

**БУДОВА ТЕРТКИ МОЛЮСКІВ РОДУ THEODOXUS (MOLLUSCA:
GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA)**

Здійснено аналіз якісних і кількісних показників терток шести видів молюсків роду Theodoxus (Th. fluviatilis, Th. danasteri, Th. euxinus, Th. sarmaticus, Th. velox, Th. danubialis) із застосуванням сучасних методів багатовимірної статистики (кореляційний, дисперсний, дискримінантний аналізи). З'ясовано, що якісні і кількісні ознаки їхніх терток не можуть бути використані для ідентифікації видів.

© Ю.В. Шубрат

Постановка проблеми

На сьогодні визначення видової належності моллюсків роду *Theodoxus* Montfort, 1810 (лунок) дуже ускладнене. Це пов'язано з тим, що таксономічна система цього роду вкрай заплутана. Серед сучасних малакологів існують діаметрально протилежні погляди на таксономічну структуру даного роду, а відсутність єдиного підходу до визначення видів *Theodoxus* створює низку проблем для дослідників. Представники західної європейської малакологічної школи вважають, що цей рід представлений невеликою кількістю поліморфних видів [10, 11, 12]. Прихильники ж східної європейської малакологічної школи (Я. І. Старобогатов та його послідовники) нараховують у межах роду *Theodoxus* велику кількість видів, які різняться між собою незначною кількістю невагомих конхіологічних ознак [2, 3, 6]. А відтак актуальним є проведення таксономічної ревізії роду *Theodoxus* на підставі дослідження не тільки конхіологічних ознак цих тварин, але і деяких особливостей їхньої анатомії. У червононогих моллюсків однією з таких ознак є будова тертки. Щодо роду *Theodoxus*, то дотепер її з'ясовано тільки для одного виду – *Th. fluviatilis* Linnaeus, 1758.

Аналіз останніх досліджень

У ході ретельного ознайомлення з літературними джерелами останніх років – вітчизняними та зарубіжними – виявлено, що провідні зарубіжні малакологи [10, 11, 12] вважають, що у водоймах європейського континенту зустрічаються такі види лунок: *Th. fluviatilis fluviatilis*, *Th. f. fluviatilis littoralis*, *Th. transversalis*, *Th. prevostianus*, *Th. danubialis strangulatus*, *Th. danubialis danubialis*. На думку В. В. Аністратенка [2, 3], який нещодавно здійснив таксономічну ревізію роду *Theodoxus*, в Україні поширені такі види: *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*. З них будова тертки досліджена тільки у *Th. fluviatilis* [1, 3, 8, 12]. Формула її виглядає так: $n M/k \div I \div 2P - S - R - S - 2P \div I \div n M/k$ (n – кількість; M/k – маргінальні (крайові зуби); \div – перегин; I – ініціальний зуб; P – парацентральный зуб; S – субцентральный зуб; R – рахідальний (центральный) зуб) [3].

Завданням нашої роботи було: дослідити особливості будови тертки шести видів лунок – *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri* Lindholm, 1908, *Th. euxinus* Clessin, 1885, *Th. sarmaticus* Lindholm, 1901, *Th. velox* V. Anistratenko in O. Anistratenko, Starobogatov et V. Anistratenko, 1999, *Th. danubialis* Pfeiffer, 1828 аби з'ясувати, чи можуть ці особливості слугувати для з'ясування видової належності цих тварин.

Об'єкти та методика досліджень

Матеріалом слугували 22 проби (1200 екз.) шести видів моллюсків роду *Theodoxus*, зібрані в усі сезони 2006–2007 рр. у водоймищах Право-

бережної України (табл. 1). Видову належність молюсків визначали за основними конхіологічними показниками і деякими індексами, користуючись при цьому таблицями, опрацьованими В. В. Аністратенком [3].

