

Міністерство освіти і науки України
Житомирський державний університет імені Івана Франка

Ю. В. Тарасова

**ЕКОЛОГІЯ, ПОШИРЕННЯ
ТА МОРФОЛОГІЧНА ДИСКРЕТНІСТЬ МОЛЮСКІВ РОДУ
THEODOXUS (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA:
NERITIDAE) УКРАЇНИ**

Житомир
Вид-во ЖДУ ім. І. Франка
2019

УДК 594.32:574.2:576.89

T19

Рекомендовано до друку рішенням вченої ради Житомирського державного університету імені Івана Франка (протокол №3 від 29 березня 2019 р.)

Рецензенти:

Стадниченко А. П. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Поліщук Н. М. – кандидат педагогічних наук, старший викладач кафедри методики викладання навчальних предметів КЗ «Житомирського обласного інституту післядипломної педагогічної освіти» Житомирської обласної ради.

Пінкіна Т.В. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біоресурсів, аквакультури та природничих наук Житомирського національного агроекологічного університету.

Тарасова Ю. В.

T19

Екологія, поширення та морфологічна дискретність молюсків роду *Theodoxus* (Gastropoda: Pectinibranchia: Neritidae) України: Моногр. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2019. – 96 с.

В монографії узагальнено результати багаторічних досліджень автора щодо особливостей екології, морфології та поширення молюсків роду *Theodoxus* України.

Для зоологів, екологів, викладачів та студентів природничих і педагогічних спеціальностей вищих навчальних закладів, вчителів біології.

УДК 594.32:574.2:576.89

ЗМІСТ

Передмова.....	4
Розділ 1. Історія вивчення проблеми.....	7
Розділ 2. Матеріал та методика дослідження.....	27
Розділ 3. Екологічні особливості молюсків роду <i>Theodoxus</i> України	
3. 1. Зв'язок молюсків роду <i>Theodoxus</i> з абіотичними факторами середовища.....	32
3. 2. Зв'язок лунок з біотичними факторами середовища.....	40
3. 3. Екологічні аспекти взаємовідношень у біологічній системі ”молюски роду <i>Theodoxus</i> – трематоди”	43
Розділ 4. Поширення молюсків роду <i>Theodoxus</i> по території України	58
Розділ 5. Морфологічна дискретність молюсків роду <i>Theodoxus</i>	
5. 1. Порівняльний аналіз конхіологічних особливостей лунок.....	61
5. 2. Аналіз деяких анатомічних особливостей молюсків.....	62
5. 3. Каріологічна характеристика лунок України.....	63
5. 4. Порівняльний аналіз каріотипів.....	69
5. 5. Еволюційно-генетична дискретність лунок.....	70
Перелік умовних скорочень.....	74
Список використаних джерел.....	76

ПЕРЕДМОВА

Молюскам роду *Theodoxus* Montfort, 1810 (лункам) належить важлива роль у циркуляції речовин і трансформації енергії у природних екосистемах. Їх охоче споживають бентосоїдні риби. Будучи фільтраторами, лунки сприяють самоочищенню водойм від зависей різної природи (Жадин, 1952; Стадниченко, 1984). Епіойками лунок є олігохети *Chaetogaster limnaei* К. Ваер, 1827, котрі, споживаючи церкарій, сприяють тим самим поліпшенню паразитологічної ситуації в природних і штучних водоймах (Стадниченко, Шубрат, 2008). Водночас ці молюски є облігатними проміжними хазяями трематод, марити яких паразитують здебільшого в кишечнику риб і водоплавних птахів (Черногоренко-Бидулина, 1958; Черногоренко, 1969, 1983; Здун, 1961). Ці тварини належать до гребінчастозябрових молюсків, для яких дуже важливим є ступінь насичення водного середовища киснем. Вони є звичайними оксифілами – зустрічаються лише у чистих водоймах зі швидкою течією та високим вмістом кисню у воді (Жадин, 1952; Pięchocki, 1979; Glöer, 2002).

Окрім того, різні викопні види роду *Theodoxus* відмічаються в осадових донних відкладеннях, починаючи з тріаса, і мають чимале значення для встановлення характеру осадонакопичення, особливостей палеогеографії древнього суходолу і для стратиграфічного розчленування осадових шарів (Старобогатов, 1970).

На сьогодні, однак, лунки є однією з найменш досліджених груп прісноводних гребінчастозябрових молюсків України. Визначення видової належності цих молюсків, бідних на конхіологічні ознаки, дуже нелегке. До найвиразніших зовнішніх конхіологічних ознак лунок, тих ознак, котрі неминуче одразу ж кидаються у вічі дослідникові, належать забарвлення конхіолінового шару їх черепашок (фон) і характер (тип) малюнка на ньому. Забарвлення фона черепашки та характеру малюнка на її поверхні у видів цього роду характеризуються вражаючою мінливістю. Особини одного і того

ж виду, що мешкають у прісній або солонуватій воді, у водах з низьким чи високим значенням рН або за різних температурних умов, можуть відрізнитися за забарвленням черепашки. Політипія роду та внутрішньовидовий поліморфізм призвели до того, що зараз стало неможливим чітко диференціювання видів на основі лише забарвлення та деяких пропорцій їх черепашки.

До того ж, дотепер при встановленні видового статусу лунок до уваги бралися одні лише конхіологічні критерії, і не враховувалися критерії анатомічні, каріологічні, генетичні. Через це актуальним є проведення комплексного дослідження цих тварин із застосуванням сучасних конхіологічних, анатомічних, каріологічних, генетичних методів. Уточнення якісного складу роду *Theodoxus* передбачає з'ясування особливостей поширення кожного з видів у межах регіону досліджень. А, виходячи з ролі лунок у природних екосистемах, доцільним є з'ясування їх аутоекологічних і біоценологічних (у тому числі і еколого-паразитологічних) особливостей.

Дослідження виконано на кафедрі зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка у межах двох держбюджетних комплексних тем: „Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища” (код КПКВ 2201020) і „Роль гідробіонтів у формуванні якості річкових екосистем Центрального Полісся” (номер державної реєстрації 0108V000134).

Автор щиро вдячний науковому керівникові доктору біологічних наук, професору Агнесі Полікарпівні Стадниченко за надання теми дослідження, визначення завдань та всебічну допомогу, підтримку та натхнення. Автор висловлює вдячність за постійну увагу до роботи, за поради та рекомендації, а також за надану можливість виконати аналізи з біохімічного генного маркування в його відділі (Інститут зоології НАН України, відділ еволюційно-генетичних основ систематики) доктору біологічних наук, професору С. В. Межжеріну. За всебічну допомогу у роботі та надання

цінних консультацій і порад глибоко вдячна ректору Житомирського державного університету імені Івана Франка, доктору біологічних наук, професору Г. Є. Киричук. Також щиро дякую за підтримку та консультування доктору біологічних наук, професору О. В. Гарбару та всьому колективу кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи (ЖДУ, Житомир). Особливу подяку висловлюю своїм рідним та близьким за безмежне терпіння і різнобічну підтримку.

РОЗДІЛ 1

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ПРОБЛЕМИ

В історії вивчення фауни і систематики усіх прісноводних червононогих молюсків українські малакологи (Черногоренко, 1988; Стадниченко, 2004; Уваєва, 2007) зазвичай виділяють три періоди. Перший з них охоплює 19 і початок 20-го століття. Він характеризується появою багаточисельних описів видів, форм, морф і першими спробами їх класифікації. Що стосується молюсків роду *Theodoxus* Montfort, 1810, то перша згадка про знаходження їх в Україні належить Е. Ейхвальдові (Eichwald, 1830). У своїй монографії „Naturhistorische Skiffe von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostischer, mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht”, присвяченій дослідженню геології, мінералогії, рослинного та тваринного різноманіття Литви, Волині та Поділля, він вперше навів для річок згаданих регіонів *Th. fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Для Європи в цей період були наведені та описані *Th. fluviatilis*, *Th. danubialis* (С. Pfeiffer, 1828), (Recluz, 1841; Clessin, 1884; Westerlund, 1886; Wałowski, 1891; Lessen, 1899; Lindholm, 1901, 1908;). В усіх цих роботах діагностика видів та внутрішньовидових форм ґрунтувалася виключно на формі, кольорі та малюнку черепашки.

Основними центрами малакологічних досліджень у цей період на Україні були Київський та Львівський університети, природознавчий музей, заснований В. Дзедушицьким у Львові, а також наукове краєзнавче товариство ім. М. Коперніка, започатковане також у цьому місті в 1875 році. Суттєвим внеском у вивчення лунок України стали публікації Й. Бонковського (Wałowski, 1885, 1891). Цим видатним українським

малакологом зібрано величезні колекційні матеріали з території Західної України, Передкарпаття та Карпат. Його конхіологічна колекція збереглася до наших днів у Державному природознавчому музеї НАН України (Львів). Колекція та монографії його (Wakowski, 1885, 1891) не втратили своєї актуальності і зараз, до них постійно звертаються вітчизняні та зарубіжні малакологи. У монографіях Й. Бонковського наведено описи видів лунок, вказано їх місцезнаходження, висвітлено деякі екологічні особливості. До досліджень Й. Бонковського вважали, що в Україні рід *Theodoxus* представлений єдиним видом – *Th. fluviatilis*. На початку 20-го століття цим вченим для України був вказаний ще один вид – *Th. danubialis*.

Другий період (середина 20-го століття) вивчення молюсків характеризується тенденцією до збільшення кількості таксонів видового рівня і до синонімізації видів роду *Theodoxus*. Роботи по лунках цього періоду все ще традиційно ґрунтуються виключно на конхіологічних ознаках їх черепашок (Жадин, 1952; Frömming, 1956; Grossu, 1956; Старобогатов, 1970; Голиков, Старобогатов, 1972; Поліщук, 1974; Акрамовский, 1976; Рієшоскі, 1979). В цей час з'явилися повідомлення про знаходження і інших видів цього роду в Україні. Так, В. І. Жадин (Жадин, 1952), крім *Th. fluviatilis* і *Th. danubialis*, наводить для неї також *Th. transversalis* (С. Pfeiffer, 1828) і *Th. pallasi* (Lindholm, 1924), а А. Л. Путь (Put', 1972) описав новий для науки вид – *Th. dniestroviansis*.

Для третього (сучасного) періоду у вивченні молюсків, який триває від другої половини 20-го століття до наших днів, характерним є перегляд існуючої нині системи і таксономії молюсків шляхом застосування нових підходів і методів у систематиці. Триває дослідження малакофауни України, у тому числі і лунок, у зоологічному, гідробіологічному, зоогеографічному і паразитологічному аспектах. Серед сучасних малакологів існують діаметрально протилежні погляди на якісну різноманітність даного роду, а відсутність єдиного підходу до визначення видів *Theodoxus* створює низку проблем для дослідників.

Ознайомленням із літературними джерелами останніх десятиліть – вітчизняними та зарубіжними – з'ясовано, що авторами класифікацій роду *Theodoxus* при написанні видових нарисів і складанні таблиць для визначення видів використано далеко не повний перелік конхіологічних ознак. Найчастіше з них враховуються такі: забарвлення фону поверхні черепашки, характер малюнку на її поверхні та деякі особливості будови черепашки (табл. 1), які у видів цього роду дуже мало різняться між собою. Деякі з дослідників включають у таблиці для визначення видів *Theodoxus*, крім конхіологічних ознак, і екологічні особливості цих тварин. Вони вважають за необхідне звертати увагу на ставлення молюсків до різних видів субстрату та до солоності водного середовища (Piechocki, 1979; Glöer, Meier-Brook, 1998; Glöer, 2002). Інші ж у ключі для визначення видів вносять лише конхіологічні ознаки (Анистратенко, 1998; Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001; Старобогатов и др., 2004).

Таблиця 1. 1

Конхіологічні ознаки, використані різними авторами для визначення видової належності молюсків роду *Theodoxus*

Автор	Ознаки	Види, що наводяться для Центральної та Східної Європи
Жадин, 1952	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; висота завитка	<i>Th. fluviatilis</i> var. <i>sarmatica</i> , <i>Th. f.</i> var. <i>brauneri</i> , <i>Th. danubialis</i> var. <i>donasteri</i> , <i>Th. pallasi</i> var. <i>aralensis</i> , <i>Th. transversalis</i>
Piechocki, 1979	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; форма вустя; солоність	<i>Th. fluviatilis</i> , <i>Th. f. fluviatilis littoralis</i>

	водного середовища	
Glöer, Meier-Brook, 1998	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; форма вустя; солоність водного середовища	<i>Th. fluviatilis</i> , <i>Th. f. fluviatilis littoralis</i> , <i>Th. transversalis</i> , <i>Th. danubialis</i>
Glöer, 2002	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; форма вустя; солоність водного середовища; характер субстрату	<i>Th. fluviatilis fluviatilis</i> , <i>Th. f. fluviatilis littoralis</i> , <i>Th. transversalis</i> , <i>Th.</i> <i>prevostianus</i> , <i>Th. danubialis</i> <i>strangulatus</i> , <i>Th. danubialis</i> <i>danubialis</i>
Анистратенко, 1998; Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; відношення ширини вустя та колумелярної площини до ширини черепашки; відношення ширини другого оберта до ширини першого	<i>Th. fluviatilis</i> , <i>Th. danasteri</i> , <i>Th.</i> <i>euxinus</i> , <i>Th. sarmaticus</i> , <i>Th.</i> <i>velox</i> , <i>Th. astrachanicus</i>
Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М., 2004	Забарвлення черепашки; характер малюнку на її поверхні; форма	<i>Th. fluviatilis</i> , <i>Th. danasteri</i> , <i>Th.</i> <i>euxinus</i> , <i>Th. sarmaticus</i> , <i>Th.</i> <i>velox</i> , <i>Th. subthermalis</i> , <i>Th. astrachanicus</i>

	вустя	
--	-------	--

Представники роду лунок – *Theodoxus* Montfort, 1810 відомі з триаса (Старобогатов, 1970). Деякі конхіологічні та анатомічні особливості цих молюсків більш-менш детально досліджені та описані у літературі (Pfeiffer, 1828; Recluz, 1841; Moquin-Tandon, 1855; Clessin, 1884; Westerlund, 1886; Bąkowski, 1891; Locard, 1893; Lessen, 1899; Lindholm, 1908; Bourne, 1909; Baker, 1923; Geyer, 1927; Favre, 1927; Владимирский, 1927; Andrews, 1935, 1937; Becker, 1949; Fretter, 1946, 1962, 1965, 1994; Жадин, 1952; Grossu, 1956; Frömming, 1956; Meiger, 1969; Акрамовский, 1976; Кутикова, Старобогатов, 1977; Piechocki, 1979; Старобогатов, 1987; Анистратенко, 1996; Glöer, Meier-Brook, 1998; Анистратенко, Старобогатов, 1999; Анистратенко В. В., Литвиненко Д. П., Анистратенко Ю. В., 2000; Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001; Бутенко, 2001; Glöer, 2002; Zettler, Richard, 2003, 2004; Анистратенко, 2005). На жаль, однак, щодо тих видів, що зустрічаються в Україні, такі відомості вкрай скупі.

