

КОНХІОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ МОЛЮСКІВ РОДУ THEODOXUS

Вперше здійснено аналіз конхіологічних ознак черепашок молюсків роду Theodoxus (лунок) із застосуванням сучасних методів багатовимірної статистики. Досліджено екологічні спектри Th. fluviatilis і Th. danasteri з метою виявлення тотожностей і відмінностей у ставленні цих видів до умов навколишнього середовища.

Постановка проблеми

Молюски роду Theodoxus (лунки) відіграють важливу роль у циркуляції речовин і трансформації енергії у природних водних екосистемах. Вони відзначаються високою інтенсивністю фільтрації води та окислюють

розчинені у ній органічні речовини, чим сприяють природному самоочищенню водойм. Лунки є важливим компонентом кормового раціону бентосоїдних риб.

Наразі визначення видової належності молюсків роду *Theodoxus* дуже ускладнене. Це пов'язано з тим, що таксономічна система цього роду вкрай заплутана і вимагає подальших досліджень та уточнень. 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 [6–8].

Представники 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 малосуттєвих ознак [3,5].

Потрібно зазначити, що всі таблиці для визначення видів роду *Theodoxus*, котрі наявні в сучасній науковій літературі, складено на основі тільки конхіологічних особливостей черепашок молюсків, але в жодному разі без застосування сучасних методів опрацювання цифрових результатів дослідження (методи багатовимірної статистики).

Завданням даної роботи було з'ясувати рівень тотожності та відмінності між *Th. fluviatilis* (Linnaeus, 1758) та *Th. danasteri* (Lindholm, 1908) за конхіологічними ознаками і екологічними спектрами. Ці відомості необхідні для подальшої таксономічної ревізії роду *Theodoxus*.

Аналіз останніх досліджень

У ході ретельного ознайомлення з літературними джерелами останніх років – вітчизняних та зарубіжних – виявлено, що авторами таксономічних класифікацій роду *Theodoxus* при написанні видових нарисів і складанні таблиць для визначення використано досить невелику кількість конхіологічних ознак (табл. 1). Найчастіше з них враховуються такі: забарвлення черепашки, характер малюнку на її поверхні та особливості будови черепашки. Деякі з дослідників крім конхіологічних ознак, включають у таблиці для визначення видів цього роду, і екологічні особливості цих тварин. Вони вважають за необхідне звертати увагу на ставлення молюсків до різних видів субстрату та до солоності водного середовища [6–8].

Інші дослідники в таблиці для визначення видів включають лише конхіологічні ознаки [2,5].

Різні автори на підставі складених ними таблиць для визначення видів наводять неоднакову їх кількість для Центральної та Східної Європи (вона

коливається від 4 до 7). Також спостерігається плутанина у назвах видів (Th. danasteri – [2] та Th. donasteri – [5])

Таблиця 1. Конхіологічні ознаки, використані різними авторами для визначення видової належності молюсків роду Theodoxus

| Автор класифікації | Ознаки | Види, що наводяться для Центральної та Східної Європи |
|--|---|---|
| Рієшоскі, 1979 | Забарвлення черепашки, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови черепашки, солоність водного середовища | Th. fluviatilis, Th. fluviatilis fluviatilis littoralis |
| Glöer, Meier-Brook, 1998 | Забарвлення черепашки, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови черепашки, солоність водного середовища | Th. transversalis, Th. fluviatilis, Th. danubialis, Th. fluviatilis fluviatilis littoralis |
| Glöer, 2002 | Забарвлення черепашки, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови черепашки, солоність водного середовища, види субстрату | Th. transversalis, Th. prevostianus, Th. fluviatilis fluviatilis, Th. fluviatilis fluviatilis littoralis, Th. danubialis stragulatus, Th. danubialis danubialis |
| Анистратенко, 2001 | Забарвлення черепашки, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови черепашки | Th. fluviatilis, Th. danasteri, Th. euxinus, Th. sarmaticus, Th. velox, Th. subthermalis, Th. astrachanicus |
| Старобогатов, Прозорова, Богатов, Саєнко, 2004 | Забарвлення черепашки, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови черепашки | Th. fluviatilis, Th. donasteri, Th. euxinus, Th. sarmaticus, Th. velox, Th. subthermalis, Th. astrachanicus |