Таблиця 1. Загальні відомості про матеріал дослідження

Вид	Кількість терток	Місце знаходження	Час збирання
<i>Th. fluviatilis</i>	20	р. Тетерів, Житомир	13. 04. 2006
<i>Th. danasteri</i>	20	р. Тетерів, Житомир	13. 04. 2006
<i>Th. sarmaticus</i>	20	Дністровський лиман, Белгород-Дністровський, Одеської обл..	10. 07. 2006
<i>Th. velox</i>	20	р. Дніпро, Херсон	20. 07. 2007
<i>Th. euxinus</i>	15	р. Дунай, Вилкове, Одеської обл.	15. 07. 2007
<i>Th. danubialis</i>	10	р. Дунай, Вилкове, Одеської обл.	18. 07. 2007

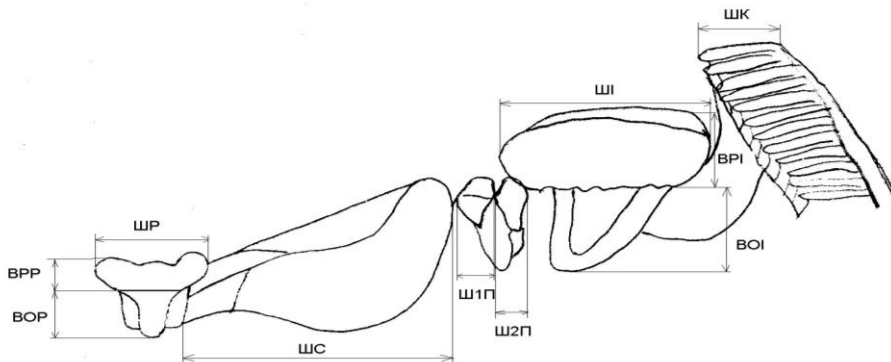


Рис. 1. Виміри зубів терток молюсків роду *Theodoxus*:

ШР – ширина рахідального зуба; *ВРР* – висота ріжучої частини рахідального зуба; *ВОР* – висота основи рахідального зуба; *ШС* – ширина субцентрального зуба; *Ш1П* – ширина першого парацентрального зуба; *Ш2П* – ширина другого парацентрального зуба; *ШІ* – ширина ініціального зуба; *ВРІ* – висота ріжучої частини ініціального зуба; *ВОІ* – висота основи ініціального зуба; *ШК* – ширина крайового зуба.

Препарати терток (рис. 2) виготовляли за методикою, запропонованою Т. Я. Ситниковою і Я. І. Старобогатовим (1985). Готові препарати вивчали під мікроскопом МБР (зб. 7×40). Вперше здійснено кількісне дослідження таких 10 промірів зубів тертки цих видів: *ШР* – ширина рахідального зуба; *ВРР* – висота ріжучої частини рахідального зуба; *ВОР* – висота основи рахідального зуба; *ШС* – ширина субцентрального зуба; *Ш1П* – ширина першого парацентрального зуба; *Ш2П* – ширина другого парацентрального зуба; *ШІ* – ширина ініціального зуба; *ВРІ* – висота ріжучої частини ініціального зуба; *ВОІ* – висота основи ініціального зуба; *ШК* – ширина крайового зуба (рис. 1). На підставі абсолютних кількісних характеристик зубів теж вперше обраховано 6 індексів – ширина рахідального зуба / висота основи рахідального зуба (*ШР*/*ВОР*); висота

основи рахідального зуба / висота ріжучої частини рахідального зуба (ВОР/ВРР); ширина субцентрального зуба / висота основи субцентрального зуба (ШС/ВОС); висота основи субцентрального зуба / висота ріжучої частини субцентрального зуба (ВОС/ВРС); ширина ініціального зуба / висота основи ініціального зуба (ШІ/ВОІ); висота основи ініціального зуба / висота ріжучої частини ініціального зуба (ВОІ/ВРІ). На основі цифрових результатів дослідження кількісних характеристик зубів терток *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*, *Th. danubialis* створено базу даних, за якою проведено всі подальші аналізи. Матеріал оброблено зі застосуванням методів багатовимірної статистики, реалізованих у комп'ютерних статистичних пакетах (STATISTICA 6.0). Використано три види аналізів: кореляційний, дисперсний та дискримінантний. Середні абсолютні значення основних кількісних характеристик зубів терток лунок наведено у таблиці 2.