Представники цього роду мають черепашку напівяйцевидну або напівкулясту. Вона двошарова (перламутровий шар відсутній). Поверхня її зазвичай гладенька. Характер малюнку на поверхні черепашки дуже різноманітний – це петлисті, рівні або зигзагоподібні (поперечні або повздовжні) смуги, різної форми та розміру плями. Питання про таксономічне значення забарвлення та малюнку на черепашках цих молюсків до цього часу лишається предметом дискусій як вітчизняних, так і зарубіжних систематиків. Деякі науковці надають цим особливостям значення вагомих видових критеріїв, що призвело до описання на цій основі великої кількості видів, підвидів, морф та ін. (Recluz, 1841; Жадин, 1952; Путь, 1972 та ін.). Інші ж дослідники вважають, що формування типу забарвлення та характер малюнку на поверхні черепашки знаходяться у залежності від змін зовнішніх фізико-хімічних умов водного середовища

(температури, кислотності, вмісту солей у воді та ін.) (Neumann, 1959; Уоддингтон, 1964). Типи малюнку та кольори забарвлення при цьому не абсолютно виключають одні одних, малюнки з кольорових плям чи смуг можуть проявлятися одночасно та накладатися один на другий (Уоддингтон, 1964). Вважають, що тут має місце не наявність у популяціях двох або більше різних генотипів, а різний прояв одного і того ж генотипу (Neumann, 1959 а, б; Уоддингтон, 1964). К. Уоддингтон (1964) зауважує, що повний генетичний аналіз формування різних типів забарвлення у видів роду *Theodoxus* проведений не був, але відомо, що „...у некоторых рас никогда не встречается поперечная окраска, тогда как для других характерна лишь пятнистая окраска” (Уоддингтон, 1964, с. 207).

Завиток черепашки у всіх видів *Theodoxus* майже не підвищений, тому висота їх вустя дуже близька до висоти черепашки. Парієтальний та колумелярний краї вустя утворюють широку і плоску мозолисту колумелярну площадку. Пупка немає. Кришечка вапнякова, з ороговілою окантовкою, напівкругла, спіральна, з кілководним відростком усередині (Акрамовский, 1976; Roth, 1984).

Тіло щодо розмірів черепашки невеличке. Голова зазвичай велика, з широкою “мордочкою” і парою довгих, загострених щупальців, при основі яких із зовнішнього боку на невеличких підвищеннях знаходяться очі. Нога коротка, широка, з плоскою подошвою, займає заднє положення. У порожнині мантиї ліворуч від задньої кишки розміщений непарний гребінчастий ктенидій. Лунки мешкають у літоральній зоні річок, озер, лиманів, нерідко перебуваючи в умовах значного коливання рівня води. Вони мають здатність до шкірного дихання завдяки наявності густої сітки кровоносних судин у мантиї (Жадин, 1952).

Травна система цих тварин побудована з ротової порожнини, глотки, стравоходу, середнього кишечника, лійкоподібного великого шлунка з довгим сліпим відростком і короткого заднього кишечника, який пронизує двокамерне серце. Травна система закінчується видільним (анальним)

отвором біля голови молюска. Щелепи та слинні залози відсутні. Тертковий апарат молюсків побудований складно, у ньому розрізняють такі структури: язик – **одонтофор**, що складається з парних пластинок та покривної кутикули (Pieschoki, 1979), субрадулярних хрящів, сполучної тканини, складних терткових м'язів), терткової піхви (ектодермальний глотковий дивертикул, вистелений одношаровим епітелієм) та власне тертки (Чухчин, 1970; Заренков, 1989; Иванов, 1990).

Передній кінець одонтофора виходить у порожнину глотки. Одонтофор вкритий терткою, що виконує роль рашпиля, котрий слугує для зскоблювання молюском корму з поверхні твердого субстрату, наприклад, бактеріально-водоростевого нальоту з каміння. Тертка являє собою склеропротеїнову пластинку – базальну мембрану, на якій у певному порядку правильними поперечними і повздовжніми рядами розміщені зуби – пластинки, що зскоблюють їжу (Graham, 1979; Finet et al., 1992). Кожен зуб складається з основи, яка кріпиться до мембрани, та власне ріжучої частини. Будова та функціонування тертки тісно пов'язані з будовою глотки, м'язи якої рухають її уперед – назад і одночасно притискають до кормового субстрату. Зскоблювальними рухами тертки забезпечується також і перетирання їжі, яка у вигляді дрібних шматочків поступово просувається з ротової порожнини у глотку. Зуби на передньому кінці тертки від постійної роботи швидко зношуються, деформуються, випадають і звичайно заковтуються молюском разом із кормовим субстратом. Утворення нових рядів зубів відбувається на задньому кінці тертки у глибині піхви тертки (Peters, 1971). Швидкість заміни зубів тертки у молоді молюсків значно вища, оскільки по мірі старіння молюсків швидкість заміни зубів у них значно зменшується (Isarankura, Runham, 1968).

Загальновідомо, що тертки гастропод поділяються на три типи: докогосні (без повздовжніх згинів), мусівогосні (з 1–2 повздовжніми згинами), артрогосні (з 3–4 повздовжніми згинами) (Миничев, Старобогатов, 1979; Старобогатов, 1990). У молюсків роду *Theodoxus*

мусівоглосний тип тертки, а її формула виглядає так (Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001): $n M/k \div I \div 2P - S - R - S - 2P \div I \div n M/k$.

На сьогодні з усіх видів роду *Theodoxus*, що зустрічаються в Україні, відома будова тертки тільки одного виду – *Th. fluviatilis* (Baker, 1923; Knight, 1960; Акрамовский, 1976; Piechocki, 1979; Roth, 1984; Komatsu, 1986). Її досліджено у багатьох особин цього виду, добутих з різних ділянок його широкого ареалу (Вірменія, Польща, Німеччина, США). Тертка лунок являє собою склеропротейнову 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 (Baker, 1928; Акрамовский, 1976; Piechocki, 1979; Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001). Тертка *Theodoxus* складається з великої кількості поперечних рядів (100–200) та одинадцяти повздовжніх рядів зубів. Кожен з поперечних рядів симетричний. У центрі кожного поперечного ряду знаходиться рахідальний зуб. Він прямокутної форми, ширина його ріжучої частини значно більша за ширину основи. 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 парацентральної зуби, їх усього два, вони слабо розвинуті. По боках 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.

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 їхніх терток – це рух назад виступаючого одонтофора при одночасному русі вперед радулярної мембрани (Заренков, 1989). 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 багаточисельні маргінальні зуби змітають корм до рота, а ріжучі частини інших зубів (рахідального, субцентрального, парацентрального і ініціального) 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 (Заренков, 1989).

Лунки – роздільностатеві тварини. Гонада лежить у верхніх завитках їх черепашки. Статева система складається з чотирьох відділів: гонадіального (яєчник, яйцепровід, сім'яник, сім'япровід), паліального (білкова, шкаралупова залози, простата), бурсального (піхва, копулятивна сумка), цефалоподіального (чоловічий парувальний орган) (Fretter, 1946, 1965; Акрамовский, 1976; Pięchocki, 1979).

До складу чоловічої статевої системи лунок входять сім'яник, сім'япровід, простата та чоловічий парувальний орган. Сім'яник розміщений у верхніх обертах черепашки. Він трубчастий, утворений численними пухирцями різної форми, які відкриваються у тоненький сім'япровід, вистелений зсередини миготливим епітелієм. Далі він проходить під кишкою та сильно розширюється, утворюючи масивну простату. Остання – це велика мішкоподібна овальної форми залоза. Вона майже повністю розміщена у мантийній порожнині. Утворена простата одношаровим епітелієм, багатим на залозисті та миготливі клітини. Передній кінець простати різко звужується та

переходить у тонку трубку – сім'япровід. Він відкривається чоловічим статевим отвором біля анального отвору безпосередньо у мантийну порожнину. Далі чоловіча статева система продовжується сім'яною борозною, що проходить по стелі мантийної порожнини аж до її переднього краю, а потім – по зовнішньому краю парувального органу до його вершини. Парувальний орган знаходиться на голові біля основи правого щупальця, має циліндричну форму та рівномірно звужується у напрямку до свого вільного кінця (Lessen, 1899; Andrews, 1937; Fretter, 1946, 1965; Акрамовский, 1976; Pięchocki, 1979). Припускають, що копулятивний орган забезпечує правильну орієнтацію тіла самця у час копуляції, направляючи сперматофор до статевого отвору самки (Березкина, 2007).

Жіноча статева система складається з яєчника, яйцепроводу, білкової та шкаралупової залоз, сім'яприймача, копулятивної сумки, піхви та кристалізаційної сумки (Fretter, 1946, 1965; Акрамовский, 1976; Pięchocki, 1979). Яєчник овальної форми, займає верхні оберти черепашки. Утворений він фолікулами, в яких дозрівають яйцеклітини. Багаточисельні яйцевивідні канали відкриваються у вузький довгий яйцепровід, вистелений миготливим епітелієм. Яйцепровід розширюється, утворюючи товсту залозисту масу. Передня частина її являє собою білкову залозу, а задня – залозу шкаралупову, які щільно прилягають одна до одної. Білкова залоза утворена одношаровим епітелієм, в якому чергуються залозисті та миготливі клітини. Нещодавно з'ясовано, що ця залоза поділяється на оотекальну та власне білкову залози (Березкина, 2007). Оотекальна залоза має товсті стінки, де накопичуються яйцеклітини та будується зовнішня еластична оболонка яйцевих капсул. Шкаралупова залоза займає праву половину мантийної порожнини. Її стінки утворені циліндричним епітелієм та м'язовою оболонкою. Білкова і шкаралупова залози займають близько третини нутряного мішка. Далі статева система продовжується кристалізаційною сумкою. Вона знаходиться між кінцевою частиною яйцепроводу і заднім відділом кишечника. Завершується яйцепровід яйцекладним отвором біля

краю мантиї з правого боку на анойцекладному бугорці. Біля цього ж бугорця є ще один статевий отвір – жіночий копулятивний. Через нього при паруванні сім'я потрапляє до піхви, а далі – до копулятивної сумки. Остання має округлий резервуар та видовжену ніжку і слугає для накопичення сім'яні. Сім'яприймач вдвічі менший за копулятивну сумку, має тонку ніжку та розширений резервуар округлої або овальної форми.

Усі ці відомості стосуються передусім статевої системи *Th. fluviatilis*. Що ж до будови її у інших видів роду *Theodoxus*, у тому числі поширених в Україні, то дотепер вона лишалася нез'ясованою.

Для потреб систематики гребінчастозябрових молюсків виявляються придатними деякі їхні анатомічні ознаки. У більшості випадків це особливості будови саме їх статевої системи. При цьому враховуються будова копулятивного апарату (Ваkowski, 1880), розміри вагінального мішка, форма бурси, резервуару сім'яприймача та залоз ренального яйцепроводу (Путь, 1956; Vole, 1981 та ін.). Що стосується лунок, то до цього часу жодних відомостей про можливість використання особливостей певних деталей будови їхньої статевої системи для ідентифікації видів опубліковано не було.

На території Європи відкладання яєць самками роду *Theodoxus* починається з середини квітня і триває до початку жовтня (Orton, 1990).

Яйцеві капсули цих молюсків невеличкі: діаметр їх становить близько 1 мм. Самки прикріплюють їх (по одному) до каміння, колод дерев, які потрапили у водойми, черепашок мертвих і живих молюсків свого роду, до різних органів водяних рослин. Капсула має вигляд сплюснутої кулі і складається з двох частин – основи і кришечки, виразно розділених швом. Стінки капсули утворені конхіоліном і зміцнені гомогенною білковою оболонкою. Кришечка зазвичай інкрустована дрібними піщинками, панцирями діатомових і пірідінієвих водоростей (Lessen, 1899; Andrews, 1935; Fretter, 1946, 1965; Piechocki, 1979; Komatsu, 1986). Кожна з половинок капсули утворюється різними частинами дволопатевої шкаралупової залози. Свіжевідкладені капсули білуваті і м'які, з часом вони стають жовтувато-

бурими і менш еластичними. Одна капсула містить 70–160 яєць діаметром 110–150 мкм. Капсули невитривалі щодо висихання, тому молюски відкладають їх якомога нижче від рівня води (Skoog, 1976). З'ясовано, що тільки одне яйце з капсули підпадає дробленню, інші же слугують для живлення зародка. Розвиток яєць триває (при температурі 25°C) близько 30, а при 20°C – майже 65 діб (Fretter, 1984). Є дані про нормальний розвиток яєць *Th. fluviatilis* при солоності води до 15‰ (Skoog, 1973). Молодь виходить з коконів через розрив кришечки. Тривалість життя лунок європейських популяцій становить 2–3 роки (Glöer, 2002).

У наш час цитогенетичні методи дослідження відіграють усе важливішу роль у вирішенні багатьох спірних проблем систематики. Серед інших характеристик, які при цьому використовуються, часто саме каріотип виявляється тим параметром, який здатний дати прямі вказівки на репродуктивну ізоляцію, котра має місце між окремими видами (Орлов, Булатова, 1983). Каріотип є важливою диференціюючою ознакою, яка дозволяє виділити міжпопуляційні та видові відмінності у дуже близьких за фенотипами видів. Отже, каріотип можна вважати однією з найбільш сталих систематичних ознак. Порівняння хромосомних наборів дозволяє у більшості випадків прослідкувати зв'язки між популяціями та близькими видами. Саме тому вже протягом кількох десятиліть дослідники, працюючи над систематикою тих чи інших груп тварин, не обходяться без застосування каріологічних методів.

Розвиток каріосистематики та цитогенетики типу *Mollusca* відбувався поступово. Широко каріологічні методи дослідження почали застосовуватися лише у 50–70-их роках 20-го століття. До 60-их років препарати хромосом вивчали на парафінових зрізах або ж отримували їх методом розчавлювання тканин під покривним склом після фіксації їх оцтовою кислотою (Winiwarter, 1912; Robertson, 1916; Prokofieva, 1933). Використання цих методик дозволяло підраховувати число хромосом, але не давало змоги проводити

порівняльно-каріологічний аналіз через наявність чималих труднощів при визначенні форми та розмірів хромосом.

Подальшим етапом розвитку цитогенетики стало введення в каріологічну практику методів обробки клітин у гіпотонічному розчині (Hughes, 1952), спиртово-оцтової фіксації (Sach, 1953), методики попереднього колхцинування матеріалу (Ford, 1956) та техніки висушених препаратів (Rothfels, Siminovitch, 1958).

Перед дослідниками також стояла проблема стандартизації у визначенні форми хромосом. Були запропоновані перші класифікації хромосом (Wilson, 1928; Stebbins, 1950; Matthey, 1951). На сьогодні загальновизнаною стала класифікація хромосом за положенням у них центромери (Levan et al., 1964). За цією ознакою розрізняють 4 типи хромосом: метацентричні – центромера розміщена посередині хромосоми (співвідношення плечей 1:1); субметацентричні – центромера знаходиться на відстані S від середини хромосоми (співвідношення плечей 1:3); субтелоцентричні – центромера розміщена на відстані від середини хромосоми (співвідношення плечей 1:7); акроцентричні – хромосоми мають різні за довжиною плечі.

Кінець 70-их та 80-ті роки 20-го століття охарактеризувалися поглибленням зв'язків цитогенетики з систематикою, молекулярною біологією і молекулярною еволюцією. Вдосконалено методики приготування, фарбування, аналізу хромосомних препаратів, використовується диференційоване забарвлення хромосом (С, G фарбування). На наш час спроби G-диференційованого забарвлення хромосом здійснені для гастропод родини Planorbidae (Goldman et al, 1983) і двостулкових молюсків родини Ostreidae (Rodríguez-Romero et al., 1978, 1979). Хромосомні набори ссавців досліджено приблизно у 1/3 всіх відомих видів (Орлов, Булатова, 1983), серед птахів відомо каріотиби 587 видів (De Voer, 1984).

