

РОЗДІЛ III

Зоологія

УДК 594.575

Тамара Андрійчук,
Дмитро Вискушенко,
Андрій Вискушенко

Статевий диморфізм у вівпарід (*Gastropoda, Viviparidae*) фауни України

У статті наведено результати дослідження наявності статевого диморфізму в черевоногих моллюсків роду *Viviparus* Montfort, 1810. Проведено повну морфометрію черепашки досліджуваних видів. На основі морфометричних показників розраховано їхні індекси. У ході дослідження проведено дискримінантний і дисперсійний аналіз. З'ясовано, що ступінь вираження статевого диморфізму у двох видів калюжниць різний та стосується здебільшого абсолютних промірів.

Ключові слова: статевий диморфізм, *Viviparus contectus*, *V. viviparus*, самка, самець, черепашка.

Постановка наукової проблеми та її значення. Калюжниця – черевоногий моллюск середніх розмірів, які поширені майже по всій земній кулі [1]. Це досить стародавня група прісноводних моллюсків, яка відома з карбонового періоду, зараз вони поширені в прісних водоймах Північної Америки та Євразії. [68]. Ці моллюски відіграють неабияку роль у водних екосистемах, є проміжними хазяїнами багатьох видів трематод, що мають досить значне епізоотологічне значення [72].

Донедавна більшість дослідників цікавляться питаннями статевого диморфізму в прісноводних моллюсків. Не стали винятком у цьому питанні й моллюски-калюжниця. Завжди вважали, що відмінності особин чоловічої та жіночої статей за будовою тіла прийнято називати статевим диморфізмом. Зазвичай, статевий диморфізм полягає у відмінностях особин різної статі за розмірами й пропорціями, причому чітких тенденцій не існує. Навіть у межах однієї систематичної групи (наприклад у межах класів птахи та ссавці) в одних видів самці можуть бути крупніші за самок, а в інших – навпаки. Крім того, у високорозвинутих тварин статевий диморфізм може стосуватися забарвлення шкіри, оперення або може бути пов'язаний із появою в особин конкретної статі специфічних структур, таких як роги, борода, грива й т. ін. Уважається, що статевий диморфізм – це явище, яке має адаптивне значення та спрямоване на більш ефективне відтворення собі подібних. Однак потрібно враховувати, що оскільки статева належність – це завжди чітко визначений стан, то з цього випливає, що особливості індивідуального розвитку самок і самців запрограмовані. Звідси абсолютно природно, що морфологічно дорослі самки й самці повинні відрізнятися як за своєю фізіологією, так і анатомією. У роздільностатевих видів черевоногих моллюсків також є чіткі відмінності в розмірах та пропорціях черепашки самок і самців [4, 6]. Зокрема, наявність чіткого статевого диморфізму відзначена ще В. І. Жадіним [3] для *V. viviparus* за низкою пропорцій черепашки. Нині такі дослідження також проводяться й, очевидно, не втратили своєї актуальності. Зокрема, для виду *V. subpurpureus* за допомогою прийомів геометричної морфометрії [5] встановлено відмінності самок і самців за пропорціями черепашки. У цьому зв'язку, безсумнівно, є актуальним порівняння характеру статевого диморфізму у двох видів прісноводних моллюсків в екологічних умовах сучасної України.

Як уже вказувалося вище, існує низка досліджень, у тому числі й досить недавніх, у яких у черевоногих моллюсків доведено існування статевого диморфізму за формою черепашки. Існують такі відомості й щодо представників роду *Viviparus* і, більше того, стосовно одного з аналізованих у цій роботі видів *V. viviparus*.

Аналіз досліджень цієї проблеми. Ідеться про роботу В. І. Жадіна [3], виконану ще в 1920-х роках. У ній статистично чітко доведено, що за низкою індексів черепашки між самками та самцями

наявні вірогідні відмінності. Зокрема, дослідник відзначав збільшення розмірів самок, більше значення в самок відношення висоти черепашки до висоти устя та випукліші оберти черепашки. При цьому В. І. Жадіним підкреслено, що ці відмінності мають не абсолютний характер, оскільки в різних водоймах тенденція виражена по-різному та є випадки, коли відмінності самок і самців зовсім не виражені. Однак до цих пір не проводили порівняльних досліджень видів калужниць. А це особливо було б актуальним у межах цього дослідження, коли йдеться не просто про близькі види, що відрізняються деякими біотопічними вподобаннями, а про види з різними життєвими стратегіями, які до того ж суттєво відрізняються за співвідношенням статей.

