *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880), *V. ater* (Cristofori et Jan, 1832) и одна взрослая самка *Contectiana listeri* (Forbes et Hanley, 1853).

Раковина живородок была условно разделена на три возрастных участка: привершинный (до 3,25 оборотов), срединный (3,5–4,75 оборота) и приустьевого (более 4,75 оборотов). Для исследования деталей микроскопического строения раковины изготавливались изломы ее стенки, сделанные с каждого возрастного участка. Полученные фрагменты монтировали на специальные столики для последующего изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6490. Электронно-микроскопические фотографии стенки раковины выполнены в Лаборатории физических методов исследования ИГН НАН Украины.

В работе использовалась классификация структур раковины моллюсков, характеризующих формы агрегатов карбоната кальция и особенности их взаимоотношения с органической матрицей, предложенная В. Н. Золотаревым [8].

Впервые строение стенки раковины современных *Viviparus* было изучено Е. Кесселем [9]. Автор отметил, что раковина *V. viviparus* и *V. fasciatus* состоит из конхиолинового и фарфоровидного слоев. Последний представлен двумя одинаковыми по толщине слоями: внешним и внутренним. Эти слои резко отличаются между собой по форме и расположению агрегатов карбоната кальция. Внешний слой состоит из пластин различной толщины, расположенных в столбцах перпендикулярно поверхности раковины. Внутренний слой включает в себя волокна, размещенные под углом друг к другу. Руководствуясь терминологией В. Н. Золотарева [8], можно предположить, что речь идет о простой призматической и сложной перекрещенно-пластинчатой микроструктуре соответственно.

Полученные Е. Кесселем [9] результаты хорошо согласуются с описаниями микроструктуры раковины *V. viviparus* и *V. contectus* (= *C. listeri*)¹, приведенными в работе А. Фальниевского [10].

Важной вехой в изучении микроскопического строения раковины живородок является работа В. Я. Таболяковой [11]. Согласно ее данным, строение стенки раковины у изученных ею вивипароидей является сходным и не может быть использовано в таксономических целях. Отметим, что результаты этих исследований были получены на основе метода изготовления шлифов и съемки с помощью микроскопа. Результаты изучения раковины ископаемых Viviparoidae с помощью сканирующей электронной микроскопии, напротив, свидетельствуют о большом потенциальном значении особенностей микроструктуры раковины для построения системы и реконструкции филогенеза этих моллюсков [12].

В настоящем сообщении предпринята попытка восполнить пробел в изучении микроскопического строения стенки раковины живородок с применением современных методов. Ни-

¹Часто в литературе вид *C. listeri* можно встретить под названием *V. contectus*. Убедительно показано, что “viviparus” и “contectiana” — виды, заслуживающие обособления в отдельные роды [3, 5, 13].