Вивченню хромосомних наборів молюсків родини Neritidae присвячено небагато досліджень (Алексенко, 1927; Patterson, 1967; Natarajan, 1969;

Wium-Andersen, 1977; Komutsu, Inava, 1982; Komutsu, 1985; Nakamura, 1985, 1986; Yaseen, 1995; Baršienė, 1996). З'ясовано каріоти́пи 29 видів цієї родини але, на жаль, усе це ті види, які не зустрічаються в Україні. Першу спробу дослідження хромосом молюсків роду *Theodoxus*, що належать до українських популяцій було здійснено Б. А. Алексенком (Алексенко, 1927). Однак, дослідивши каріотип *Th. fluviatilis* з Дніпра, він припустився помилки у підрахунку кількості хромосом. Він нарахував у складі каріотипу всього лише 17, тоді як диплоїний хромосомний набір *Th. fluviatilis* становить у самців 25 та у самок – 26 (Baršienė та ін., 2000). Будь-які інші відомості цього плану щодо *Th. fluviatilis* відсутні.

Що стосується особливостей екології лунок, то ці тварини – солонуватоводні представники каспійської реліктової фауни, що мешкають як у прісних, так і у солонуватих водах. Численні відомості щодо особливостей екології лунок знаходимо у зоологічних (малакологічних), гідробіологічних, паразитологічних публікаціях (Pfeiffer, 1828; Krynicki, 1837; Velke, 1853; Jelski, 1863; Borcharding, 1882; Clessin, 1884; Wałowski, 1891; Löns, 1892; Белецкий, 1918; Владимирський, 1927; Жадин, 1929, 1952, 1956, 1960; Белінг, 1929, 1930, 1931; Конкина, 1929; Ліндгольм, 1929; Крашенінников, 1929; Adamowicz, 1939; Ulrich, 1956; Russel, 1941; Мордухай-Болтовской, 1953, 1960; Путь, 1954, 1956, 1957, 1967; Frömmling, 1956; Neumann, 1961; Оливари, 1962; Fretter, Graham, 1963; Журавель, 1963, 1965; Дулькин, Бурлакова, 1965; Зимбалева, 1965, 1989; Иванчик, 1967; Черногоренко, 1967; Полищук, 1969, 1974, 1975, 1978; Гонтя, 1971, 1975, 1980, 1983, 1985; Пирогов, 1974; Поліщук, 1974; Загоровский, 1976; Skoog, 1978; Тимм, 1979; Piechocki, 1979; Lucey, McGarrigle, Clabby, 1992; Затравкин, 1980; Стадниченко А. П., Стадниченко Ю. А., 1983; Jacoby, 1985; Цихон–Луканина, 1987; Schütt, 1988; Анистратенко, Черногоренко, 1989; Анистратенко, 1996; Glöer, Meier-Brook, 1998; Аракелова, 1999; Анистратенко В. В., Анистратенко Ю. В., 2001; Бутенко, 2001; Гапонова, 2002; Glöer, 2002; Алексенко, 2004; Корнюшин, Ляшенко, 2004; Царик та ін.,

2005; Кантор, Сысоев, 2005; Bunje, 2005; Шевцова, Цибульский, 2006; Халиман, 2006). Всі вони, на жаль, дуже фрагментарні і стосуються лише одного найпоширенішого в Україні виду – *Th. fluviatilis*. Більш-менш ґрунтовних праць, присвячених особливостям екології цих моллюсків, досі немає.

Моллюски роду *Theodoxus* живуть здебільшого у великих річках, озерах, водосховищах (рідко у струмках) з чистою, насиченою киснем, водою, а також у солонуватих озерах та лиманах. Зустрічаються в основному на камінні, зануреному у воду корінні дерев та на субстратах алохтонного походження (колоди, гілля дерев та чагарників, які у якійсь спосіб потрапили у водоймища). Є дані про знаходження *Th. astrachanicus* у заростях зостери та на чистих щільних ґрунтах в Утлюкському лимані. Щільність поселення їх тут становить близько 540 екз./м² (Халиман, 2006). *Th. fluviatilis* часто зустрічається у лиманах, особливо в Дніпровсько-Бузькому, де він утворює великі скупчення, легко витримуючи солоність води у 5–7–13‰ (Анистратенко О. Ю., Анистратенко В. В., 2001; Оскольская, Бондаренко, 2004), а в інших ділянках його ареалу й значно вищу – до 15‰ (Skoog, 1978), 19‰ (Piechocki, 1979), а у лабораторних умовах – до 20‰ (Бекмурзаев, 1970). Отже, *Th. fluviatilis* – це евригалінний вид, що дозволяє йому виживати у різних типах континентальних вод.

Лунки переважно зустрічаються на незначних глибинах (0,3–0,5 м) і лише зрідка – на глибинах до кількох метрів (2–3 м). П. Глоєр (Glöer, 2002) знайшов цих моллюсків на глибинах до шести метрів. Лунки віддають перевагу слабколужному середовищу (рН 7,2–7,9) (Bielawski, 1960; Piechocki, 1979; Стадниченко, 1984). Вони погано витримують тривалу посуху та сильні морози (Ulrich, 1956).

Факторами, що лімітують розселення цієї лунки у межах її ареалу, є міжбасейнова ізоляція, полігалінна солоність води, низький рівень у ній кисню. Ця лунка є успішним вселенцем у чималу кількість прісних та солонуватих водойм Європи (Bunje, 2005; Bunje, Lindberg, 2007; Сон, 2007).

А в Україні її нещодавно виявлено у Криму (Оскольская, Бондаренко, 2005).

Живляться лунки переважно водоростями, як правило, молодими, і найчастіше діатомовими, рідше – пірідінієвими і зеленими (Skoog, 1978; Цихон-Луканина, 1987). Оболонку діатомей і пірідіней вони розкришують одночасним придавлюванням і тертям їх по твердому субстрату.

Здавна відомо, що у лунок часом спостерігаються ознаки поліфагії. Так, Ф. Борхердінг (Borcherding, 1882) пише, що *Th. fluviatilis* “...живиться переважно *Sphaerium scaldianum*”. У даному випадку мова йде, очевидно, про неживих молюсків, оскільки *Th. fluviatilis* у виняткових випадках живиться мацерованими тканинами тваринного походження.

За літературними відомостями, які припадають на другу половину 20 ст. (Черногоренко – Бідуліна, 1958; Черногоренко, 1969, 1983; Стадниченко, 1983), лунки України є проміжними хазяями чотирьох, і додатковими хазяями двох видів трематод (табл.1. 2).

Таблиця 1. 2.

Видовий склад трематодофауни молюсків роду *Theodoxus*

Молюск	Трематоди	Місцезнаходження	Автор
<i>Th. fluviatilis</i>	<i>Cercaria monostomi</i> sp. Zdun <i>Cercaria cristata</i> La Val. <i>Cercaria myzura</i> Pagst. <i>Cercaria micrura</i> Fil.	Дніпро (середня та нижня течія)	Черногоренко – Бідуліна, 1958
<i>Th. fluviatilis</i>	<i>Cercaria monostomi</i> sp.	Дніпро, Сіверський Дінець, Стир, лимани Дунаю	Здун, 1961
	<i>Cercaria micrura</i> Fil.	Дунай, Дністер, Прип'ять, Дніпро	

	<i>Cercaria myzura</i> Pagst.	Дніпро, Дунай, Інгулець, р. Молочна, Стир	
<i>Th. fluviatilis</i>	<i>Echinostomata</i> sp. <i>Xiphidiocercaria</i> sp.	Дунай	Черногоренко, 1969
<i>Th. danubialis</i>	<i>Notocotylus seineti</i> Führm.	Дністер, Дунай	Стадниченко, 1983
<i>Th. euxinus</i>	<i>Sphaerostoma bramae</i> (Müll.) <i>Cercaria myzura</i> Pagst.	Інгул	
<i>Th. fluviatilis</i>	<i>Cercaria micrura</i> Fil.	Київське вдсх, Кременчуцьке вдсх, Каховське вдсх	Черногоренко, 1983

Аналіз сукупності відомостей літературних джерел свідчить про те, що кількість наукових робіт, присвячених лунках України недостатня, та наявні в них відомості щодо екології, морфології та поширення мають фрагментарний характер і вимагають уточнення.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для цієї роботи слугували власні збори автора за період 2005–2018 р.р. Молюсків зібрано у водоймах та водотоках із басейнів Дунаю, Дністра, Південного та Західного Бугу, Дніпра, Сіверського Дінця в околицях 147 населених пунктів (в межах усіх адміністративних областей України і АР Крим) (рис. 2. 1, 2. 2.). Опрацьовано також конхіологічні колекції лунок, які зберігаються у фондах Державного природознавчого музею НАН України (Львів) (825 екз.), Зоомузею ННПМ НАН України (Київ) (456 екз.). Виготовлено 70 препаратів терток.

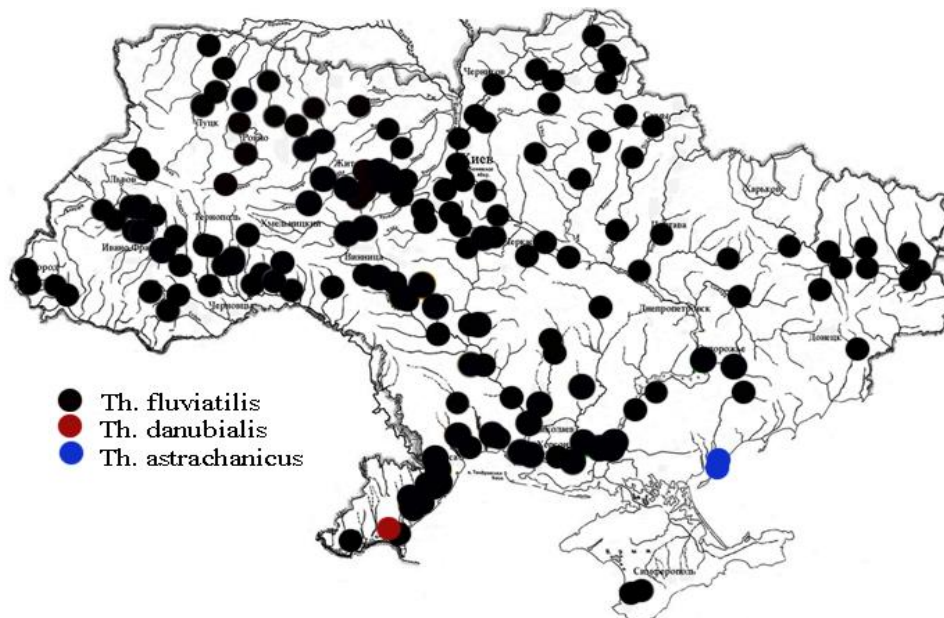


Рис. 2. 1. Місця знаходження молюсків роду *Theodoxus* в межах України (власні збори).

Методика збирання та транспортування молюсків

Лунок збирали, використовуючи загальноприйняті гідробіологічні методи (Жадин, 1952, 1960). Переважно їх добували вручну, оскільки вони трапляються на невеликих глибинах (0,01-0,5 м), зазвичай на прибережному камінні, рідше – на стеблах зануреної водної рослинності. Окрім того, цих молюсків збирали і з різних субстратів алохтонного походження – корчів, перегниваючого гілля дерев та чагарників, листового опаду, целофанових пакетів, пляшок, консервних банок, тощо.

Кожні пробу уміщали в окремий посуд, куди вкладали етикетку з позначенням дати збору, назви та типу водного об'єкта, зазначали його гідрологічні і гідрохімічні особливості у місці знаходження молюсків: температуру води, швидкість течії, глибину знаходження матеріалу, ступінь прозорості води, рН, характер субстрату. Визначали види рослин (Єлін, 1978), на яких знаходили лунок, що зазначали на етикетках.

У лабораторію тварин перевозили, розклавши їх в один шар між зволженими листами поролону. Останні уміщали до фанерного ящика з отворами у бічних стінках для забезпечення вентиляції аби запобігати перегріву тварин.

При збиранні матеріалу дотримувалися правил біологічної етики.

Методика визначення щільності поселення молюсків і їх біомаси

Щільність поселення лунок визначали методом площадок (Жадин, 1956, 1960), тобто як середню кількість особин на площі дна в 1 м². При цьому використовували дерев'яну рамку (1x1 м). На площі, обмеженій рамкою, вручну вибирали всіх молюсків та підраховували їх кількість. Для більшої ймовірності отриманих даних операцію повторювали тричі (в різних ділянках біотопа) і вираховували середнє арифметичне.

Для визначення *біомаси* лунок користувалися електронними вагами марки WPS 1200. Молюсків перед зважуванням ретельно осушували фільтрувальним папером.

Методика акваріумного утримання

Молюсків утримували в акваріумах або скляних банках ємкістю від 3 до 10 л із шаром (6–10 см) прожареного піску на дні, а над ним – шар (4–5 см) донних відкладень, узятих з тієї ж водойми, що й молюски. Висаджували водяну рослинність – елодею, стрілолист, валіснерію, нитчасті водорості. Воду використовували з водогінної мережі, відстояну протягом 1–2 діб. Коли об'єм води в акваріумі зменшувався на 1/5, її доливали. У кожній посудині із розрахунку на 1 л води молюсків розміщували по 10–20 особин. У перші дні після заселення акваріумів воду у них міняли щодня, потім – раз на тиждень. Температура води підтримувалася у межах +15°–25°С. Для насичення води киснем використовували компресори DC–128.

Методика конхіологічних досліджень

Для аналізу конхіологічних особливостей лунок використано 9 кількісних (мірних) лінійних показників (висота, ширина і довжина черепашки, висота і ширина вустя, ширина колюмелярної площадки, ширина першого і другого обертів, висота завитка) (рис. 2. 3.) і 6 якісних (форма черепашки, скульптура поверхні і забарвлення її фону, характер малюнка на поверхні черепашки, особливості будови вустя, колір колюмелярної площадки). На підставі мірних показників обраховано 6 індексів (Шубрат, 2007): 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). Виміри здійснювали штангенциркулем з точністю до 0,1 мм.

Дрібні екземпляри досліджували за допомогою бінокулярного мікроскопу МБС – 9 при збільшенні 8×1, використовуючи окуляр – мікрометр.