Об'єкти та методика досліджень

Об'єктами дослідження слугували 200 екз. Th. fluviatilis і 200 екз. Th. danasteri (рис. 1), які були зібрані у червні – вересні 2005–2006 рр. у басейні р. Тетерів (Житомир). Річка Тетерев обстежена у 60 пунктах від

витоків до місця впадіння у Київське водосховище. Лунок виявлено тільки в середній течії – від Житомира до с. Перлявка. Досліджено 30 проб з 30 популяцій лунок (рис. 2). Молюсків добували, використовуючи загальноприйняті гідробіологічні методи [4]. Визначення видової належності молюсків здійснювали за таблицями, запропонованими В. В. Аністратенком [3], складеними на підставі дослідження ним виключно конхіологічних ознак цих тварин – як кількісних (2), так і якісних (2). Нами для аналізу було використано 9 кількісних (мірних) конхіологічних показників (висота, ширина і довжина черепашки, висота і ширина вустя, ширина колюмелярної площадки, ширина першого і другого обертів, висота завитку) (рис. 3) і 6 якісних (форма черепашки, скульптура поверхні і її забарвлення, характер малюнку на поверхні черепашки, особливості будови вустя, колір колюмелярної площадки). На підставі мірних показників обраховано 6 індексів – висота черепашки : ширина черепашки (В:Ш), висота завитку : висота черепашки (ВЗ:В), ширина вустя : висота вустя (ШВ:ВВ), ширина вустя : ширина черепашки (ШВ:Ш), висота вустя : висота черепашки (ВВ:В), ширина першого оберту : ширина другого оберту (Ш₁:Ш₂). Отримані результати опрацьовано методами багатовимірної статистики (STATISTICA 6.0).

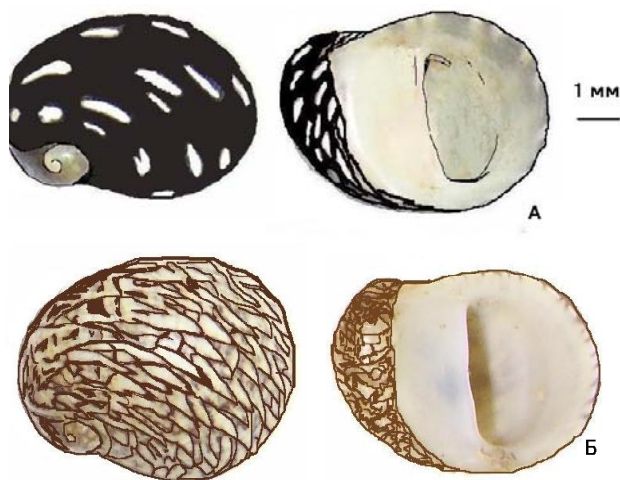


Рис. 1. Черепашки молюсків роду *Theodoxus*:

А – *Theodoxus fluviatilis*; Б – *Theodoxus danasteri* (р. Тетерів, Житомирське море)



Рис. 2. Місця знаходження молюсків роду *Theodoxus*:

- – проби, де знайдено разом *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri*, ■ – знайдено тільки *Th. fluviatilis*,
- – знайдено тільки *Th. danasteri*.