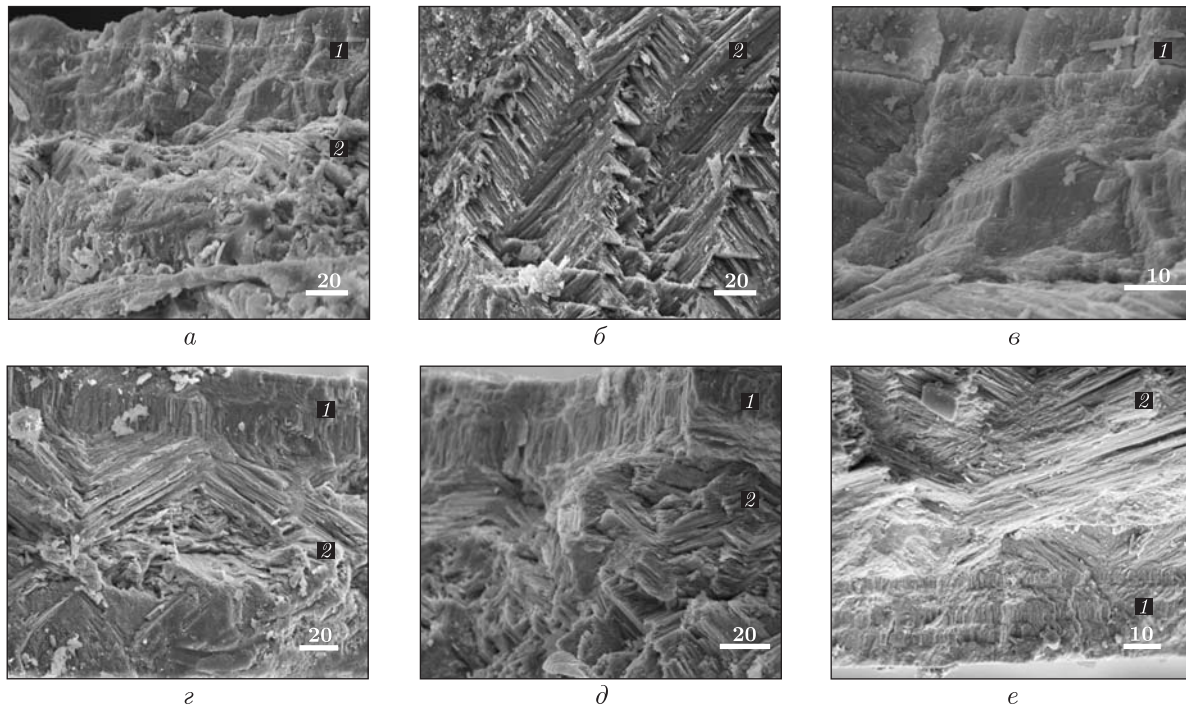


Рис. 1. Микроскопическое строение стенки раковины живородок: *C. listeri* (а — общий вид, б — пластины арагонита во внутреннем слое, в — правильные призмы внешнего слоя); *V. ater* из оз. Ялпуг, Одесская обл. (г — общий вид, д — внешний слой и часть внутреннего слоя) и рыбохозяйственного пруда, Киевская обл. (е — внешний слой и часть внутреннего слоя) 1 — внешний слой; 2 — внутренний слой. Измерительная линейка приведена в мкм. Фото е предоставлено В. В. Анистратенко

же представлены краткие описания микроструктуры раковины четырех европейских видов семейства Viviparidae.

Contectiana listeri (рис. 1, а–в).

Материал. 1 экз. из пойменного водоема в с. Лучковка, Черниговская обл.

Внешний слой простой призматической структуры. Ее основной элемент — кристалл арагонита призматического вида, ориентированный перпендикулярно поверхности раковины (см. рис. 1, а, в).

Внутренний слой имеет сложную перекрещенно-пластинчатую структуру, образованную пластинами арагонита разных порядков. Пластины первого порядка сложены мелкими иглообразными пластинами второго порядка, расположенными друг к другу под углом 100–105°. К призмам внешнего слоя эти пластины наклонены под углом 45–50° (рис. 1, а, б).

Морфологические замечания. Согласно нашим наблюдениям, толщина внешнего и внутреннего слоев неодинакова на различных участках раковины. В привершинной и срединной части раковины внешний слой составляет около 40% толщины стенки, а внутренний — 60% (см. рис. 1, а). На приустьевом участке раковины заметно выделяется очень мощный внутренний слой, занимающий около 90% толщины.

Viviparus ater (рис. 1, г–е).

Материал. 1 экз. из оз. Ялпуг (около с. Новая Некрасовка, Одесская обл.), 1 экз. из рыбохозяйственного пруда (пгт Немешаево, Киевская обл.).