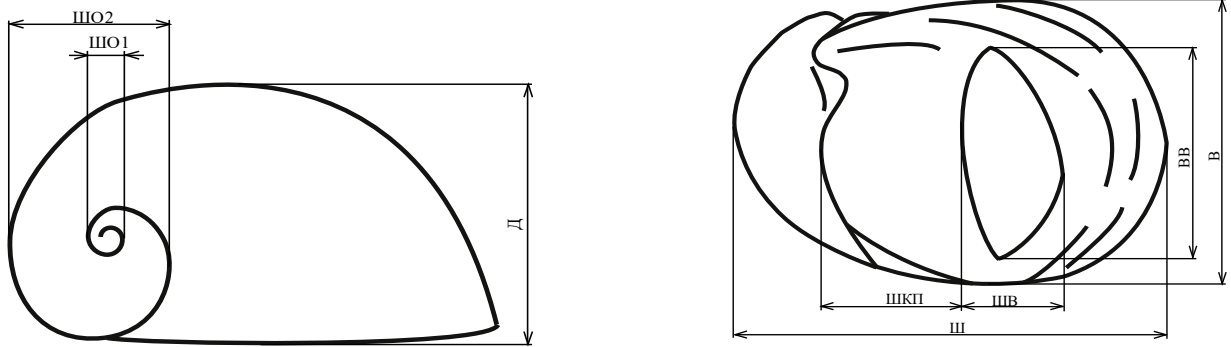


Рис.2.3. Виміри черепашки лунок (схема):

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

Методика приготування препаратів терток молюсків

Для виготовлення препаратів терток використали метод, запропонований Т. Я. Ситниковою і Я. І. Старобогатовим (1985). Тертку видаляли з глотки молюска та кип'ятили у міцному розчині лугу (NaOH або KOH) для очищення її від залишків тканин. Потім її поміщали на предметному скельці у краплину 96%-вого етилового спирту, розправляли за допомогою препарувальних голок, вкладаючи тертку у потрібне положення. Згори накривали препарат покривним скельцем, на яке ставили невеличкий тягар (50–100 г). Препарат залишали на 1–1,5 доби (до повного випаровування спирту з-під покривного скельця), а потім окантовували його клеєм „Момент”. Після затвердіння клею тягар знімали і готовий препарат досліджували під мікроскопом МБР (зб. 7×40). Визначали формулу тертки. Вимірювали такі її кількісні показники: довжину і ширину тертки, кількість поперечних рядів тертки, ширину та висоту рахідального зуба, ширину і висоту субцентрального зуба, ширину і висоту першого та другого парацентрального зубів, ширину і висоту ініціального та першого краєвого зубів. Опісля обраховували співвідношення довжини тіла молюска до довжини тертки. Визначали якісні показники: форму рахідального, субцентрального, парацентрального, ініціального та краєвих зубів.

Методика анатомічних досліджень

Для анатомічних досліджень молюсків фіксували 50%-вим етиловим спиртом, як це рекомендує робити Жадин В. І. (Жадин, 1952). Після цього тварин переводили на тривале зберігання у 70%-вий етанол. Перед фіксацією тварин анестезували, поміщаючи їх у посудину, яку поступово заповнювали прокип'яченою водопровідною водою кімнатної температури. У той момент, коли вода починала переливатися через краї посудини, її накривали склом, щільно його притискаючи до горла посудини. За таких умов через відсутність кисню тварини досить швидко (протягом 60 хв) гинуть від асфіксії. При цьому тіло молюсків розслаблюється, що значно полегшує їх препарування.

Перед розтином насамперед тіло тварини звільняли від черепашки, обережно подрібнюючи її за допомогою невеличкого молотка. Анатомічний розтин здійснювали, користуючись пінцетом і тонкою препарувальною голкою під мікроскопом МБС-9 (зб. 8×1) у чашці Петрі. Препарати досліджували у 70%-ому етанолі.

Методика паразитологічного обстеження

Паразитологічні розтини молюсків проводили за методиками, описаними В. І. Здуном (1962) і Т. О. Гінецинською (Гинецинская, 1968). Матеріал для дослідження (редії і церкарії) одержували з живих об'єктів. Для цього молюсків розсаджували по одному в маленькі кристалізатори з водою. Через 1–1,5 год їх виймали, посуд уміщали на 0,5 год у холодильну камеру. Далі вміст кристалізаторів центрифугували (800 об.), воду за допомогою піпетки обережно відсмоктували і отримували густу зависть церкарій. Для з'ясування особливостей морфології церкарій застосовували (одночасно) слабкі розчини двох прижиттєвих барвників – нейтрального червоного і сульфату нільського синього, що дозволяє дослідити будову травної системи, виявити залозисті клітини, а іноді і мозковий ганглій. Каудальні тіла церкарій (резервуар глікогену) забарвлювали розчином Люголя. Видільну систему досліджували шляхом підсушування тимчасових препаратів церкарій над

полум'ям газового пальника або попереднього уміщення їх в 1%-ий розчин сечовини.

Видову належність трематод визначали, керуючись як якісними, так і кількісними їхніми характеристиками (розмірні ознаки редій і церкарій).

Методика каріологічних досліджень

Лунок для каріологічних досліджень збирали у період їх максимальної статевої активності (травень - серпень).

Спочатку визначали стать молюсків. Для цього обстежували їхню голову, оскільки у самців копулятивний орган знаходиться біля основи правого щупальця (Lessem, 1899; Andrews, 1937; Fretter, 1946, 1965; Berry, Lim, 1973; Акрамовский, 1976; Piechocki, 1979). Препарати хромосом готували за методикою висушених препаратів із попереднім колхіцинуванням тварин (Gorman, 1973). Молодих тварин протягом 4–6 год витримували у 0,01 – 0,02%-ому розчині колхіцину. Для дослідження хромосомних наборів брали зразки тканин гонад. Їх подрібнювали, гіпотонували 15–20 хв у дистильованій воді або в 0,9%-вому розчині цитрату натрію. Матеріал фіксували у суміші метанолу та льодяної оцтової кислоти (3:1). Шматочки тканин мацерували у суміші кислот – льодяної оцтової та 60%-вої молочної (6:1). Клітинну суспензію розкапували за допомогою капілярної піпетки на підігріті до 50°C чисті тонкі предметні скельця. Після цього препарати висушували на повітрі за кімнатної температури. Фарбували їх за Романовським у 10%-вому розчині азур-еозину на 0,01 М фосфатному буфері (рН 6,8) протягом 20–25 хв. Після цього препарати проводили через ксилол і заключали у канадський бальзам. Перегляд готових препаратів здійснювали за допомогою мікроскопів "Біолам – Л-212" та „Мікмед” (об.90, ок.10). Для дослідження відбирали метафазні пластинки (2n) із задовільним розміщенням хромосом та приблизно однаковим ступенем їх спіралізації. Для каріотипування фотографували 10 метафазних пластинок, що належать до різних особин одного виду. Фотозйомку для визначення розмірів хромосом здійснювали цифровою відеокамерою Video Labs Flexible Camera

Series. Для кожної хромосоми розраховували центромерний індекс ($Ci = \text{довжина короткого плеча} / \text{довжина хромосоми} * 100\%$), визначали довжину диплоїдного набору (TLC) та відносну довжину хромосом ($RL = \text{загальна довжина хромосомної пари} / \text{TLC} * 100\%$) (Мельниченко, 2000).

Методика генетичних досліджень

Електрофоретичне розділення матеріалу проведено в 7,5%-ому поліакриламідному гелі в трис-ЕДТА-боратному буфері (Peacock et al., 1965; Айала, 1984; Алтухов, 1989).

Генетичні аналізи виконано у відділі еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (завідувач – д. б. н., проф. С. В. Межжерін) згідно угоди, укладеної між Інститутом та кафедрою зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка (угода від 8 грудня 2009 р.).

Для аналізу використовували екстракт з усього тіла молюска у співвідношенні з водою 1:1. Електрофоретичний аналіз проводили у 7,5%-ому поліакриламідному гелі в трис-ЕДТА-боратному буфері 1 год 20 хв при напрузі 200 V і силі струму 140 mA. Форез було відпрацьовано на ферментах і білках лунок. Досліджено алозимну мінливість таких ферментів: аспаратамінотрансферази (Aat), малатдегідрогенази (Mdh) та неспецифічної естерази (Es), що кодуються відповідними локусами *Aat*, *Mdh*, *Es-1*, *Es-2*, *Es-3*. Електрофореграми сканували.

Методика екологічних досліджень

Температуру води визначали калібровочним ртутним термометром із ціною поділки 0,1-0,5°C. Швидкість течії вимірювали за загальноприйнятою методикою (Щербак, Аристархова, Бойко та ін., 2002) за допомогою поплавка та секундоміру. Глибину знаходження молюсків визначали складометром. Для встановлення рівня прозорості води використовували диск Секкі (Жадин, 1960). Характер донних відкладень оцінювали візуально. Визначення рН здійснювали електрометрично.

Вміст кисню у воді визначали за методом Вінклера.

Окиснюваність води визначали перманганатним методом (Драчев и др., 1960; Алекин, 1973).

Статистична обробка даних

Цифрові результати досліджень використано для створення бази даних у вигляді електронних таблиць Microsoft Office Excel 2003 з метою встановлення основних показників базової статистики (Федоров, 1967; Плохинский, 1970; Лакин, 1980; Доспехов, 1985; Носов, 1990; Боровиков В. П., Боровиков И. П., 1997; Шебанін, Мельник, Крамаренко, Ганганов, 2008). Задля інтерпретації конхіологічних і анатомічних ознак використано сучасні методи багатовимірної статистики, реалізовані у комп'ютерних статистичних пакетах STATISTICA 7.0.

РОЗДІЛ 3

**ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ МОЛЮСКІВ РОДУ
*THEODOXUS***

Розділ присвячений дослідженню впливу на лунок як абіотичних факторів середовища, так і особливостям взаємовідношення їх з іншими організмами (біотичні фактори).

3. 1. Зв'язок молюсків роду *Theodoxus* з абіотичними факторами середовища

Користуючись результатами власних досліджень, наводимо екологічні спектри трьох видів лунок України.

Таблиця 3. 1

Екологічні спектри *Th. fluviatilis*

Фактор	Оліготип			Мезотип			Політип		
	α	β	γ	α	β	γ	α	β	γ
Температура									
Швидкість течії									
Глибина									
Активна реакція середовища									

Примітка 1. Тут і далі:



Віддають перевагу;



Зустрічаються рідше;



Зустрічаються поодинокими екземплярами.

Примітка 2. Тут і далі в екологічних спектрах прийнято таку градацію факторів водного середовища (Жадин, 1938): *температура* (оліготип $<15^\circ$, мезотип – $15\text{--}25^\circ$, політип 25 та $>$), *швидкість течії* (оліготип $< 0,1$ м/с, мезотип – $0,1\text{--}1,0$ м/с, політип $1,0$ м/с

та >), *глибина* (оліготип < 0,1 м, мезотип – 0,1–1,0 м, політип – 1,0 м та >), *активна реакція середовища* (оліготип <7, мезотип – 7–9, політип – 9 та >), *мініралізація води* (оліготип < 250 мг/л, мезотип – 250–1000 мг/л, політип – 1000 мг/л та >), *оксигенізація води* (оліготип – 10%, мезотип – 1–50%, політип – 50% та >), *окислюваність* (оліготип <10 мг О/л, мезотип – 11–20 мг О/л, політип 20 мг О/л та >).

Примітка 3. Екологічні спектри щодо усіх факторів, за виключенням мініралізації води та її оксигенізації і окислюваності, побудовано на підставі результатів власних досліджень.

Екологічні спектри *Th. astrachanicus*

Фактор	Оліготип			Мезотип			Політип		
	α	β	γ	α	β	γ	α	β	γ
Температура				████████████████████					
Швидкість течії			████████████████████	████████████████████			████████████████████		
Глибина			████████████████████	████████████████████			████████████████████		
Активна реакція середовища			████████████████████	████████████████████			████████████████████		

Екологічні спектри *Th. danubialis*

Фактор	Оліготип			Мезотип			Політип		
	α	β	γ	α	β	γ	α	β	γ
Температура				████████████████████					
Швидкість течії				████████████████████			████████████████████		
Глибина				████████████████████			████████████████████		
Активна реакція середовища				████████████████████			████████████████████		

Температурний фактор

Температурний фактор належить до групи універсальних факторів абіотичної природи, оскільки усі біохімічні процеси, що відбуваються в живих організмах, перебігають саме під його впливом.

Взимку на Україні всі стоячі водойми охолоджуються приблизно до 3–5°C, а вода у річках зберігає температуру, що ледве перевищує 0°C. Тепловий преферендум лунок знаходиться у межах від 15 до 25°C. Слід наголосити на тому, що у зимовий період молюски роду *Theodoxus* українських популяцій ведуть досить активний спосіб життя – рухаються по донному субстрату та підводних предметах алохтонного походження, продовжують жити. Про останнє свідчить той факт, що у особин з усіх зимових проб травний тракт, як правило, містить кормовий матеріал. У глибоких водоймах переважна більшість лунок мігрує на глибини до 3–5 м ще до льодоставу. Навесні після скресання льоду перші лунки з'являються у прибережній зоні водойм тоді, коли вода прогріється у ній до 6–8°C. З подальшим підвищенням температури середовища впродовж весни зростає чисельність тварин у прибережній зоні, де вода більш прогріта. За нашими даними, у р. Роставиця (Ружин Житомирської обл.) при температурі води 10°C щільність поселення *Th. fluviatilis* у прибережній зоні становить 2–5 екз./м², а вже при подальшому порівняно невеликому підвищенні температури (до 15°C) щільність поселення його помітно зростає – до 15–30 екз./м². В той же час щільність поселення *Th. fluviatilis* на глибині, звідки молюски перемістилися у прибережну зону, звичайно зменшується. Влітку, коли температура води сягає 15–25°C, а в останні роки 30°C і дещо вище, щільність поселення цих тварин досягає тут 50–80 екз./м². Статевозрілі молюски приступають до копуляції вже при температурі 10°C. Відкладання кладок починається при подальшому підвищенні температури на 1–2°C. Це ми спостерігали у *Th. fluviatilis* в р. Тетерів (Житомир), у Південному Бузі (с. Варварівка Миколаївської обл.) в останній декаді березня 2008 р.

Враховуючи те, що протягом останніх трьох десятиліть через глобальне потепління клімату Землі значно змінилася погодна карта України, ми поставили перед собою завдання з'ясувати, чи відбулося це на життєвих циклах *Th. fluviatilis*. Такі відомості у подальшому можуть бути використані при опрацюванні прогнозів чисельності цих молюсків як складової частини

кормової бази риб. Досліджено 157 популяцій *Th. fluviatilis* маршрутним методом і 4 популяції стаціонарно (табл. 3. 2) з Поліської лісової, Лісостепової і Степової ландшафтно-кліматичних зон України.

Таблиця 3. 2

Загальні відомості про матеріал стаціонарних досліджень (2012-2013 р.р)

Місцезнаходження	Ландшафтно-кліматична зона	Місяці взяття проб	Кількість обстежених, екз.	Кількість нових поколінь за рік
р. Случ (Городниця (Ж.))	Поліська лісова	IV–XII (2006); I– IV (2007)	933	Одне: цьоголітки весняні
р. Жерів (Полч (Ж.))	Поліська лісова	IX–XII (2006); IX–XII (2007)	1179	Два: цьоголітки весняні і цьоголітки літні
Південний Буг (Демидівка (Він.))	Лісостепова	VII–XII (2006); I–VIII (2007)	1051	Два: цьоголітки весняні і цьоголітки літні
Південний Буг (Семенівка (М.))	Степова	IV–XII (2006); I– V (2007)	1201	Два: цьоголітки весняні і цьоголітки літні

При з'ясуванні вікового складу популяцій прийнято таку розмірно-вікову градацію цих моллюсків (табл. 3. 3), опрацьовану на підставі власних як натурних, так і акваріумних спостережень.

Таблиця 3. 3

Розмірно-вікова градація *Th. fluviatilis*

Вікова група	Довжина черепашки, мм
Цьоголітки (менше року)	0,5 – 5,6
1–річні	5,7 – 8,7
2–3–річні	8,8 – 13,6

Як свідчать результати наших досліджень і літературні відомості, котрі стосуються популяцій *Th. fluviatilis* з прилеглих до західних кордонів України теренів Європи, тут в останні 2,5–3 десятиліття у популяціях *Th. fluviatilis*, приурочених до тих біотопів, які протягом усього теплого періоду року добре прогріваються, процес яйцекладки у одно–дворічних особин (минулорічне і позаминулорічне покоління) зазвичай розпочинається не у першій–другій декадах квітня, а на 1–1,5, а то й на 2 декади раніше. Саме в означений проміжок часу на камінні, занурених у воду колодах дерев („топляки”), порожніх черепашках як черевоногих, так і двостулкових моллюсків, на черепашках живих *Th. fluviatilis*, зрідка – на стеблах і листі вищої водяної рослинності траплялися кладки цієї лунки, міцно прикріплені (конхіолінове приростання) до субстрату.