Результати досліджень

Тертка лунок являє собою склеропротеїнову пластинку (базальну мембрану), яка обгортає собою одонтофор (язик). Верхній кінець мембрани скручується у жолобок. На базальній мембрані у певному порядку розміщені зуби – пластинки, що згрібають з поверхні субстрату кормові часточки (одноклітинні водорості, рослинний та тваринний детрит), котрі вільно лежать на ній і у меншій мірі зішкрібають кормовий матеріал. Кожен зуб складається з основи, яка кріпиться до мембрани, та власне ріжучої частини.

З'ясовано, що тертки *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*, *Th. danubialis*, як і тертка *Th. fluviatilis* [1, 3, 8, 12] мають віялоподібну форму і належать до ріпідоглосного типу, тобто мають два повздовжніх перегини: перший – між другим парацентральним зубом і ініціальним, а другий – між ініціальним і першим крайовим зубом. Тертка складається з великої кількості поперечних рядів (100–200) та одинадцяти повздовжніх рядів зубів. Кожен з поперечних рядів симетричний. Формула тертки: $n M/k \div I \div 2P - S - R - S - 2P \div I \div n M/k$.

У центрі кожного поперечного ряду розміщений рахідальний зуб. Він має прямокутну форму, ширина його ріжучої частини значно більша за ширину основи (рис.2). Зубець ріжучої частини виступає за основу цього зуба. На ранніх етапах онтогенезу рахідальний зуб відсутній, а пізніше він формується внаслідок розходження ініціальних зубів, які є одними з основних функціонуючих елементів тертки *Theodoxus*. Ініціальні зуби мають масивні виступаючі ріжучі частини, що значно ширші за основу зубів. Між рахідальним та ініціальними зубами утворюються в напрямку від середини до країв тертки парацентральні зуби, їх усього два, вони слабо розвинуті. По сторонах від ініціальних зубів виникають субцентральної зуби. Вони масивні, потужні, мають форму лопатки. Зубець їх ріжучої частини слабо виступає над основою. Крайові (маргінальні)

зуби вузькі, розділені на вторинні пластинки, з дрібними зубчиками, віялоподібно розташовані. Латеральні зуби відсутні взагалі.

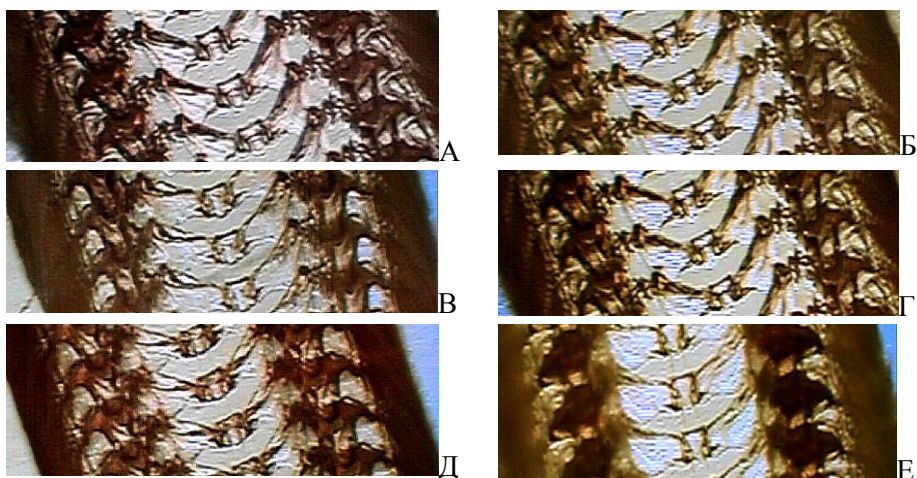


Рис. 2. Фотографії терток лунок:

А – *Th. fluviatilis*; Б – *Th. danasteri*; В – *Th. euxinus*; Г – *Th. sarmaticus*; Д – *Th. velox*; Е – *Th. danubialis*.