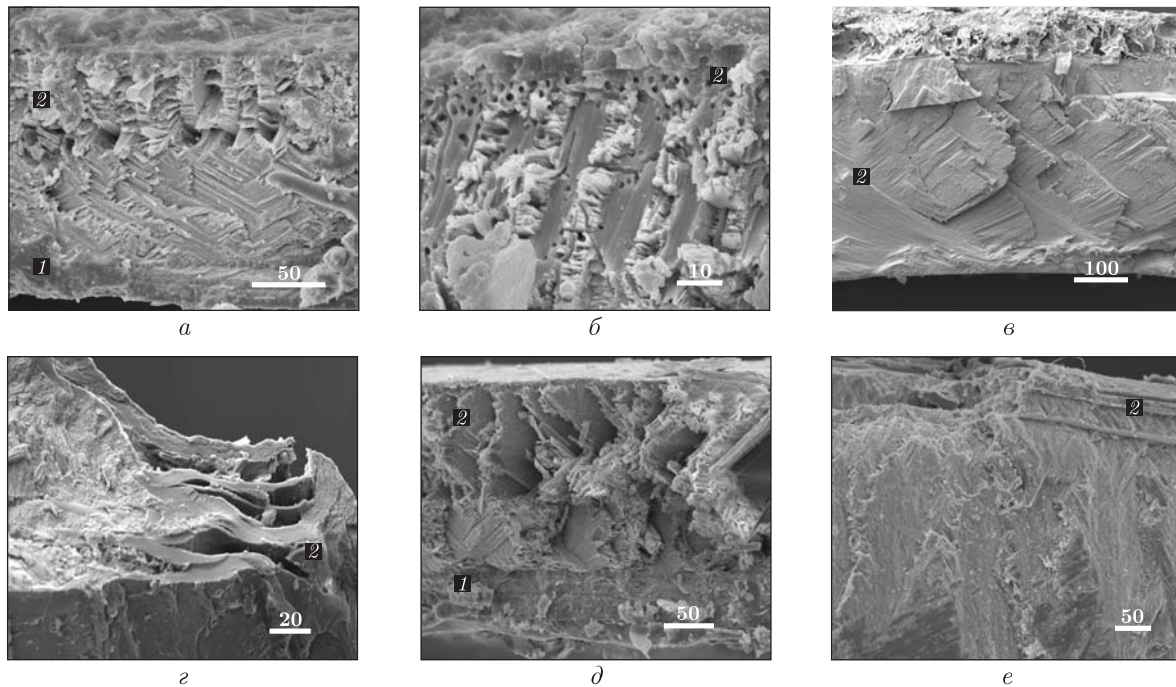


Рис. 2. Микроскопическое строение стенки раковины живородок:

V. viviparus из р. Южный Буг, Николаевская обл. (*a* — общий вид, *б* — прослойки органического вещества, разделяющие пластины арагонита во внутреннем слое) и р. Буча, Киевская обл. (*в* — пластины арагонита во внутреннем слое)

V. sphaeridius из р. Буча, Киевская обл. (*г* — прослойки органического вещества, разделяющие пластины арагонита во внутреннем слое) и р. Южный Буг, Николаевская обл. (*д* — общий вид; *е* — пластины арагонита во внутреннем слое)

1 — внешний слой; 2 — внутренний слой. Измерительная линейка приведена в мкм. Фото *в, г* предоставлено В. В. Анистратенко

Внешний слой имеет простую призматическую структуру, в которой призмы, слагающие столбцы, расположены перпендикулярно друг к другу (см. рис. 1, *г-е*) в смежных четко ограниченных рядах.

Внутренний слой характеризуется сложной перекрещенно-пластинчатой структурой. Пластины второго порядка не одинаковой длины и сильно уплотнены. Они расположены друг к другу под углом $100-105^\circ$ (см. рис. 1, *г-е*).

Морфологические замечания. Согласно полученным данным, раковина из оз. Ялпуг имеет более высокие призмы во внешнем слое (см. рис. 1, *д*), чем экземпляр из рыбохозяйственного пруда (см. рис. 1, *е*). Внутренний слой второго характеризуется более мелкими и часто расположенными пластинами арагонита второго порядка.

Внешний слой у изученных живородок занимает около 25% толщины стенки раковины. Толщина этого слоя на разных возрастных участках колеблется незначительно (в пределах 5–8%).

Viviparus viviparus (рис. 2, *а-в*).

Материал. 1 экз. из р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская обл.), 1 экз. из р. Буча (с. Лесная Буча, Киевская обл.), 1 экз. из р. Молочная (с. Терпенье, Запорожская обл.).

Внешний слой простой призматической структуры с четкими призмами, расположенными перпендикулярно поверхности раковины (см. рис. 2, *а*).

Внутренний слой сложной перекрещенно-пластинчатой структуры, составляют его уплотненные пластины арагонита второго порядка, которые наклонены под углом 45–50° к призмам внешнего слоя (см. рис. 2, в).