Молодь, яка вилупилася з кладок у період з квітня до липня, швидко росте і у 2–2,5–місячному віці досягає статевої зрілості і приступає до розмноження. Отже, у таких популяціях протягом року спостерігаються два періоди розмноження – весняний і літній і утворюються два нових покоління – весняне та літнє. Максимальна тривалість життя *Th. fluviatilis* становить 2 (рідко – близько трьох) роки. Враховуючи цей факт і результати наших досліджень, віковий склад тих популяцій *Th. fluviatilis*, в яких протягом теплого періоду року відбувається розмноження моллюсків двох поколінь – минулорічного і цьоголітків, у періоди квітень – липень і липень – листопад неоднаковий. До другої – третьої декад липня до складу популяцій входять здебільшого особини трьох – чотирьох вікових груп, а саме: трьохлітки (рідко), двохлітки, однолітки і цьоголітки весняного покоління. З останньої декади липня – першої декади серпня такі популяції складаються з чотирьох – п'яти вікових груп: трьохлітки (вкрай рідко), двохлітки, однолітки, цьоголітки весняного і літнього покоління.

Знаходження популяцій останнього типу у межах усіх (окрім Карпат) ландшафтно – кліматичних зон України є підставою для припущення того,

що у наш час вони спорадично трапляються по усій Україні там, де протягом вегетаційного періоду року спостерігаються найвищі значення суми ефективних температур. Отже, глобальні зміни клімату Землі і зростання середньорічних і середньомісячних температур в Україні призвели до суттєвих зрушень репродуктивного процесу у *Th. fluviatilis*. По–перше, останнім часом у багатьох популяціях цього виду яйцекладка навесні починається раніше, а восени закінчується пізніше на 1,5–2 декади, ніж 2–3 десятиліття тому. По–друге, у цієї лунки тепер протягом вегетаційного періоду року спостерігається розмноження не одного (минулорічного), а двох поколінь (минулорічного і цьоголітків).

Швидкість течії

Течія води являє собою важливий екологічний фактор, який обумовлює розподіл всіх водних організмів на дві основні екологічні групи – реофілів та стагнофілів. Лунки належать до реофілів. На цих молюсків постійно діє поступальний рух води, якому вони протидіють і не зносяться течією через наявність у них низки морфологічних пристосувань. Серед них першочерговими за значенням є обтічна форма черепашки, розмір ноги та ступінь розвитку її мускулатури. Завдяки плоскій нозі з широкою підошвою і потужним розвитком м'язів ці молюски способом пневматичного присмоктування щільно прикріплюються до субстрату у водоймах зі швидкою течією. Особливу форму фізичної дії водного середовища являє собою вплив хвильового руху або прибіїні хвилі. Їх дія особливо проявляється у великих водосховищах (Дніпровський каскад). Зазвичай лунки прикріплюються до твердих субстратів (прибережне каміння, бетонні споруди, корчі тощо) у заростовій літоралі, де менш відчутним є хвильовий рух води. Завдяки цьому вони не змиваються течією і не відриваються від субстрату прибіїніми хвилями. Так, у Канівському водосховищі (Ржищів Київської обл.) щільність поселення *Th. fluviatilis* вдвічі більша на стороні прибережного каміння, що протилежна течії. Таку саму картину ми спостерігали у Каховському водосховищі (Каховка Херсонської обл.), у

Дніпровському водосховищі (Енергодар Запорізької обл) і у Південному Бузі (Нова Одеса Миколаївської обл.). За нашими спостереженнями, швидкість течії у місцях найбільшого скупчення цих молюсків зазвичай становить 0,1 до 1 м/с. До суворих реофілів, які поширені лише у річках, ми відносимо *Th. danubialis*. Цей вид на сьогодні відзначено на Україні лише для Дунаю і не виявлено в інших водоймах, що належать до басейну цієї річки. В той же час *Th. astrachanicus* відмічений лише в стоячій водоймі – Утлюкському лимані. Загальне уявлення про приуроченість лунок до різних типів водойм дає таблиця 3. 4.

Таблиця 3. 4

Частота трапляння (%) видів роду *Theodoxus* у водоймах різних екологічних типів

Вид	Текучі водойми			Стоячі водойми	
	Великі річки	Малі річки	Канали, струмки	Водосховища озера	Лимани
<i>Th. fluviatilis</i>	50	19	1	20	10
<i>Th. astrachanicus</i>	-	-	-	-	100
<i>Th. danubialis</i>	100	-	-	-	-

Глибина

Усі водні молюски – як прісноводні, так і морські – добре пристосовані до дії на них гідростатичного тиску. Найсприятливіші умови лунки знаходять на глибинах від 0,1–0,5 до 3–5 м. Та зона водойм, де глибина не перевищує 0,5 м, добре прогрівається, тут зосереджена найбільша кількість водної рослинності, швидкість осідання часточок мінерального і органічного походження помірна, через що не відбувається надмірного замулення цих біотопів. Саме тут звичайно і спостерігаються найбільші значення щільності поселення лунок як влітку, так і взимку на однаковій глибині. А у глибших водоймах, як правило, молюски здійснюють вертикальні сезонні міграції. Зокрема *Th. fluviatilis* у Південному Бузі (с. Констянтинівка Миколаївської

обл.), в Дунаї (Вилкове Одеської обл.) з настанням холодів з мілководь перебирається на більші глибини (аж до 4, а то і до 6–7 м).

Характер субстрату

Всі донні субстрати, на яких ми знаходили лунок, можна поділити на три групи: донні відкладення, рослинний субстрат, алохтонний матеріал. Дві перші з них є субстратами природними, а третій – це переважно продукти забруднення водойм („рештки цивілізації”). Загальне уявлення про частоту трапляння молюсків на субстратах цих трьох різних за своєю природою типів дає таблиця 3. 5.

Таблиця 3. 5

Ступінь приуроченості (%) молюсків роду *Theodoxus* до різних субстратів

Донні відкладення	Рослинний субстрат	Алохтонний матеріал
65, 4	20,0	40,4

У водоймах України, заселених лунками, донні субстрати досить різноманітні. Усі вони поділяються за ступенем механічної щільності на три категорії – тверді, напівтверді та м'які. Лунки зустрічаються в основному на твердих донних відкладеннях (кам'янистих, гальково-кам'янистих, глинистих, мергелистих). Так, в Утлюкському лимані *Th. astrachanicus* є звичайним як у заростях зостери, так і на чистих щільних ґрунтах.

У річках з кам'яними брилами на дні лунки знаходяться звичайно як на їх поверхні, так і на бічних площинах брил (завжди поза течією). Нерідко вони трапляються в розселинах, утворених скупченнями каміння, а також попід камінням.

За нашими спостереженнями, піщано-галькові, гальково-кам'янисті та галькові біотопи (р. Південний Буг, с. Констянтинівка Миколаївської обл.; р. Тетерів, Житомир; р. Роставиця, Ружин Житомирської обл.; р. Рось, Рокитне Київської обл.) щільно заселені *Th. fluviatilis*. Щільність поселення їх сягає

тут від 50-80 до 150-190 екз/м³. Дрібно- і крупнозернисті піски через їх сипучість є малоприсадними субстратами для лунок, тому у складі псамофільних біоценозів вони наявні лише там, де піщаний субстрат закріплений корінням водної рослинності. Це ми спостерігали в Інгульці (с. Смоліне Миколаївської обл.), у Сіверському Дінці (Ізюм Харківської обл.), де знаходили нечисленні популяції *Th. fluviatilis*, також у Збур'ївському лимані у складі псамону (с. Рибальче Херсонської обл.).

Щодо рослинного субстрату, то ми не виявили жодного виду лунок, який би зустрічався лише на ньому. Ці молюски віддають перевагу жорсткій водній рослинності (хвощі, осоки, очерет, рогіз). Ми спостерігали їх не лише на стеблах та листі рослин, а і у листових пазухах.

Активна реакція водного середовища

Це надзвичайно важливий фактор, який значною мірою визначає поширення гідробіонтів у водоймах. Лунки віддають перевагу слабколужному середовищу (рН 7,2–7,9), що характерне для гідрокарбонатно-кальцієвих вод Середнього та Нижнього Дніпра, Південного Бугу, Дністра. В межах мезотипу цього фактора нами виявлено *Th. fluviatilis*, *Th. astrachanicus*, а в політипі тільки *Th. danubialis* (рН 8,1–9,4) (табл. 3.1).

3. 2. Зв'язок молюсків роду *Theodoxus* з біотичними факторами середовища

Одним із завдань нашої роботи було з'ясувати екологічні зв'язки молюсків роду *Theodoxus* з іншими організмами – компонентами водних екосистем. З'ясовано, що у цих молюсків тісні симбіотичні взаємини з іншими гідробіонтами можливі у двох формах – це синойкії і паразитизму.

Нами з'ясовані деякі особливості взаємовідношень у синойкній динамічній біологічній системі «молюски роду *Theodoxus* – олігохета *Chaetogaster limnaei*». В усіх обстежених нами популяціях *Th. fluviatilis* екстенсивність заселення молюсків цією олігохетою досить висока.

Інтенсивність заселення молюсків цією олігохетою коливається для *Th. fluviatilis* від 1 до 5 екз./особ.

Ці черви здебільшого локалізуються у мантийній порожнині своїх хазяїв-молюсків. Трапляються вони також, хоча і дещо рідше, в їх екстрапаліальній порожнині (між черепашкою і мантиєю). Випадки одночасного знаходження *Ch. limnaei* у межах цих двох мікростацій не перевищують зазвичай 2-3%. Ми не знаходили їх ані на поверхні черепашок *Theodoxus*, ані в нирках цих молюсків.

За своїми морфологічними характеристиками (рис. 8. 1) досліджені нами *Ch. limnaei* в основному відповідають описам цього виду, наведеним у науковій літературі. Прижиттєве мікроскопування дозволило виявити форму тіла цих червів (яка зазвичай подовгувата), розрізнити зовнішню його посеgmentованість завдяки виразним міжsegmentним борозенкам порахувати кількість ларвальних segmentів, яких є п'ять. Дорсальні пучки щетинок у них відсутні. Натомість у кожному segmentі, крім першого, є два черевних пучки добре розвинених двозубчастих щетинок (по 4-20 в кожному). Обидва зубці вигнуті, однакової довжини або, часом, верхні зубці дещо коротші за нижні. Великий за обсягом целом поділений чітко вираженими дисепиментами на целомічні мішки. Дисепименти розміщені під зовнішніми міжsegmentними борознами. Непогано розрізняються усі відділи травної системи – глотка, стравохід, шлунок, середня і задня кишки. Мускулатура стінки тіла слабо розвинена, через що тіло *Ch. limnaei* досить прозоре. Поверхня його опалесцує.

Слід наголосити на тому, що у наших матеріалах рідко траплялися поодинокі особини *Ch. limnaei*, в тілі яких нараховувалося до 13 segmentів. Більша кількість segmentів була переважно взимку. В інші ж сезони року зустрічаються здебільшого «ланцюжки» *Ch. limnaei*, утворені кількома (2–5) зоїдами. Перший з них зазвичай складається з 8–9 segmentів. Формування «ланцюжків» – це наслідок здатності цих малощетинкових червів до безстатевого розмноження шляхом поперечного поділу, котре відбувається у

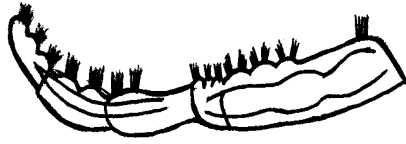
них за типом прискореної паратомії. Довжина «ланцюжків», за даними І.П. Фіногенової, в Європейській частині СНД становить 1,2-5 мм. У р. Тетерів, як показали наші дослідження, вона дещо менша – 1,1- 4,7 мм.

Спостереження за *Th. fluviatilis*, заселеними епіойкними *Ch. limnaei* (за умов акваріумного утримання молюсків), свідчать про те, що ці олігохети час від часу виставляють назовні з мантийної або екстрапаліальної порожнини своїх хазяїв–молюсків передній кінець «ланцюжка» приблизно на 1/3 –1/2 останнього. Це, очевидно, полегшує їх живлення, оскільки для таких червів доступним стає той корм (організми-планктери), який перебуває за межами тих порожнин молюсків, в яких *Ch. limnaei* локалізуються. Черви при цьому здійснюють дуже активні рухи передньою частиною свого тіла, скеровані на захоплення здобичі. Рот і глотка сильно розтягуються, внаслідок чого *Ch. limnaei* нерідко заковтують здобич, ширина якої дорівнює ширині тіла черва. В інші ж періоди часу олігохети обмежуються тим кормом, який надходить до мантийної і екстрапаліальної рідин їх хазяїв.

У теплі сезони року у травному тракті 3,5% *Ch. limnaei* від *Th. fluviatilis* виявлено церкарій, а у 0,8% цих молюсків відповідно – мірацидіїв трематод. Зрозуміло, що олігохети заковтують мірацидіїв і церкарій не вибірково, а тих, які опиняються у межах досяжності для них. Через це саме у тих ділянках р. Тетерів, де спостерігається багато свійських гусей і качок, у середній кишці *Ch. limnaei* представлені переважно личинки трематод з родин *Notocotylidae*, *Echinostomatidae*, марити яких є звичайними паразитами кишечника птахів. У «рибних» же місцях р. Тетерів домінуючою трематодою є *Sphaerostomum bramae* (O. F. Müller, 1776) – звичайний кишковий паразит риб з родини *Allocreadiidae*.

Треба наголосити на тому, що частота трапляння личинок трематод в органах травлення *Ch. limnaei* набагато більша у тих випадках, коли молюски, заселені цими олігохетами, до того ж заражені і трематодами. Це зумовлено тим, що повністю сформовані («зрілі») церкарії, розвиток яких відбувається у редіях, залишають його протягом досить короткого відтинку

часу. Отже, велика кількість личинок трематод на шляху до навколишнього водного середовища мігрує через мантийну порожнину молюсків. Саме тут церкарії і стають легкою здобиччю для олігохет, які заковтують їх у чималих кількостях (до 8-10 екз.).



Масштаб 1:100

Рис. 3. 1 *Chaetogaster limnaei* К. Ваер.

Отже, *Ch. limnaei*, споживаючи мірацидіїв трематод, для яких ці тварини відіграють роль облігатних проміжних хазяїв, обмежує тим самим можливість зараження їх цими паразитами. Споживання ними церкарій трематод споводує зменшення кількості інвазійного матеріалу у водному середовищі, що врешті решт напевне знижує рівень зараженості риб, водоплавних, болотяних і навколоводних птахів цими небезпечними гельмінтами. Такі дані можуть статися у нагоді для грамотного прогнозування рівня можливого поширення трематодних інвазій серед гідробіонтів і навколоводних тварин, у тому числі і хребетних, які мають народногосподарське значення (річкові і ставкові риби, водоплавні, болотяні і навколо водні птахи, велика рогата худоба).