Таблиця 2. Кількісні характеристики зубів терток молюсків роду *Theodoxus* (мкм)

Вид	ШР	ВРР	ВОР	ШС	Ш1П	Ш2П	Ш3	ВР1	ВРІ	ШК
	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$	$x \pm m_x$
<i>Th. fluviatilis</i>	3,6 $\pm 0,06$	1,30 $\pm 0,03$	1,79 $\pm 0,04$	6,9 $\pm 0,02$	1,42 $\pm 0,02$	1,20 $\pm 0,02$	6,78 $\pm 0,06$	2,7 $\pm 0,07$	2,8 $\pm 0,05$	6,8 $\pm 0,04$
<i>Th. danasteri</i>	3,6 $\pm 0,06$	1,31 $\pm 0,02$	1,82 $\pm 0,03$	7,1 $\pm 0,02$	1,42 $\pm 0,02$	1,24 $\pm 0,03$	6,80 $\pm 0,03$	2,6 $\pm 0,03$	2,19 $\pm 0,07$	6,8 $\pm 0,05$
<i>Th. euxinus</i>	3,2 $\pm 0,09$	1,30 $\pm 0,03$	1,90 $\pm 0,04$	6,8 $\pm 0,03$	1,5 $\pm 0,03$	1,3 $\pm 0,05$	6,7 $\pm 0,08$	2,80 $\pm 0,12$	2,9 $\pm 0,09$	6,8 $\pm 0,05$
<i>Th. sarmaticus</i>	3 $\pm 0,07$	1,20 $\pm 0,02$	1,80 $\pm 0,03$	6,8 $\pm 0,03$	1,3 $\pm 0,03$	1,1 $\pm 0,02$	6,6 $\pm 0,09$	2,3 $\pm 0,04$	2,7 $\pm 0,03$	6,7 $\pm 0,04$
<i>Th. velox</i>	3,2 $\pm 0,06$	1,30 $\pm 0,02$	1,80 $\pm 0,03$	6,8 $\pm 0,03$	1,4 $\pm 0,02$	1,2 $\pm 0,03$	6,8 $\pm 0,08$	2,8 $\pm 0,06$	3,2 $\pm 0,07$	6,7 $\pm 0,04$
<i>Th. danubialis</i>	3,1 $\pm 0,11$	1,30 $\pm 0,08$	1,80 $\pm 0,07$	6,8 $\pm 0,05$	1,5 $\pm 0,04$	1,2 $\pm 0,04$	7,0 $\pm 0,13$	2,6 $\pm 0,13$	2,9 $\pm 0,07$	7 $\pm 0,14$

Лунки живуть у водоймах в основному на кам'янистому субстраті, живляться водоростями, що кріпляться до субстрату і рослинним та тваринним детритом, який вільно лежить на ньому. Робочий хід тертки лунок – це рух назад виступаючого одонтофора при одночасному русі вперед радулярної мембрани [5]. Кожна група зубів виконує певну функцію. У своїй сукупності вони являють апарат, за допомогою якого здійснюється згрібання кормових часточок до рота та їх часткове

перетирання. При цьому численні маргінальні зуби змітають корм до рота, а ріжучі частини інших зубів (рахідального, субцентрального, парацентрального і ініціальних) зішкрябують той матеріал, що кріпиться до субстрату. При згрібаючих і зішкрябуючих рухах тертки забезпечується також і часткове перетирання їжі, яка у вигляді дрібних фрагментів поступово просувається з ротової порожнини у глотку.

Кореляційний аналіз основних промірів зубів досліджуваних видів (табл. 3) показав, що між ними у переважній більшості випадків (80 %) спостерігається позитивна кореляція. Лише за індексами Ш1П/Ш2П, ВР1/ВО1 є кореляційні відмінності між *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* та всіма іншими дослідженими видами.