Морфологические замечания. Толщина внутреннего слоя у изученных экземпляров мало изменчива и составляет 85–95% общей толщины.

У раковины из р. Южный Буг хорошо заметны прослойки органического вещества (см. рис. 2, б), разделяющие кристаллы карбоната кальция во внутреннем слое. К тому же у этих раковин пластины арагонита характеризуются более мелкими размерами и частым расположением, чем у моллюсков из р. Буча и р. Молочная.

Полученные нами данные хорошо согласуются с результатами изучения микроструктуры раковины *V. viviparus* из р. Южный Буг (образец из аллювия IV террасы у с. Меджибож), приведенными в работе Л.Н. Даценко [12]. Внешний слой изученного ею экземпляра имеет столбчато-пластинчатую структуру (= простую призматическую — в нашем понимании). Внутренний слой характеризуется перекрещенно-волокнутой микроструктурой (= сложной перекрещенно-пластинчатой). Автор отмечает, что столбчатость пластин этого слоя перпендикулярна плоскости, а слегка изогнутая.

Viviparus sphaeridius (рис. 2, г–е).

Материал. 2 экз. из р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская обл.), 1 экз. из р. Буча (с. Лесная Буча, Киевская обл.).

Внешний слой простой призматической структуры, составляют его вертикальные призмы (см. рис. 2, д).

Внутренний слой представлен сложной перекрещенно-пластинчатой структурой, в которой каждая сложная пластина первого порядка сложена мелкими иглообразными пластинами второго порядка, расходящимися по радиусам от пластин первого с незначительным увеличением угла отклонения (см. рис. 2, д, е). Пластины второго порядка не одинаковой длины и сильно уплотнены. Они расположены друг к другу под углом 100–105° (см. рис. 2, г–е).

Морфологические замечания. Толщина внешнего слоя колеблется в пределах 15–25%: большая в привершинной части раковины и меньшая в срединной и приустьевой части.

Во внутреннем слое иногда наблюдаются хорошо заметные прослойки органического вещества, разделяющие кристаллы карбоната кальция (см. рис. 2, г). У раковины из р. Южный Буг пластины арагонита во внутреннем слое меньше и расположены они чаще, чем у экземпляра из р. Буча.

Таким образом, у моллюсков семейства Viviparidae внешний слой стенки раковины характеризуется простой призматической структурой. Основным элементом такой структуры являются правильные призмы арагонита, ориентированные перпендикулярно к поверхности раковины. Внутренний слой имеет сложную перекрещенно-пластинчатую структуру, образованную пластинами арагонита разных порядков. Пластины первого порядка сложены мелкими иглообразными пластинами второго порядка, расположенными друг к другу под углом 100–105°. К призмам внешнего слоя эти пластины наклонены под углом 45–50°.

Нами была отмечена внутривидовая изменчивость некоторых деталей строения стенки раковины у моллюсков рода *Viviparus*. Так, внутренний слой раковины *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из р. Южный Буг характеризуется более мелкими и часто расположенными пластинами арагонита второго порядка, чем у моллюсков из р. Молочная (для первого вида) и р. Буча (для обоих видов). Похожие различия наблюдались между раковинами *V. ater* из оз. Ялпуг и рыбохозяйственного пруда в Киевской области. Можно предположить, что

такие отличительные особенности микроструктуры раковины обусловлены внешними условиями обитания живородок.

Сопоставление различных возрастных участков раковины Viviparidae не выявило отличительных особенностей у представителей семейства. Стоит отметить, что у всех изученных экземпляров ближе к устью стенка раковины утолщается и внутренний слой становится более мощным.

Из приведенных выше данных следует, что микроскопическое строение стенки раковины *C. listeri* и трех представителей рода *Viviparus* не пригодно для диагностики моллюсков этой группы на уровне вида и рода. Близкое родство *Viviparus* и *Contectiana*, очевидно, является главной причиной однотипности микроструктуры их раковин.

Для однозначного решения вопроса о таксономической ценности микроскопического строения стенки раковины необходимы дальнейшие изучения различных видов и родов надсемейства Viviparoidea.