3. 3. Екологічні аспекти взаємовідношень у біологічній системі

”молюски роду *Theodoxus* – трематоди”

Основні правила екологічної паразитології, вперше в історії науки сформульовані В. О. Догелем в 30–40–их роках 20 ст. на підставі аналізу загальнених матеріалів щодо паразитофауни хребетних тварин, вперше для характеристики тварин безхребетних (у тому числі і прісноводних молюсків) застосували Т. О. Гінецинська і Г. А. Штейн. Однак слід зауважити, що усі

здійснені ними еколого-паразитологічні дослідження базувалися в основному на результатах обстеження найпоширеніших видів як червононогих, так і двостулкових молюсків України. Через це у згаданому аспекті найліпше дослідженими з перших з них виявилися легеневі молюски, а з других – перлівницеві. Гребінчастозяброві молюски, окрім *Viviparus* і *Bithynia*, виявилися чи не найменше дослідженими в еколого-паразитологічному відношенні. Це стосується і видів роду *Theodoxus*, яких незаслужено обійшли своєю увагою вітчизняні паразитологи. Адже ці реофільні молюски як проміжні хазяї беруть участь у циркуляції у річкових екосистемах трематоди *Sphaerostoma bramae* (O. F. Müll.) – кишкового паразита риб (коропових та деяких хижих – окуня, щуки), викликаючого захворювання їх на сферостоматоз, поширений по усій території України (крім Криму і високогір'я Карпат), а також трематод родини *Notocotylidae* – збудників нотокотильозів водоплавних птахів.

З'ясовано, що лунки є проміжними хазяями трьох видів трематод, які належать до родин *Notocotylidae* (1 вид) і *Allocreadiidae* (2 види) і додатковими хазяями двох видів родин *Echinostomatidae* і *Plagiorchiidae* (табл. 3. 6, 3. 7). **Середня екстенсивність інвазії** лунок партенітами та личинками трематод по Україні становить 5,3%. Найбільше інвазованими з них виявилися *Th. fluviatilis* (табл. 3. 6). Найменше інвазованим виявився *Th. astrachanicus*.

Відносно невисокий рівень інвазії лунок трематодами зумовлений реофільністю цих молюсків. Адже вони зазвичай мешкають у таких біотопах, з яких течія води досить швидко „виносить” інвазійний матеріал – яйця і мірацидії трематод.

Відомо, що у безхребетних тварин спостерігаються **вікові особливості зараження** їх паразитами. Вони полягають у тому, що молодь їх до певного віку (розміру) вільна від інвазії, а надалі екстенсивність зараження її поступово зростає. Нами з'ясовано, що у лунки річкової з водою України з висотою черепашки до 2,2 мм здатність інвазуватися трематодами вкрай мала

(рис. 3. 2), а з віком їх вона поступово зростає. Причина цього полягає, очевидно, у сукупній дії кількох факторів, а саме: у дуже незначних розмірах тіла молодих особин, недостатніх для комфортного оселення там паразитів; за короткотривале перебування у біотопі імовірність контакту з інвазійним матеріалом відносно мала.

Таблиця 3. 6

Якісний та кількісний склад трематодофауни молюсків роду *Theodoxus* з водойм України

Молюск	Кіл-сть, екз.		Екстенсивність, %	Трематоди	Річкові басейни
	Обстежено	Заражено			
<i>Th. fluviatilis</i>	2798	615	22	<i>Sph. bramae</i> , <i>C. monostomi</i> , <i>C. muzura</i>	Дніпро, Західний Буг, Південний Буг
<i>Th. astrachanicus</i>	158	8	4,7	<i>Sph. bramae</i>	Утлюкський лиман
<i>Th. danubialis</i>	215	13	6,3	<i>C. monostomi</i>	Дунай

Таблиця 3. 7

Інтенсивність інвазії і частота трапляння метацеркарій трематод в різних видах лунок

Молюск	<i>Echinostoma revolutum</i>		<i>Cercaria rostrata</i>	
	Екстенсивність інвазії, %	Частота трапляння, %	Екстенсивність інвазії, %	Частота трапляння, %
<i>Th. fluviatilis</i>	4,4	1,4	9,5	4,3
<i>Th. danubialis</i>	8,9	29	-	-

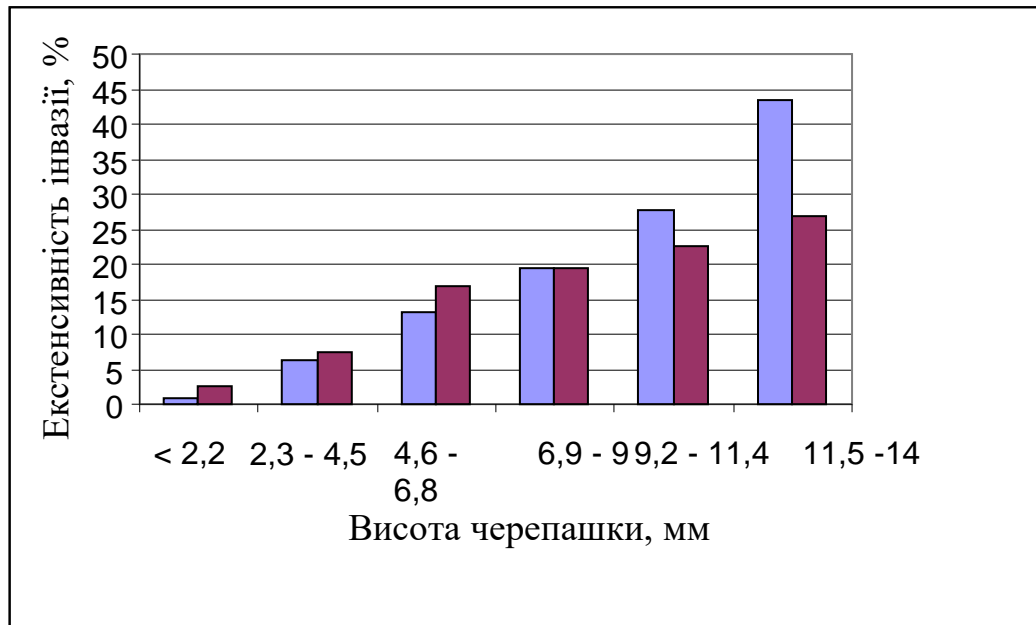


Рис. 3. 2. Розмірно-вікова залежність екстенсивності інвазії (%) *Th. fluviatilis* і частоти її трапляння (%).

Лунки – роздільностатеві молюски. А у таких видів нерідко спостерігаються певні **відмінності у ступені зараження паразитами особин різних статей**. А саме: у них, як правило, екстенсивність зараження трематодами самок набагато більша, ніж така самців. Нами з'ясовано залежність екстенсивності інвазії від статі молюсків на прикладі 10 оселень *Th. fluviatilis*.

Загалом співвідношення заражених трематодами самок і самців становить 1:2,2 (рис. 3. 3). А по окремих оселеннях вона представлена у таблиці 3. 8. Відзначимо, що співвідношення самців і самок у різних популяціях лунок коливається від 1:5 до 1:2.

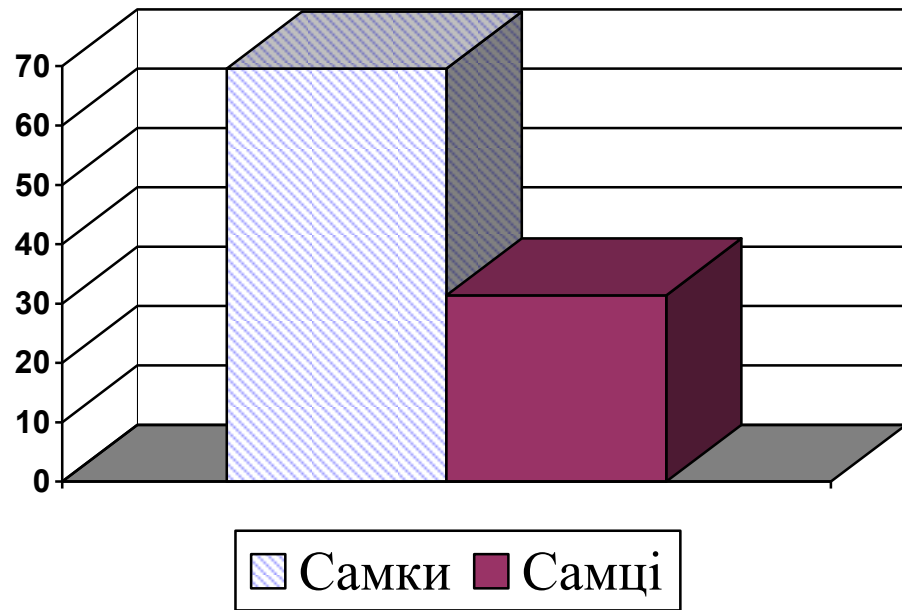


Рис. 3. 3. Екстенсивність інвазії *Th. fluviatilis* трематодами залежно від статі особин ($n = 588$).

Дані таблиці 3. 8. свідчать про те, що в усіх десяти обстежених нами популяціях зараженість трематодами самок значно більша, ніж інвазованість самців (переважно у 1,5–3, рідше – у 4–4,9 рази). Зазначимо, що різниця за цим показником між самцями і самками у лунок набагато менша, ніж між особинами різних статей у морських *Pectinibranchia* (у них вона досягає до 20 разів).

Таблиця 3. 8

Залежність екстенсивності інвазії *Theodoxus fluviatilis* трематодами від статі особин ($n = 1276$)

Місцезнаходження	n	Екстенсивність інвазії, %		
		Загальна	Самці	Самки
р. Тетерів, Житомир	76	10,5	19,1	80,9
р. Інгул, Софіївка (М.)	23	11,6	39,7	60,3
р. Горинь, Козлин (Р.)	12	6,9	16,5	83,5

р. Рось, Біла Церква (К.)	43	7,0	25,0	75,0
Дніпро, Сокирне (К.)	18	8,7	37,5	62,5
р. Псел, Гоголеве (С.)	26	18,4	33,3	66,7
р. Інгулець, Приютівка (Кр.)	32	6,6	33,4	66,6
р. Серет, Тернопіль (Т.)	9	10,1	33,3	66,7
р. Збруч, Канівка (Хм.)	17	9,9	33,0	67,0

У чому полягає причина більшої зараженості самок цих молюсків порівняно із самцями наразі достеменно невідомо. Поки що висунуто щодо цього єдине міркування, до якого схиляємося і ми, а саме: самці як менш життєздатні у порівнянні із самками (а це має місце у багатьох видів тварин) виявляються більш чутливими і менш витривалими до дії на них паразитів і, будучи інвазованими, швидко гинуть.

Щодо впливу на характер зараженості молюсків трематодами особливостей **способу їх життя** відомості дуже обмежені. До того ж і стосуються вони не стільки видів з помірної зони Євразії, скільки тропічних видів, для яких характерною є літня сплячка.

Нами з'ясовано, що в Україні у теплі зими (2007–2008 р. р.) лунки у зимову сплячку не впадають. Активними є і їх паразити. Натомість протягом січня – лютого 2010 р. на неглибоких ділянках р. Тетерів, де товщина шару води не перевищувала 16–21 см, а товщина льодового покриву сягала майже 0,5 м, *Th. fluviatilis* перебували в анабіотичному стані, як і їх паразити.

Малорухомий спосіб життя лунок – це, напевне, одна з причин локального зараження їх трематодами. Ця еколого-паразитологічна закономірність відзначена для багатьох видів прісноводних молюсків. Лунки же у цьому аспекті дотепер не досліджувалися. Отримані нами матеріали свідчать про те, що зараженість трематодами їх локальних популяцій носить

яскраво виражений мозаїчний характер. Наприклад, у р. Тетерів (від Корчака до Карвинівки) протяжністю 22 км з 11 локальних популяцій *Th. fluviatilis* інвазованих трематодами було тільки 5. Причому інвазовані і неінвазовані популяції часто густо перебували на невеликих відстанях одні від других (рис. 3. 4).

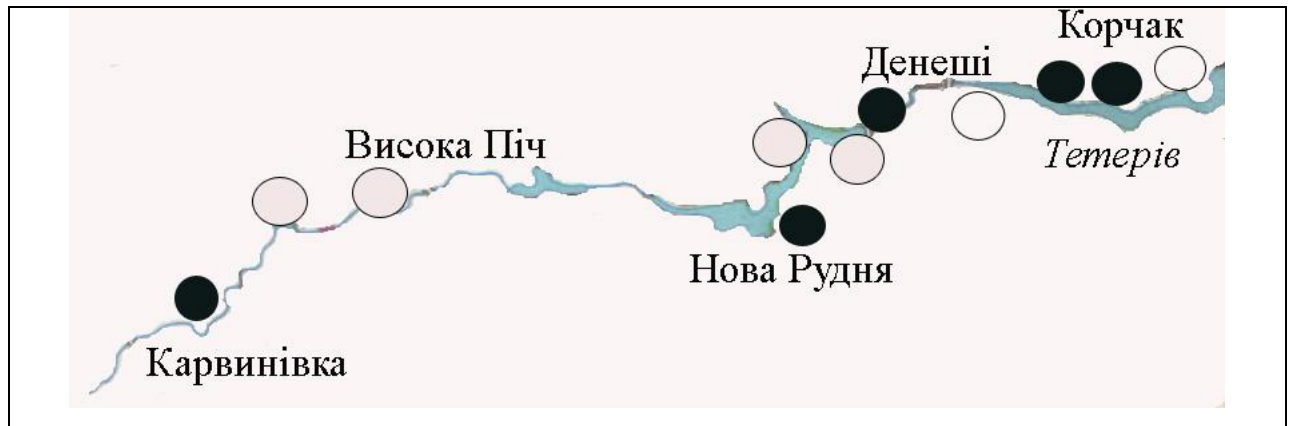


Рис. 3. 4. Локальність зараження трематодами популяцій *Theodoxus fluviatilis* в р. Тетерів:

- – інвазія трематодами є;
- – інвазія відсутня.

Примітка: Відстань між популяціями зараженими та незараженими в межах одного і того ж населеного пункту – 8 – 12 м. Площа біотопів, зайнятих цими популяціями, – 50 – 2500 м².

Щільність поселення лунок – один із найважливіших біотичних факторів, який суттєво впливає на екстенсивність зараження їх трематодами. Це ілюструється відомостями, представленими в таблиці 8. 6. Аналіз їх свідчить, що ступінь інвазії їх цими гельмінтами нерідко знаходиться в прямій залежності від щільності населення популяцій лунок. Такого ж висновку дійшла і Т. О. Гінецинська на підставі дослідження особливостей зараження трематодами інших видів прісноводних молюсків дельти Волги і

Рибінського водосховища. Зумовлене це тим, що за високої щільності населення популяцій лунок полегшується контакт їх з інвазійним матеріалом. Оскільки екстенсивність зараження молюсків трематодами залежить від чималої сукупності факторів, а не від одного окремо взятого фактора, то зростання щільності популяції лунок не завжди супроводжується збільшенням їх зараженості. Так, нами проаналізовано залежність зараженості лунок в дев'яти популяціях, щільність населення яких становила 102–180 екз./м². У восьми випадках вона перевищувала в кілька разів середнє значення по Україні. Це, на наш погляд, є достатньою підставою для твердження того, що щільністю поселення лунок в значній мірі визначається ступінь зараження їх цими паразитами.