Таблиця 3. Кореляція основних промірів зубів терток видів роду *Theodoxus* ($p < 0,05$)

Вид	ШР/ВРР	ВРР/ВОР	ШС/ВРС	ВРС/ВОС	Ш1П/Ш2П	ВР1/ВО1
<i>Th. fluviatilis</i>	0,58	0,29	0,55	0,61	—	—
<i>Th. danasteri</i>	0,58	0,22	0,56	0,57	—	—
<i>Th. euxinus</i>	0,55	0,25	0,62	0,60	0,30	0,16
<i>Th. sarmaticus</i>	0,52	0,24	0,61	0,55	0,25	0,11
<i>Th. velox</i>	0,51	0,29	0,55	0,59	0,24	0,09
<i>Th. danubialis</i>	0,56	0,28	0,53	0,62	0,32	0,15

При міжвидовому порівнянні за індексами кількісних характеристик зубів терток *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*, *Th. danubialis* за допомогою дисперсного аналізу (ANOVA, Bonferroni Test, LSD Test, Newman-keuls test, $p < 0,05$) виявлено, що досліджувані види розрізняються між собою лише за одним індексом Ш1П/Ш2П, що вказує на значну подібність між ними.

Дискримінантний аналіз усієї сукупності кількісних характеристик зубів терток (табл. 4, рис. 3) свідчить про низький ступінь надійності кількісних ознак, недостатній для чіткого розмежування досліджуваних видів. За обома канонічними вісями види не відокремлюються.

Таблиця 4. Матриця класифікації за кількісними характеристиками зубів терток видів роду *Theodoxus* (Discriminant analysis; linear discriminant function) (ряди: класифікації, що спостерігаються; колонки: передбачені класифікації)

Вид	№	I	II	III	IV	V	IV	%
<i>Th. fluviatilis</i>	I	16	3	0	0	1	0	80,00
<i>Th. danasteri</i>	II	2	16	1	1	0	0	80,00
<i>Th. euxinus</i>	III	1	2	14	0	1	2	70,00
<i>Th. sarmaticus</i>	IV	0	2	2	7	2	2	46,00
<i>Th. velox</i>	V	1	0	1	1	15	2	75,00
<i>Th. danubialis</i>	IV	0	0	2	2	3	3	30,00
Кількість екз.		20	23	20	11	22	9	67,00