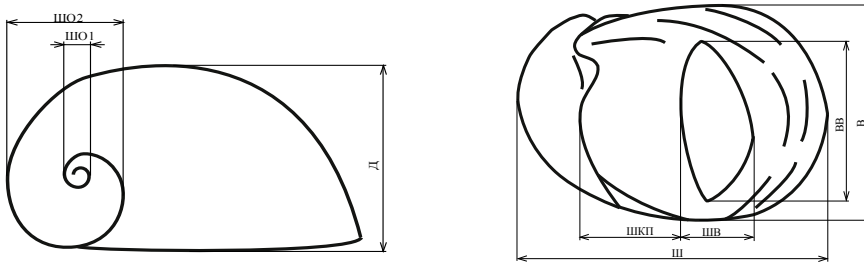


Рис.3. Виміри черепашки лунок (схема):

В – висота черепашки; Ш – ширина черепашки; Д – довжина черепашки; ВВ – висота вустя; ШВ – ширина вустя; ШКП – ширина колумелярної площадки; ШО1 – ширина першого оберту; ШО2 – ширина другого оберту.

Результати досліджень

На основі цифрових результатів дослідження створено базу даних, за якою проведено всі подальші аналізи. Матеріал оброблено із застосуванням методів багатовимірної статистики, реалізованих у комп'ютерних статистичних пакетах (STATISTICA 6.0). Використано чотири види аналізів: кореляційний, дисперсний, дискримінантний і кластерний.

Кореляційний аналіз основних лінійних параметрів черепашок *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* (табл. 2) показав, що між ними у більшості випадків (67 %) спостерігається позитивна кореляція. Лише за параметрами Ш:В3 і В:В3 є кореляційні відмінності.

Таблиця 2. Кореляція основних лінійних параметрів черепашок видів роду *Theodoxus* ($p < 0,05$)

| Вид | В:Ш | ШВ:ВВ | ВВ:В | ШК:Ш | Ш:В3 | В:В3 |
|------------------------|------|-------|------|------|-------------|-------------|
| <i>Th. fluviatilis</i> | 0,58 | 0,29 | 0,55 | 0,61 | — | — |
| <i>Th. danasteri</i> | 0,58 | 0,22 | 0,56 | 0,57 | 0,30 | 0,16 |

При міжвидовому порівнянні за індексами метричних ознак за допомогою дисперсного аналізу (ANOVA, Bonferroni Test, LSD Test, Newman-keuls test, $p < 0,05$) виявлено, що досліджувані види розрізняються лише за одним індексом ВЗ/В, що вказує на значну подібність між ними.

Дискримінантний аналіз усієї сукупності метричних ознак черепашок (табл. 3, рис. 4) свідчить про низький ступінь надійності цих ознак, недостатній для чіткого розмежування досліджуваних видів. За обома канонічними вісями види не відокремлюються один від одного.

Таблиця 3. Матриця класифікації за метричними ознаками черепашок видів роду *Theodoxus* (Discriminant analysis; linear discriminant function) (ряди: класифікації, що спостерігаються, колонки: передбачені класифікації)

| Вид | № | I | II | % |
|------------------------|----|-----|-----|-------|
| <i>Th. fluviatilis</i> | I | 56 | 144 | 72,00 |
| <i>Th. danasteri</i> | II | 141 | 59 | 70,50 |
| Кількість екз. | | 197 | 203 | 71,25 |