Мета й завдання статті. Мета роботи – з'ясування наявності статевого диморфізму у двох прісноводних моллюсків роду *Viviparus*: *V. viviparus* (Lin. 1758) і *V. contectus* (Mill. 1813). А для досягнення вищезазначеної мети поставлено **таке завдання** – установити характер статевого диморфізму в прісноводних моллюсків.

Матеріал і методи. Об'єктом для досліджень послужили два види моллюсків роду *Viviparus*: *V. viviparus* (Lin. 1758) і *V. contectus* (Mill. 1813). Моллюсків збирали з квітня по жовтень.

Критерієм, за яким визначали самця й самку, слугувало, передусім, праве щупальце, яке досить видозмінене в самців. А також проведено повну морфометрію обох статей. Вимірювання черепашки досліджуваних форм проводили за 37 параметрами: висота (ВЧ) і ширина (ШЧ) черепашки, висота (ВУ) та ширина (ШУ) устя, висота (ВК) й ширина (ШК) кришечки, висота завитка (ВЗ), висота останнього оберту (ВОО) та кількість обертів (КО). На основі лінійних параметрів розраховано конхіологічні індекси: співвідношення: висоти черепашки до її ширини (ВЧ/ШЧ), висоти черепашки до висоти її устя (ВЧ/ВУ), висоти черепашки до ширини її устя (ВЧ/ШУ), висоти черепашки до висоти її кришечки (ВЧ/ВК), висоти черепашки до ширини її кришечки (ВЧ/ШК), висоти черепашки до висоти її останнього оберту (ВЧ/ВОО), висоти черепашки до висоти її завитка (ВЧ/ВЗ). Виміри здійснювали за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм.

Для статистичного аналізу даних використано програмний пакет STATISTICA 6.0.

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Представлені в табл. 1 середні значення конкретних ознак самок та самців у *Viviparus viviparus*, отримані для загальної вибірки, свідчать, що за 10 ознаками між самками й самцями простежено вірогідні відмінності. Причому ці відмінності проявляються не лише за пропорціями черепашки, а й за промірами та пропорціями кришечки. Зіставляючи наші результати з матеріалами В. І. Жадіна [3], потрібно підкреслити, що стійких порівняльних результатів не було отримано. Якщо для волзьких популяцій, насамперед, характерно різке збільшення розмірів черепашки в самок, а також відмінності за відносним розміром устя, опуклості обертів черепашки, то в українських популяціях ситуація інша. Відмінності між особинами різної статі за абсолютними промірами, хоча й вірогідні (при цьому самки також крупніші за самців), однак на низькому статистичному рівні. Стосовно індексів, які відображають висоту та ширину устя, а також опуклості черепашки (співвідношення висоти черепашки до її ширини) вірогідних відмінностей узагалі встановити не вдалося.

Таблиця 1

Статистичні параметри й результати використання критерію One-Way ANOVA при порівнянні самок та самців *V. viviparus*

Ознака	Самки				Самці				F	p
	N	M	Var	m	N	M	Var	m		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ВЧ, мм	546	2,50	0,42	0,018	181	2,43	0,49	0,037	3,86	0,05*
ШЧ, мм	546	1,73	0,27	0,012	181	1,67	0,29	0,021	5,87	0,02*
ВУ, мм	546	1,46	0,20	0,008	181	1,43	0,22	0,016	3,68	0,06
ШУ, мм	546	1,24	0,18	0,008	181	1,21	0,19	0,014	3,49	0,06
ВКР, мм	546	1,32	0,19	0,008	181	1,27	0,18	0,013	10,60	0,00***
ШКР, мм	546	1,11	0,18	0,008	181	1,05	0,16	0,012	15,55	0,00***

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ВОО, мм	546	1,19	0,24	0,010	181	1,16	0,25	0,018	2,09	0,15
КО	546	4,99	0,19	0,008	181	4,99	0,26	0,019	0,04	0,84
ВЗ, мм	546	1,67	0,35	0,015	181	1,56	0,41	0,031	12,03	0,00***
ШЧ/ВЧ	546	0,69	0,04	0,002	181	0,69	0,05	0,004	0,01	0,94
ВУ/ВЧ	546	0,59	0,04	0,002	181	0,59	0,04	0,003	2,63	0,11
ШУ/ВЧ	546	0,50	0,04	0,002	181	0,50	0,04	0,003	3,01	0,08
ВКР/ВЧ	546	0,50	0,04	0,002	181	0,53	0,05	0,004	91,32	0,00***
ШКР/ВЧ	546	0,53	0,04	0,002	181	0,44	0,04	0,003	705,14	0,00***
ВОО/ВЧ	546	0,45	0,04	0,002	181	0,48	0,09	0,007	54,90	0,00***
ВЧ/КО, мм	546	2,04	0,29	0,013	181	2,12	0,35	0,026	8,53	0,00***
ВЗ/ВЧ	546	0,67	0,07	0,003	181	0,64	0,08	0,006	18,07	0,00***

Примітка. N – об'єм досліджених особин, M – середнє значення, Var – дисперсія, t – стандартна похибка, F – критерій Фішера, p – вірогідність результатів дисперсійного аналізу. * – вплив фактора статевої належності вірогідне з імовірністю $p < 0,05$ *** – теж саме з вірогідністю $p < 0,001$.