На зараженість лунок трематодами впливає чимало абіотичних і біотичних факторів, тісно взаємопов'язаних між собою і взаємозалежних. Для цих молюсків дуже важливим з них є **рух води**: у річках – це швидкість течії, у водосховищах і лиманах – хвилебій. У проточних водоймах яйця і мірацидії трематод зносяться течією, не затримуючись у місцях оселення лунок. Тому у великих річках зі швидкою течією (0,1–1 м/с) екстенсивність інвазії їх нижча, ніж у малих річках з течією повільнішою. Однак і у перших з них можна зіткнутися з екстенсивно інвазованими популяціями лунок. Це відбувається тоді, коли місцями оселення їх є затишні ділянки основного русла або водойми його додаткової системи – рукава, затони. Наприклад, у великих водосховищах і лиманах із хвильовим рухом води прибіжні хвилі через велику ударну силу останніх ушкоджують або повністю руйнують інвазійний матеріал, знижуючи тим самим можливість зараження молюсків трематодами. У тих же ділянках таких водойм, де хвилебій відсутній і спостерігається застій води, зараженість лунок трематодами часом має місце. Таке ми відзначили у Дніпровському водосховищу поблизу Енергодару (Запорізька обл.), де у ділянках з досить інтенсивним хвилебоєм *Th. fluviatilis* були вільними від інвазії. У той час, як у затишних місцях спостерігалась зараженість їх трематодою *Sph. bramae*. Подібне ж мало місце і щодо *Th.*

astrachanicus в Утлюкському лимані (Степок Запорізької обл.). І в одному, і в другому випадку екстенсивність інвазії була невисокою (2,7 і 4,7% відповідно).

Відомо, що існує пряма залежність між ступенем зараженості моллюсків трематодами і **площею водойми**, заселеної ними. Адже у менших водоймах повільніша течія, вищі температури води, щільність поселення лунок і концентрація інвазійного матеріала. Саме через це у невеличкому затоні р. Конка (Гола Пристань Херсонської обл.) зараженими трематодою *Sph. bramae* було 8% *Th. fluviatilis*, у рукавах Південного Бугу цією ж трематодою – 10,9 (Демидівка Вінницької обл.) і 12,6% (Семенівка Миколаївської обл.). А в основному руслі річки трематодну інвазію у лунок не відзначено. Це пов'язано з дією ще одного фактора, а саме із **ступенем ізольованості водойм від джерел інвазії**. Для лунок це переважно коропові, рідше хижі риби, кишковими паразитами яких є *Sph. bramae*, і водоплавні птахи (часто свійські) – дефінітивні хазяї трематод з роду *Notocotylus*. Рукава річок з сповільненою течією, добре прогрітою водою, багатшим, ніж у руслі їх фітоценозом, м'якшими донними відкладеннями, різноманітнішою і багатшою кормовою базою приваблюють сюди риб, які розсіюють інвазійний матеріал – яйця *Sph. bramae*. Тут же спостерігаються і скупчення птахів (качки, гуси), з екскрементами яких виділяються у середовище і частково потрапляють у воду яйця трематод (*Notocotylus* sp.). Через низьку швидкість течії (або майже повну її відсутність) інвазійний матеріал залишається у межах місцезнаходжень моллюсків, що сприяє зараженню їх цими паразитами. Невеличкі спокійні, затишні водойми особливо небезпечні щодо зараження лунок трематодами роду *Notocotylus*. Адже існує припущення [32], що моллюски заражаються нею, заковтуючи (разом із кормом) яйця зі сформованими мірацидіями, які виходять з яєць у кишечнику проміжних хазяїв. Залежність ступеня зараженості інших видів моллюсків від ступеня ізольованості водойм відзначалося раніше. Щодо лунок значення цього фактора обговорюється вперше.

Глибина водойм також впливає на рівень зараженості молюсків трематодами. Особливо яскраво це виглядає на мешканцях морів, що зумовлено, швидше всього, набагато більшою там амплітудою глибин порівняно із континентальними водоймами. Лунки належать до мешканців мілководдя. У теплі сезони року вони трапляються переважно на глибинах 0,3–2 м. Цей горизонт товщі води очевидно є найсприятливішим і для інвазійної стадії трематод. Адже саме у межах цих глибин спостерігаються найвищі значення екстенсивності інвазії цих молюсків. Максимальні глибини, на яких нечисельні лунки трапляються влітку, становлять 3–6 м. Жодного разу у таких біотопах виявити інвазованих трематодами лунок нам не вдалося. Так, у р. Тетерів (Житомир) на глибинах 0,2–0,5 м 3% *Th. fluviatilis* було заражено трематодою *Notocotylus* sp. і 9% – *Sph. bramae*. Особини ж, добуті з 3,5–метрової глибини, виявилися вільними від інвазії.

Натомість пізно восени і взимку серед виявлених на таких глибинах молюсків були і інвазовані трематодами особини. Це зумовлене напевно тим, що лункам притаманні сезонні міграції: з настанням осінніх холодів вони перебираються з мілководдя на більші глибини. Внаслідок цих переміщень на великих (для лунок) глибинах і опиняються заражені трематодами особини.

Про вплив **донних відкладень** на ступінь зараженості прісноводних молюсків трематодами дотепер жодні відомості відсутні, нами зауважено, що екстенсивність інвазії лунок трематодами неоднакова у біотопах з твердими і м'якими донними відкладеннями. У водоймах з кам'янистим дном вона, як правило, менша, ніж там, де дно піщано–мулисте, глинисте з намулком або ж мулисте. На наш погляд, причина цього полягає у тому, що в річках із твердим ложем, особливо, нерівним, об нього ушкоджуються яйця і мірацидії трематод, які несе з собою вода. У зв'язку з цим зменшується імовірність зараження, отже, і екстенсивність інвазії проміжних хазяїв теж. За нашими даними, скрізь, де у місцях оселення лунок дно було твердим і нерівним, зараженість їх трематодами була у 2–3 рази нижчою, ніж у біотопах з

м'якими донними відкладеннями. Наприклад, у Західному Бузі (Кам'янка–Бузька Львівської обл.) у біотопі з кам'янистим дном екстенсивність інвазії *Th. fluviatilis* редіями *Sph. bramae* становила 4,6%. У р. Гуйва (Пряжеве Житомирської обл.), де чергуються спокійні, тихоплинні ділянки річки з піщано–мулистим дном і кам'янисті перекати, ці ж молюски виявилися зараженими трематодами на 5,9%. У той же час у біотопах з м'якими донними відкладеннями (р. Інгулець, Снігурівка Миколаївської обл. і р. Збруч, Гусятин Тернопільської обл.) інвазованість *Th. fluviatilis* трематодою *Notocotylus* sp. становила 15 і 22% відповідно.

Багатьма дослідниками доведено, що існує **сезонна і річна динаміка зараженості** молюсків трематодами. З'ясовано, що сезонні зміни ступеня зараженості молюсків трематодами зумовлені сукупною дією багатьох факторів, серед яких провідну роль відіграють погодні (у першу чергу – температурні умови року) і якісні і кількісні зміни складу населення їх популяцій, пов'язані з відродженням молоді і природним відходом старих особин.

Сезонну динаміку екстенсивності інвазії *Th. fluviatilis* трематодами було досліджено на прикладі чотирьох популяцій з різних ландшафтно–кліматичних зон України – Українського (Центрального) Полісся (р. Случ, Городниця Житомирської обл. і р. Жерів, Полч тієї ж області), Лісостепової (рукав Південного Буга, Демидівка Вінницької обл.) і Степової зони (Південний Буг, Семенівка Миколаївської обл.).

Для усіх цих популяцій отримано однакову картину сезонної динаміки екстенсивності інвазії лунок трематодами, а саме: вона представлена на графіку одновершинною кривою, пік якої припадає на другу половину літа (і у трьох з чотирьох випадків на один і той же місяць – липень) (рис. 3. 5–3. 6).

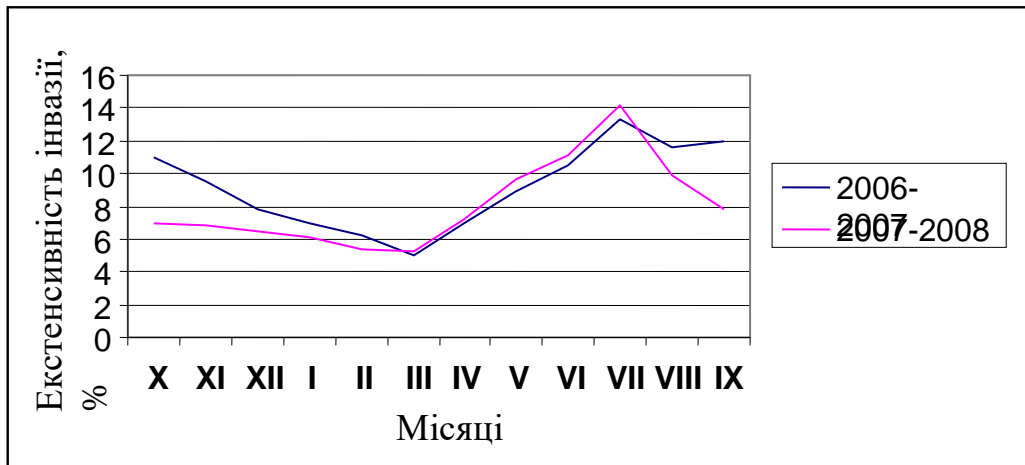


Рис. 3. 5. Сезонна і річна динаміка інвазії *Th. fluviatilis* трематодою ?*S. monostomi* (р. Случ, с. Городниця (Ж.)).

Отже, широтна зональність України, як того можна було очікувати, не позначилася на обговорюваному показнику. Припускаємо, що це є наслідком змін погодної карти України, які відбулися протягом останніх 2–3 десятиліть. Адже за даними, оприлюдненими Гідрометеоцентром України середньорічна температура у сьогоднішній зросла тут на 1,75°C. Отже, клімат став теплішим. А, крім того, зникла різниця у термічних умовах (особливо влітку) між різними ландшафтно–кліматичними зонами України. Температурний режим від Поліської лісової зони і до Степової зони включно став майже однаковим.

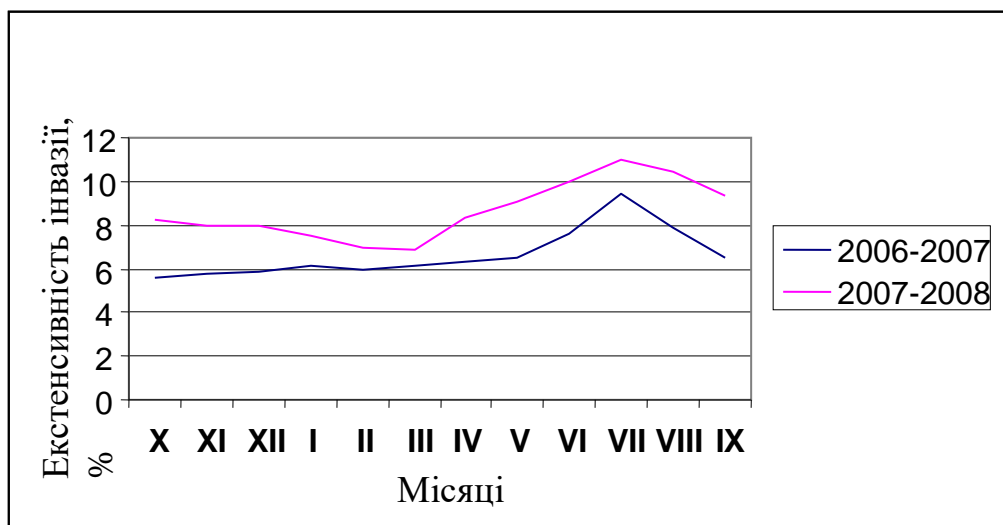


Рис. 3. 6. Сезонна і річна динаміка інвазії *Theodoxus fluviatilis* трематодою *S. tuzura* (р. Жерів, с. Полч (Ж.)).

Іншим проявом сезонної динаміки інвазії молюсків трематодами є зміна кількісного співвідношення різних стадій життєвого цикла цих паразитів у різні сезони року. У обстежених нами лунок вона полягає у тому, що пізно восени і взимку паразитуючі у них трематоди представлені були переважно редіями з зародковими кулями і не повністю сформованими церкаріями. Але близько 23% *Th. fluviatilis* мали редій з церкаріями усіх стадій зрілості. Очевидно це пов'язане з тим, що зими 2006–2007 і 2007–2008 років були дуже теплими і протягом їх життєву активність зберігали не лише молюски, але і їх паразити.

Відзначимо, що для всіх чотирьох популяцій *Th. fluviatilis* отримано дуже близькі помісячні значення екстенсивності інвазії, особливо для случанської (Городниця) і південнобузької (Демидівка) популяцій. Ми пов'язуємо це з двома обставинами. По–перше, подібними температурними умовами усіх сезонів року за період наших спостережень і сприятливістю їх як для молюсків, так і для трематод. По–друге, стабільністю чисельності популяцій молюсків.

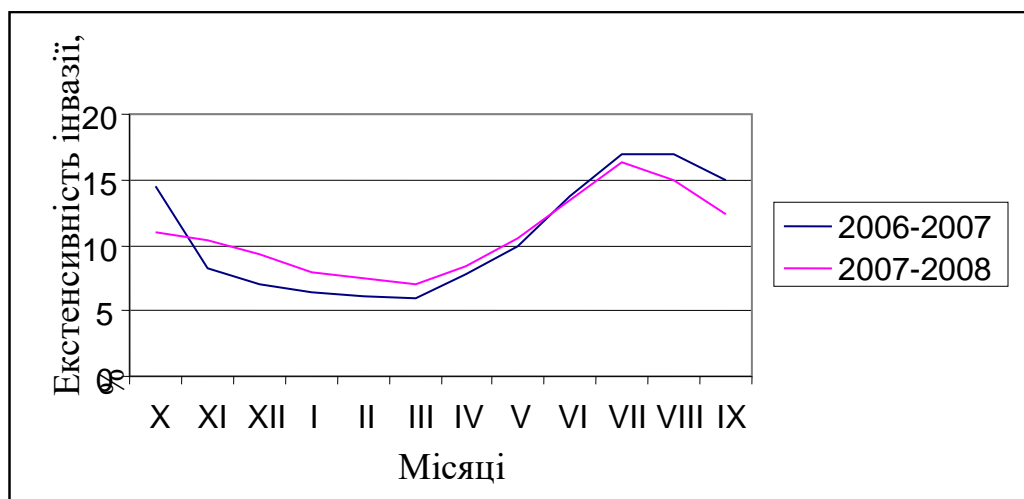


Рис. 3. 7. Сезонна і річна динаміка інвазії *Theodoxus fluviatilis* трематодою *Sph. bratae* (рукав Південного Буга, с. Демидівка (В.)).

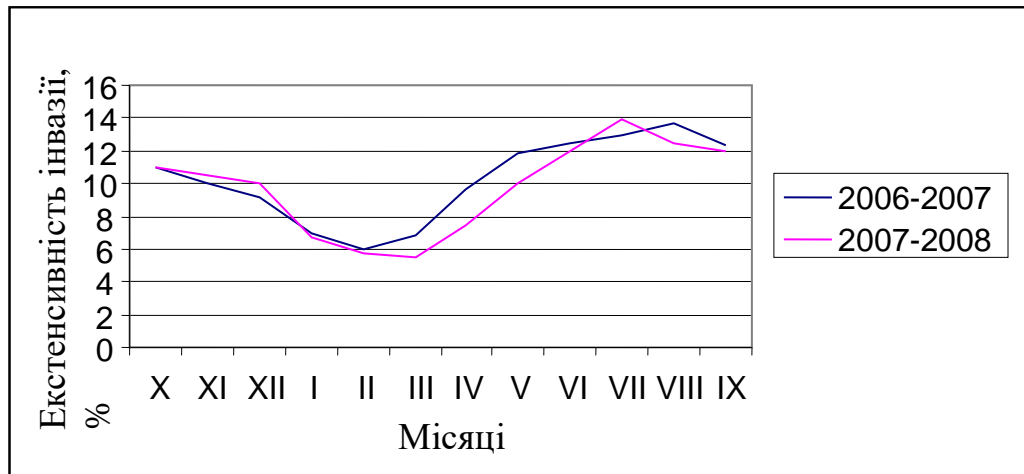


Рис. 3. 8. Сезонна і річна динаміка інвазії *Theodoxus fluviatilis* Sph. *bramae* (Південний Буг, с. Семенівка (М.)).