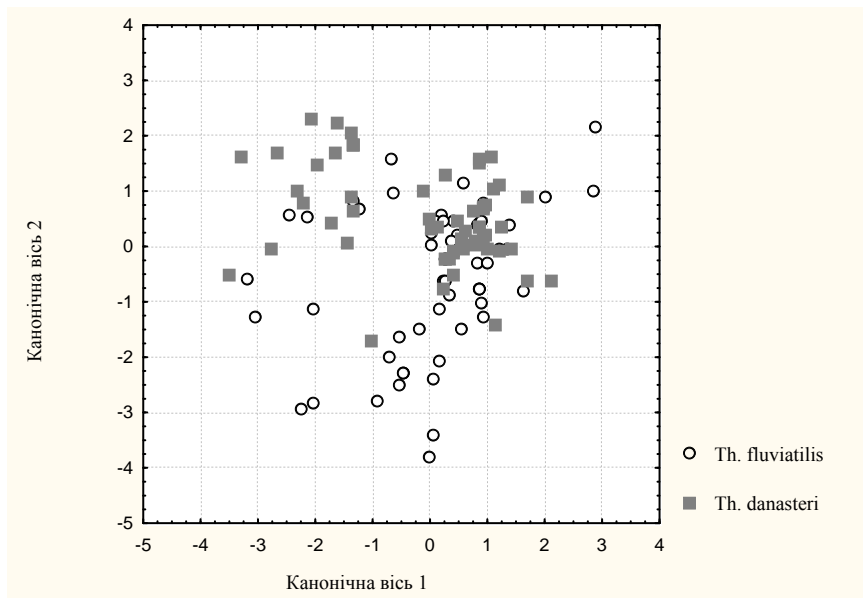


Рис. 4. Розподіл екземплярів *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* (Discriminant analysis; linear discriminant function) за метричними ознаками черепашок у площині перших двох канонічних осей (результати дискримінантного аналізу)

Наслідки кластерного аналізу сукупності кількісних та якісних ознак (рис. 5) показали, що *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* не утворюють двох відмежованих один від одного кластерів.

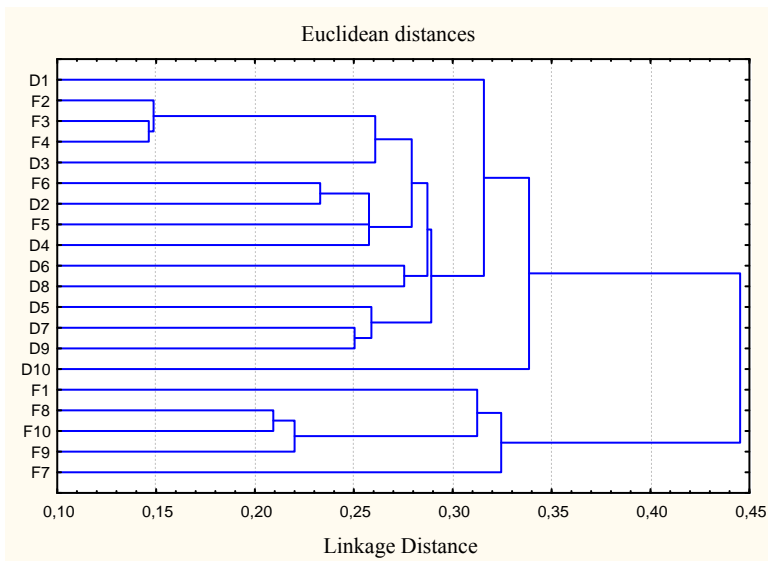


Рис. 5. Дендрограма подібності (Cluster analysis; hierarchical tree plot), побудована на основі всієї сукупності метричних характеристик черепашок *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri*. Умовні позначення: F1, F2, F3, F4, F5, F6, F7, F8, F9, F10 – *Th. fluviatilis*, D1, D2, D3, D4, D5, D6, D7, D8, D9, D10 – *Th. danasteri*.

Результати аналізів, проведених із застосуванням методів багатовимірної статистики, свідчать про те, що між *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* відсутні відмінності високого рівня достовірності.

Нами опрацьовано екологічні спектри цих молюсків з метою визначення особливостей ставлення їх до умов навколишнього середовища. В екологічних спектрах прийнято таку градацію чинників водного середовища [1,4]: **температура** (оліготип <18°C, мезотип 18–25°C, політип >25°C), **швидкість течії** (оліготип <0,1 м/с, мезотип 0,1–1, політип >1 м/с), **глибина** (оліготип <0,1 м, мезотип 0,1–1, політип >1 м), **прозорість води** (оліготип < 50 см, мезотип 50–200 см, політип >200 см), **вміст мулу у ґрунті** (оліготип – відсутній або ж наявний у незначній кількості, мезотип – значний вміст мулу у ґрунті, політип – чисто мулистий ґрунт), **активна реакція середовища** (оліготип 5,5–6,5, мезотип 6,6–7,5, політип 7,6–9,3). У кожній з цих груп виділяють три підгрупи (α , β , γ) щодо ступеня вираженості даного чинника.