При цьому представляє інтерес використання загального дискримінантного аналізу (табл. 2), згідно з результатом якого, визначення самок і самців за сукупністю із 17 конхіологічних ознак виглядає досить надійним на рівні 100 %.

Таблиця 2

Класифікаційна матриця дискримінантного аналізу самок та самців

<i>V. viviparus</i>	%	♀ $p = 0,25$	♂ $p = 0,75$
♀	100	546	0
♂	100	0	181
У цілому	100	546	181

Як і у випадку з попереднім видом у *Viviparus contectus*, за низкою промірів між особинами різної статі виразно проявляються вірогідні відмінності (табл. 3). При цьому найвищою мірою вірогідності впливу статевої належності на мінливість ознак черепашки відзначено за п'ятьма ознаками проти восьми, що виявлені у *V. viviparus*. Відмінності особин двох статей стосуються переважно абсолютних промірів черепашки й зумовлені збільшенням розмірів черепашки в самок. Схожа тенденція проявляється у *V. viviparus*. Що стосується інших ознак, то аналогічні тенденції проявляються за ознакою висоти завитка (ВЗ), значення якого з великою мірою вірогідності більше в самок, ніж у самців, а також за середньою довжиною кожного оберту (індекс ВЧ/КО). За іншими ознаками відмінності самок та самців у двох видів не збігаються.

Таблиця 3

Статистичні параметри й результати використання критерію – Way ANOVA при порівняннях самок та самців, порівняно із самками й самцями *V. contectus*

Ознака	Самка				Самець				F	p
	N	M	Var	t	N	M	Var	t		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ВЧ, мм	195	2,74	0,57	0,041	35	2,44	0,45	0,075	8,90	0,00***
ШЧ, мм	195	1,96	0,39	0,028	35	1,80	0,30	0,051	5,33	0,02*
ВУ, мм	195	1,54	0,27	0,019	35	1,42	0,20	0,034	6,70	0,01**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ШУ, мм	195	1,32	0,25	0,018	35	1,20	0,20	0,034	7,15	0,01**
ВКР, мм	195	1,44	0,27	0,019	35	1,32	0,21	0,035	6,80	0,01**
ШКР, мм	195	1,21	0,25	0,018	35	1,08	0,18	0,030	9,44	0,00***
ВОО, мм	195	1,19	0,24	0,017	35	1,05	0,17	0,029	10,74	0,00***
КО	195	5,01	0,44	0,032	35	4,97	0,38	0,065	0,24	0,63
ВЗ, мм	195	1,89	0,42	0,030	35	1,66	0,30	0,051	9,36	0,00***
ШЧ/ВЧ	195	0,72	0,05	0,003	35	0,74	0,06	0,011	7,26	0,01**
ВУ/ВЧ	195	0,57	0,04	0,003	35	0,59	0,04	0,007	6,12	0,01**
ШУ/ВЧ	195	0,48	0,03	0,002	35	0,49	0,03	0,005	2,46	0,12
ВКР/ВЧ	195	0,53	0,04	0,003	35	0,54	0,06	0,009	3,49	0,06
ШКР/ВЧ	195	0,44	0,03	0,002	35	0,44	0,04	0,006	0,01	0,91
ВОО/ВЧ	195	0,43	0,03	0,002	35	0,43	0,03	0,005	0,20	0,65
ВЧ/КО	195	1,89	0,11	0,023	35	2,09	0,10	0,052	10,54	0,00***
ВЗ/ВЧ	195	0,69	0,04	0,003	35	0,68	0,04	0,007	0,42	0,52

Примітка. Значення в таблиці такі ж самі, що й у табл. 1.

Що стосується дискримінантного аналізу, то у випадку з цим видом рівень його надійності суттєво нижчий, ніж у попереднього (табл. 4). Причому дискримінація самок сумнівів не викликає, проблеми виникають із визначенням самців, три чверті яких за своїми конхіологічними параметрами не відрізняються від самок.