Автор выражает благодарность С. Б. Шехуновой, В. А. Подобе (лаборатория физических методов исследования Института геологических наук НАН Украины) за любезное содействие в получении снимков с использованием сканирующей электронной микроскопии и проф. В. В. Анистратенко (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины) за ценные замечания и исправления, сделанные при подготовке работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, грант № 08-14-12 (У).

1. Franz V. *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der eiropeische fossilien und resenten Paludinen // Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena. – 1932. – 18, Lief. 1. – S. 1–160.
2. Falkner G., Bank R. A., Proschwitz T. Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLEOCOM I) // *Heldia*. – 2001. – 4, pt. 1/2. – P. 1–76.
3. Ситникова Т. Я., Старобогатов Я. И. Объем и систематический статус группы Architaenioglossa (Gastropoda Pectinibranchia) // Зоол. журн. – 1982. – 61, № 6. – С. 831–842.
4. Анистратенко В. В., Дегтяренко Е. В., Прозорова Л. А. Современное распространение брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae (Caenogastropoda) в континентальных водоемах Евразии // Зоол. журн. – 2014. – 93, № 2. – С. 211–220.
5. Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. Класс Панцирные или Хитоны, Класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). – Киев: Велес, 2001. – 240 с. – (Фауна Украины; 29: Моллюски; Вып. 1, кн. 2).
6. Рябцева Ю. С., Анистратенко О. Ю., Анистратенко В. В. Морфология эмбриональной раковины и изменчивость телеоконха брюхоногих моллюсков рода *Viviparus* фауны Украины // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Спец. вип. Гідроекологія. – 2010. – № 2(43). – С. 430–434.
7. Рябцева Ю. С., Анистратенко В. В. Морфологические особенности эмбриональной раковины моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae): попытка разграничения близких видов, обитающих в Украине // Бюл. Дальневост. малаколог. о-ва. – 2012. – Вып. 15 / 16. – С. 117–128.
8. Золотарев В. Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. – Киев: Наук. думка, 1989. – 107 с.
9. Kessel E. Ueber die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *V. fasciatus* M // *Z. Morphol. und Oekolog. Tiere*. – 1933. – 27, No 1. – S. 27–41.
10. Falniowski A. Anatomical characters and SEM structure of radula and shell in the species-level taxonomy of freshwater prosobranchs (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia): a comparative usefulness study // *Folia Malacol.* – 1990. – 4. – P. 53–142.
11. Таболякова В. Я. Опыт биометрического изучения плиоценовых вивипарусов юга СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. – 1964. – 99. – 88 с.
12. Даценко Л. Н. Позднекайнозойские Viviparoidea юго-запада Восточно-Европейской платформы: Дис. ... д-ра геол. наук: 04.09.09. – Киев, 2007. – 417 с.

13. Anistratenko V. V., Ryabceva Yu. S., Degtyarenko E. V. Morphological traits of radula of the gastropod family Viviparidae: a master key to discriminate of close relative species // Вестн. зоологии. – 2013. – 47, No 2. – P. 143–148.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 09.10.2014

Ю. С. Рябцева

Мікроскопічна будова стінки черепашки черевоногих молюсків родини Viviparidae з водойм України: таксономічний аспект

Наведено детальні порівняльно-морфологічні описи стінки черепашки для представників двох родів родини Viviparidae. Показано, що будова стінки черепашки Contectiana listeri та трьох представників роду Viviparus є схожою: зовнішній шар простої призматичної структури, а внутрішній — складний перехрещено-пластинчатий. Оцінено придатність і ефективність застосування характеристик стінки черепашки для розмежування видів і родів живородок.

Yu. S. Ryabceva

Microscopic shell structure in the gastropod's family Viviparidae from Ukraine: taxonomic aspect

The paper deals with the investigations of the microscopic shell structure in Viviparidae molluscs. It is found that the microscopic shell structures in three species of the genera Viviparus and C. listeri are similar. The outer layer is characterized by a simple prismatic structures; the internal layer is described by a complex cross-lamellar structures. A certain value of the microscopic shell structure for the discrimination of molluscs on specific and genera levels in Viviparidae is estimated.