Екологічні спектри *Th. fluviatilis*

| Чинник середовища | Оліготип | | | Мезотип | | | Політип | | |
|----------------------------|----------------------|---------|----------|----------------------|---------|----------|----------|---------|----------|
| | α | β | γ | α | β | γ | α | β | γ |
| Температура | | | | ████████████████████ | | | | | |
| Швидкість течії | | | ████████ | ████████████████████ | | | ████████ | | |
| Глибина | ████████████████████ | | | ████████████████████ | | | | | |
| Прозорість води | ████████████████████ | | | ████████ | | | | | |
| Вміст мулу у ґрунті | ████████████████████ | | | ████████████████████ | | | | | |
| Активна реакція середовища | | | | ████████████████████ | | | | | |

Екологічні спектри *Th. danasteri*

| Чинник середовища | Оліготип | | | Мезотип | | | Політип | | |
|----------------------------|----------------------|---------|----------|----------------------|---------|----------|----------|---------|----------|
| | α | β | γ | α | β | γ | α | β | γ |
| Температура | | | | ████████████████████ | | | | | |
| Швидкість течії | | | ████████ | ████████████████████ | | | ████████ | | |
| Глибина | ████████████████████ | | | ████████████████████ | | | | | |
| Прозорість води | ████████████████████ | | | ████████ | | | | | |
| Вміст мулу у ґрунті | ████████████████████ | | | ████████████████████ | | | | | |
| Активна реакція середовища | | | | ████████████████████ | | | | | |

Примітка: ██████ – віддають перевагу, ██████ – зустрічаються рідше, ████ – поодинокі екземпляри

Аналіз екологічних спектрів свідчить про те, що досліджувані види в екологічному плані майже не відрізняються між собою. Єдиний чинник навколишнього середовища, за яким вони дещо відмінні, це глибина перебування молюсків. Так, якщо *Th. fluviatilis* трапляється у межах мезотипу (не тільки α і β мезотипу, а і в γ мезотипі), то *Th. danasteri* зустрічається на менших глибинах (α і β мезотип). Про подібність вимог їх до чинників навколишнього середовища свідчить і той факт, що вони дуже часто співіснують у межах одних і тих же біотопів. Наприклад, у р. Тетерів сумісне проживання їх становить 80% випадків (рис.2).

Висновки

За сукупністю конхіологічних ознак кардинальних відмінностей між *Th. fluviatilis* і *Th. danasteri* не виявлено. До того ж їхні екологічні спектри майже тотожні. Для остаточного висновку щодо валідності досліджуваних видів необхідні додаткові методи дослідження – анатомічні, каріологічні та генетичні, що засвідчать або валідність обох видів, або значну конхіологічну мінливість одного з них.

Перспективи подальших досліджень

У подальшому плануємо дослідити анатомічні, каріологічні і генетичні особливості цих молюсків.

Література

1. *Алекин О. А.* Основы гидрохимии. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – 442 с.
2. *Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю.* Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – *Cyclobranchia, Scutibranchia* и *Pectinibranchia*. – К.: Велес, 2001. – 240 с.
3. *Анистратенко О.Ю., Старобогатов Я.И., Анистратенко В.В.* Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. – 1998. – 33, №3. – С. 11–19.
4. *Жадин В. И.* Методы гидробиологических исследований. – М.: Высшая школа, 1960. – 189 с.
5. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий /Под общ. ред. *С.Я. Цалолыхина*. – Т. 6: Моллюски, Полихеты, Немертины. – СПб.: Наука, 2004. – 528 с.
6. *Glöer P., Meier-Brook C.* Süßwassermollusken. - Hamburg: DJN, 1998. – 136 S.
7. *Glöer P.* Süßwassergastropoden. Mollusca I. Nord-und Mitteleuropas. - Hackenheim: ConchBooks, 2002. – 327 S.
8. *Piechocki A.* Mięczaki (Mollusca). – Poznań: Polska Acad. Nauk, 1979. – 187 s. (Fauna Slodkowodna Polski; Z. 7).