Таблиця 4

Класифікаційна матриця дискримінантного аналізу самок та самців

V. contectus	%	♀ p = 0,85	♂ p = 0,15
♀	98,5	192	3
♂	22,9	27	8
У цілому	87,0	219	11

Висновки та перспективи подальших досліджень. У ході дослідження дисперсійний аналіз (критерію – One-way ANOVA) показує, що вплив статевої належності на мінливість низки ознак статистично вірогідний, що автоматично означає факт наявності статевого диморфізму. Проте ступінь цієї вірогідності та враженість статевого диморфізму у двох видів калюжниць різна. Набагато більші відмінності статей проявляються у *V. viviparus*, ніж у *V. contectus*. При цьому йдеться про різні типи ознак. Якщо у *V. contectus* відмінності між самками й самцями більшою мірою розмірні (висота черепашки самок – $2,74 \pm 0,04$ і самців – $2,44 \pm 0,08$; відповідно, $t = 3,37$; $p < 0,001$), то у *V. viviparus* – це переважно відмінності за пропорціями, тоді як різниця в розмірах черепашки самок і самців у цього виду – на межі статистичної вірогідності ($BP_{♀} = 2,50 \pm 0,02$; $BP_{♂} = 2,42 \pm 0,04$; $t = 2,24$; $p < 0,05$).

На дуже цікаву тенденцію вказують результати дискримінантного аналізу. Якщо у *V. viviparus* самці й самки за сукупністю промірів та індексів дискримінуються на 100 %, то у *V. contectus* – зовсім не так: самки за цими ознакам визначаються досить чітко на 98,5 %, а самці – лише на 22,9 %. Звідси можна зробити висновок, що самці у *V. contectus* зовні набагато більше схожі на самок.

Предметом подальших досліджень може стати встановлення співвідношення статей у популяціях прісноводних черевоногих молюсків роду *Viviparus*.

Джерела та література

1. Анистратенко В. В. Фауна и экология брюхоногих моллюсков бассейна Среднего Днепра / В. В. Анистратенко, Е. В. Черногоренко // Вестник зоологии. – 1989. – № 2. – С. 3–6.

2. Анистратенко В. В. Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). Фауна Украины / В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко // Т. 29 : Моллюски. – Вып. 1. – Кн. 1. – 2001. – 240 с.
3. Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull / В. И. Жадин // Монографии Волжской биологической станции. – 1928. – № 3. – 88 с.
4. Kotrla B. Sexual dimorphism of shell shape and growth of *Villosa villosa* (Wright) and *Elliptio laterina* (Conrad) (Pelecypoda: Unionidae) / B. Kotrla, F. C. James // J. Moll. Stud. – 1987. – 53. – P.13–23.
5. Minton R. L. Evidence of sexual shape dimorphism in *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) / R. L. Minton, L. L. Wang // J. Mollusc. Stud. – 2011. – P. 315–317.
6. Son M. H. Sexual dimorphism of *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae) in North Wales, UK / M. H. Son, R. N. Hughes // J. Mollusc Stud. – 2000. – V. 66. – P. 489–498.

Андрийчук Тамара, Выскушенко Дмитрий, Выскушенко Андрий. Половой диморфизм у вивипарид (Gastropoda, Viviparidae) фауны Украины. В статье приведены результаты исследования полового диморфизма пресноводных моллюсков рода *Viviparus* Montfort, 1810. Проводится полная морфометрия ракушки исследованных видов. Измерены высота и ширина черепашки, высота и ширина устья, высота последнего оборота, высота и ширина крышечки. На основании морфометрических показаний рассчитаны их индексы. В ходе исследования проведен дискриминантный и дисперсионный анализы. Выяснено, что степень выраженности полового диморфизма у двух видов живородок разная и касаются главным образом абсолютных промеров. А также проводится сравнение результатов исследования прошлых лет.

Ключевые слова: половой диморфизм, *Viviparus contectus*, *V. viviparus*, самка, самец, ракушка.

Andriychuk Tamara, Vyskushenko Dmytro, Vyskushenko Andriy. On Sexual Dimorphism Of Viviparus (Gastropoda, Viviparidae) Ukraine Fauna. The given article is devoted to the research results on the complete morphometrics of two freshwater snail species of the genus *Viviparus* Montfort, 1810. The complete morphometry of the shell of the investigated species was carried out. Measured height and width shells, height and width mouths, height latter turnover height and width lids. The analysis of variance and discriminant one are carried out. It was in studies revealed that the level of sexual dimorphism in viviparus is different. The diversity in two genders mostly concerns the total shell measurements.

Key words: sexual dimorphism, *Viviparus contectus*, *V. viviparus*, male, female, shell.

Стаття надійшла до редколегії
09.04.2017 р.