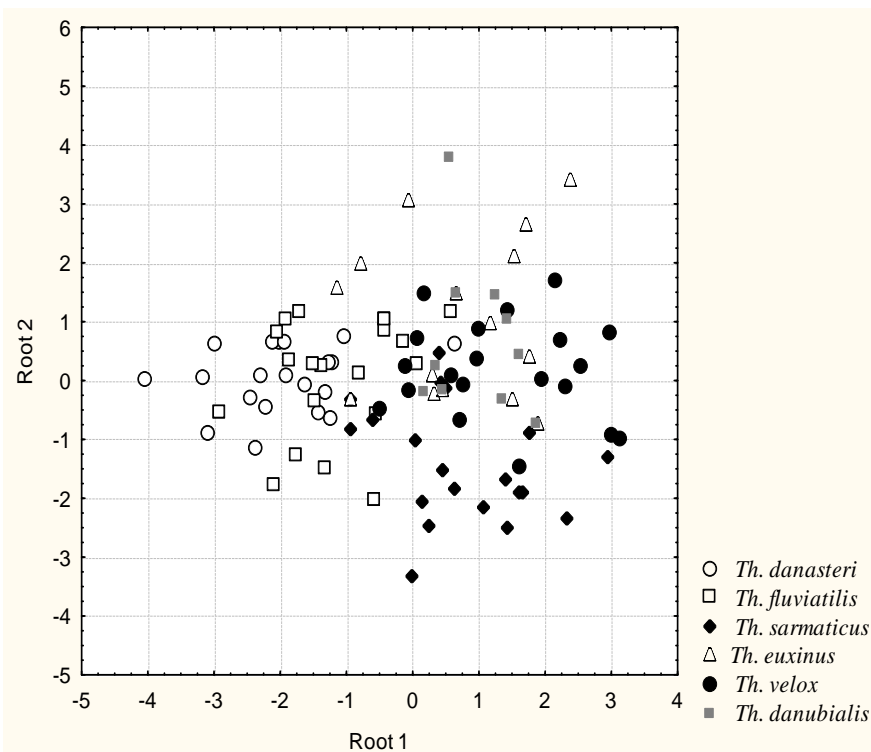


Рис. 4. Розподіл екземплярів *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*, *Th. danubialis* (Discriminant analysis; linear discriminant function) за кількісними характеристиками зубів терток у площині перших двох канонічних осей (результати дискримінантного аналізу)

Отже, загальний план будови терток у всіх досліджуваних видах однаковий, кількісні показники зубів терток цих молюсків не можуть бути використані для ідентифікації видів.

При дослідженні якісних характеристик зубів виявлені деякі незначні відмінності. З'ясовано, що ріжуча частина рахідального зуба *Th. danubialis*, виступаюча над його основою, у два рази довша, ніж у інших видів. Форма субцентрального зуба *Th. velox* дещо відрізняється від такої інших видів – зовнішній край його у нього гостріший та вузьчий. Відстань між парацентральною зубами у *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* менша порівняно з іншими видами. Ріжуча частина ініціального зуба у *Th. velox*, *Th. danubialis*, *Th. sarmaticus* найменше виступає над основою ініціального зуба, що відрізняє їх від *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*. Але ці якісні відмінності мають несуттєвий характер і не можуть слугувати надійними показниками для ідентифікації видів лунок.

Висновок

Результати аналізів кількісних характеристик зубів шести видів роду *Theodoxus* (*Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*, *Th. euxinus*, *Th. sarmaticus*, *Th. velox*, *Th. danubialis*), проведених із застосуванням методів багатовимірної статистики, свідчать про те, що між ними відсутні відмінності високого рівня достовірності. Дослідження якісних ознак зубів терток цих видів показало, що між ними наявні деякі незначні відмінності. Отже, кількісні та якісні характеристики зубів терток лунок не можуть слугувати для ідентифікації видів.

Перспективи подальших досліджень

Доцільно охопити дослідженнями подібного роду більший обсяг матеріалу, добутого із інших річкових басейнів (Південного і Західного Буга, Інгула, Сіверського Дінця).

Література

1. *Акрамовский Н.Н.* Моллюски (Mollusca) // Фауна Армянской ССР. – Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. – 268 с.
2. *Анистратенко В.В.* Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны Украины. Часть 2. Пресноводные и наземные // Вестн. зоологии. – 1998. – № 8. – С. 67–114.
3. *Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю.* Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia // Фауна Украины. – К.: Велес, 2001. – Т. 29; Вып. 1, кн. 1. – 240 с.
4. *Жадин В.И.* Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР / Зоологический ин-т АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 46. – 376 с.
5. *Заренков Н.А.* Сравнительная анатомия беспозвоночных. Моллюски. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 188 с.
6. Моллюски / *Я.И. Старобогатов, Л.А. Прозорова, В.В. Богатов, Е.М. Саенко* // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. – СПб.: Наука, 2004. – Т. 6. – С. 9–492.
7. *Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов. – Л.: Наука, 1970. – 371с.
8. *Baker H. B.* Notes on the radula of the Neritidae // Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1923. – № 75. – P. 117–178.
9. *Bąkowski J.* Mięczaki (Mollusca). – Lwow: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.
10. *Glöer P., Meier-Brook C.* Süßwassermollusken. - Hamburg: DJN, 1998. – 136 S.
11. *Glöer P.* Süßwassergastropoden. Mollusca. Vol I: Nord-und Mitteleuropas. - Hackenheim: ConchBooks, 2002. – 327 S.
12. *Piechocki A.* Mięczaki (Mollusca). – Poznań: Polska Acad. Nauk, 1979. – 187 s.- (Fauna Slodkowodna Polski; Z. 7).