Уперше про наявність **річних коливань зараженості** молюсків трематодами повідомив К. Везенберг–Лунд, який відзначив, що від року до року у межах одного і того ж біотопу якісний склад трематодофауни молюсків і екстенсивність інвазії їх виявляються дуже мінливими. Наші ж спостереження показали, що протягом 2006–2009 років у всіх щомісячно обстежуваних нами біотопах у складі паразитофауни *Th. fluviatilis* спостерігалися одні і ті ж види трематод. Подібне спостерігала і Т. О. Гінецинська у *Lymnaea ovata* з дельти Волги. Не можна не погодитися з нею в тому, що причиною такої стабільності є те, що у таких біотопах з року на рік зберігаються умови, які забезпечують контакт між проміжними і дефінітивними хазяями і сприяють розвитку личинок і партеніт трематод. До таких умов належать: невелика площа біотопів і, що важливо, певна відокремленість їх від інших ділянок річок; скупченість у них молюсків; наявність тут риби і скупчень качиних птахів. Постійність цих (і низки інших) біотичних і абіотичних чинників і спричиняється до стабільності у таких біотопах трематодофауни лунок.

Для кожного з видів роду *Theodoxus* встановлено екологічні преферендуми за шістьма дослідженими абіотичними факторами середовища. Щодо температурного фактора, то досліджені види можуть бути розміщені в такій послідовності (за збільшенням термофільності): *Th.*

astrachanicus → *Th. danubialis* → *Th. fluviatilis*. З них еврітермним видом є *Th. fluviatilis*, а теплолюбним стенотермним – *Th. astrachanicus*.

Ці молюски переважно є реофілами і реобіонтами. З них реобіонтом (0,3–2,0 м/с) є *Th. danubialis*, реофілом (до 1 м/с) – *Th. fluviatilis*, а реоксеном (0,1–0,3 м/с) – *Th. astrachanicus*.

Усі види цього роду влітку найсприятливіші умови знаходять, перебуваючи на глибинах від 0,01 до 2 м. Взимку ж *Th. fluviatilis* і *Th. danubialis* мігрують на більші глибини (до 5–6 м.). Натомість *Th. astrachanicus* зимує на менших глибинах – до 3 м.

Щодо активної реакції середовища, то усі три види лунок є стеноіонними. Вони віддають перевагу середнім значенням рН, тобто слабколужному середовищу (рН 7,2–7,9).

Лунки України є проміжними хазяями трьох видів трематод (*Sphaerostoma bramae* (O. F. Müll.), *Cercaria myzura* Pagst. та *Notocotylus sp.*) і додатковими хазяями додатковими хазяями двох видів родини Echinostomatidae і Plagiorchiidae. Середня екстенсивність інвазії лунок по Україні становить 5,3%. Найбільше інвазованими з них є *Th. fluviatilis* (максимальна екстенсивність інвазії – 22%).

Ступінь зараженості лунок трематодами залежить від низки факторів: від віку, статі та способу життя молюсків, щільності їх поселення, від глибини водойми, типу донних відкладень, швидкості течії, площі водойми, ступеня ізольованості її від джерел інвазії, сезону року.

РОЗДІЛ 4

ПОШИРЕННЯ МОЛЮСКІВ РОДУ *THEODOXUS* ПО ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

Проаналізовано особливості поширення молюсків роду *Theodoxus* у межах регіону, де проводилися дослідження. Поширення лунок по Україні характеризується горизонтальною та вертикальною зональністю.

В Україні *Th. fluviatilis* поширений у всіх її ландшафтно-кліматичних зонах. У широтному напрямку ареал його охоплює Українське Полісся, Лісостепову і Степову зони. Зустрічається він і у Закарпатті, а на території Карпат – тільки у передгірській зоні (до 500 м над р. м.). Відмічений нами у басейнах усіх великих річок України (рис. 4. 1). Частота трапляння цього виду у межах досліджуваного регіону найбільша серед інших лунок. Останнім часом ареал виду розширився, оскільки є знаходження його у Криму – у річці Чорній, яка впадає у Севастопольську бухту, та в побудованому на ній Чорнорічинському водосховищі. Нами в 2009 р. також знайдений у р. Чорній поблизу Севастополя. Припускають, що цей вид потрапив сюди під час зариблення Чорнорічинського водосховища. Немає жодних згадок про знаходження лунок в інших водоймах Криму, можливо це пов'язано з тим, що річки тут мілководні та часто пересихають, що створює несприятливі умови для подальшої експансії виду по території Криму. Не ясно, чому відсутній він у Північнокримському каналі. Адже є потенційна можливість потрапляння його туди з Каховського водосховища. А от на півночі України ареал цього виду явно скорочується. Наприклад, за останні десятиліття не було жодної знахідки виду в озерах Шацької групи, хоча раніше він тут траплявся.

Тільки у північній частині Азовського моря (Утлюкський лиман) поширений *Th. astrachanicus*. Як бачимо, цей вид просторово відокремлений від *Th. fluviatilis* (рис. 4. 1).

Щодо *Th. danubialis*, то до початку третього тисячоліття вважалося, що цей вид широко розповсюджений мало не по усій території України. Вслід за Й. Бонковським, який одним із перших навів його у своїй монографії, присвяченій молюскам Галичини для України (басейн Дністра), з'явилися численні повідомлення різних авторів про знаходження цього виду і у басейнах Дніпра, Західного та Південного Бугу. Я. І. Старобогатов (Старобогатов, 1970) називає його серед ендеміків Дунайсько-Донської зоогеографічної провінції, котра охоплює басейни річок Чорного та Азовського морів. Але далеко не всі малакологи погоджуються з тим, що в річках басейнів Чорного та Азовського морів (у тому числі і у пониззі Дунаю) поширений саме *Th. danubialis*, вважаючи таке визначення виявлених там лунки хибним. Так, В. В. Аністратенко (Аністратенко, 2001) переконаний у тому, що справжній *Th. danubialis* – це ендемік Середнього Дунаю, який поширений тут лише до Залізних Воріт (знаходяться на кордоні Румунії та колишньої Югославії).

Ми ж не виключаємо можливості поширення цього виду до пониззя Дунаю у зв'язку з побудовою у 1972 р. обвідного судноплавного каналу, після чого дамби гідровузлів електростанцій Залізних Воріт перестали бути тим бар'єром, який обмежував поширення виду по руслу Дунаю до його дельти.

Отже, по території України лунки поширені у річках басейну Балтійського моря та Чорноморсько–Азовського басейну. Розповсюджений по усьому регіону *Th. fluviatilis*. Просторово відмежовується від інших видів *Th. astrachanicus*, що зустрічається лише в Утлюкському лимані. Щодо *Th. danubialis*, то він виявлений у гирлі Дунаю.

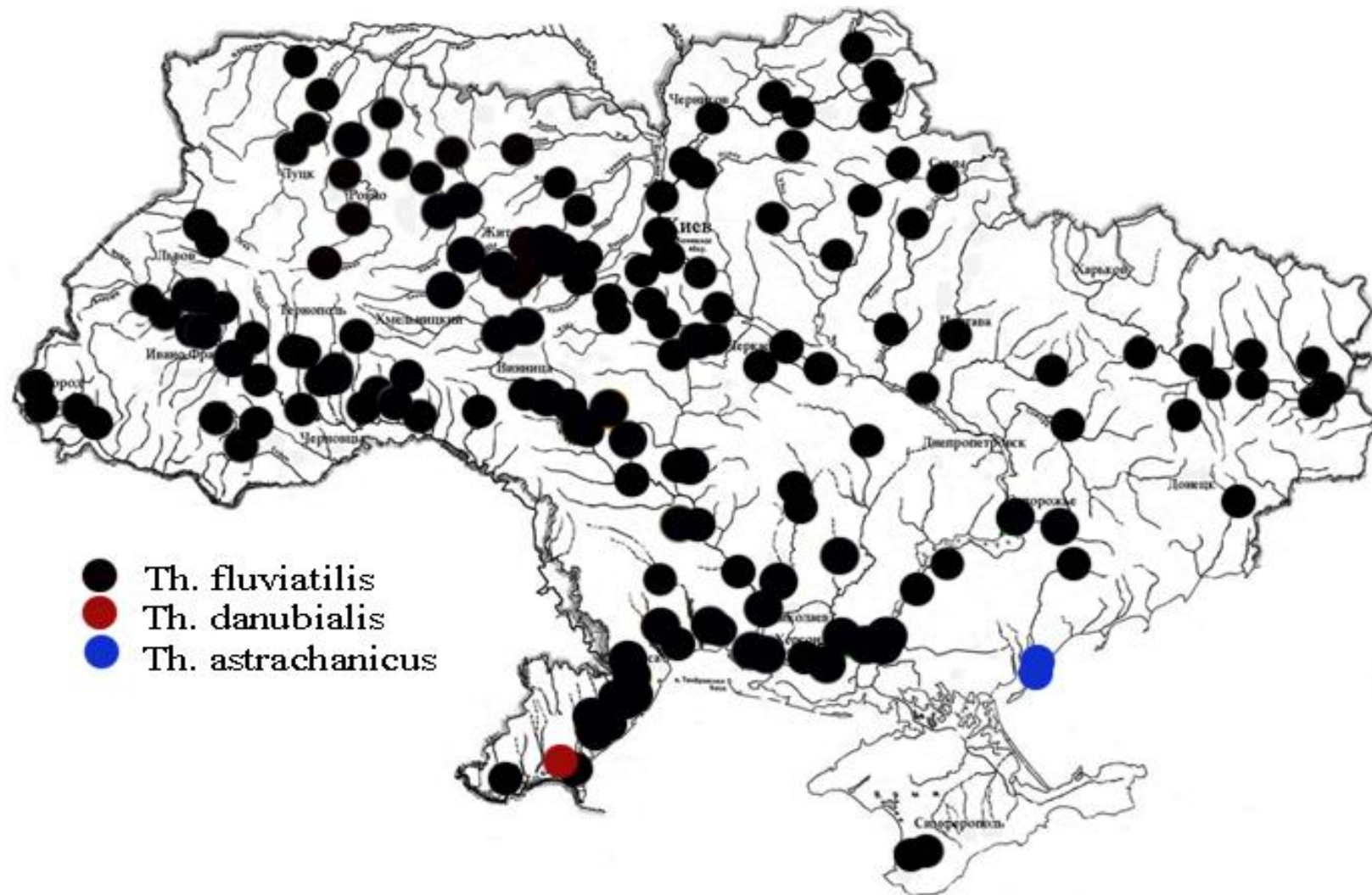


Рис. 4. 1. Місця знаходження молюсків роду *Theodoxus* в межах України (власні збори).

РОЗДІЛ 5

МОРФОЛОГІЧНА ДИСКРЕТНІСТЬ МОЛЮСКІВ РОДУ *THEODOXUS*

5.1. Аналіз конхіологічних особливостей молюсків роду *Theodoxus*

Аналіз якісних конхіологічних ознак підтвердив, що забарвлення фону черепашки не може слугувати надійним критерієм для визначення видів лунок. Хоча характер малюнка дуже варіює у межах кожного виду, якісь певні його типи у кожного з видів все ж таки є переважаючими. У *Th. fluviatilis* тип малюнка черепашки представлений плямисто секторальним (округлі світлі плями на темному фоні або сітка з ліній, що зливаються між собою). На черепашках *Th. astrachanicus* і *Th. danubialis* спостерігається секторально посмугований тип – це зигзагоподібні темні лінії на світлому фоні, що не зливаються між собою. При цьому для *Th. astrachanicus* характерні тоненькі темні поперечні лінії, а для *Th. danubialis* – широкі зигзагоподібні темні поперечні смуги. Щодо забарвлення конхіолінового пояску кришечки, то нами відмічено, що для *Th. danubialis* і *Th. astrachanicus* характерний блідосірий або темносірий колір пояску. У всіх інших видів спостерігається червонувате або помаранчеве забарвлення.

При дисперсійному аналізі усієї сукупності індексів конхіологічних лінійних параметрів виявилось, що найвищим рівнем генералізованої дисперсії характеризуються три індекси: пропорції кришечки ШВК/ШПК та черепашки ШВ/Ш, Д/Ш. Дискримінантний аналіз усієї сукупності лінійних конхіологічних параметрів свідчить про чітке відмежування за цими ознаками *Th. danubialis* і *Th. astrachanicus* від *Th. fluviatilis* та між собою.

Дискримінантний аналіз сукупності індексів лінійних конхіологічних параметрів свідчить про чітке відмежування за цими ознаками *Th. danubialis* і *Th. astrachanicus* від *Th. fluviatilis*. За результатами аналізів конхіологічних лінійних параметрів та індексів *Th. danubialis* і *Th. astrachanicus* чітко відмежовуються між собою та від третього виду за параметрами ШПК, ШВК, ШКП і за значеннями індексів кришечки ШВК/ШПК та черепашки В/Ш, ВВ/Ш, ШВК/ШПК, Ш2О/Ш.

5.2. Аналіз деяких анатомічних особливостей видів роду *Theodoxus*

З'ясовано, що тертки всіх без виключення видів лунок ріпідоглосного типу, мають однакову формулу. Дискримінантний аналіз усієї сукупності лінійних параметрів зубів терток свідчить про низький ступінь надійності цих ознак, недостатній для чіткого розмежування досліджуваних видів.

Результати аналізів лінійних параметрів статевої системи *Th. fluviatilis*, *Th. danubialis*, *Th. astrachanicus*, проведених із застосуванням методів багатовимірної статистики, свідчать про те, що лише *Th. astrachanicus* дискримінує на 85%, інші види не розмежовуються між собою.

5.3. Каріологічна характеристика видів роду *Theodoxus*

Для каріологічного аналізу використано препарати гоніальних клітин самців і самок. Для всіх видів описано каріотип самки (2n) і встановлено його основні морфометричні характеристики. Каріотип самців (2n) описано для чотирьох видів. Препарати, отримані з гоніальних клітин самців інших видів мали незадовільну для аналізу якість. Мейотичні хромосоми (n) на препаратах не виявлені.

Каріотип *Th. danubialis*

Лінійні параметри хромосом диплоїдного набору самки визначено на основі промірів 12 метафазних пластинок (2n) самки.

Диплоїдний набір (2n) самки складається з 26 хромосом. Морфологічна характеристика каріотипу: 2, 5 і 6-та пари хромосом представлені субметацентриками; інші пари метацентричні. Хромосомна формула $2n=20m+6sm=26$. Основне число $FN=52$ (рис. 5.1, табл. 5.1).

Довжина диплоїдного набору $TCL=91,08\pm 0,10$ μm . Хромосоми поступово зменшуються у розмірі від 1-ї до 13-ї пари. Відносна довжина їх варіює від 13,52 (1-ша пара) до 3,86% (13-та пара).

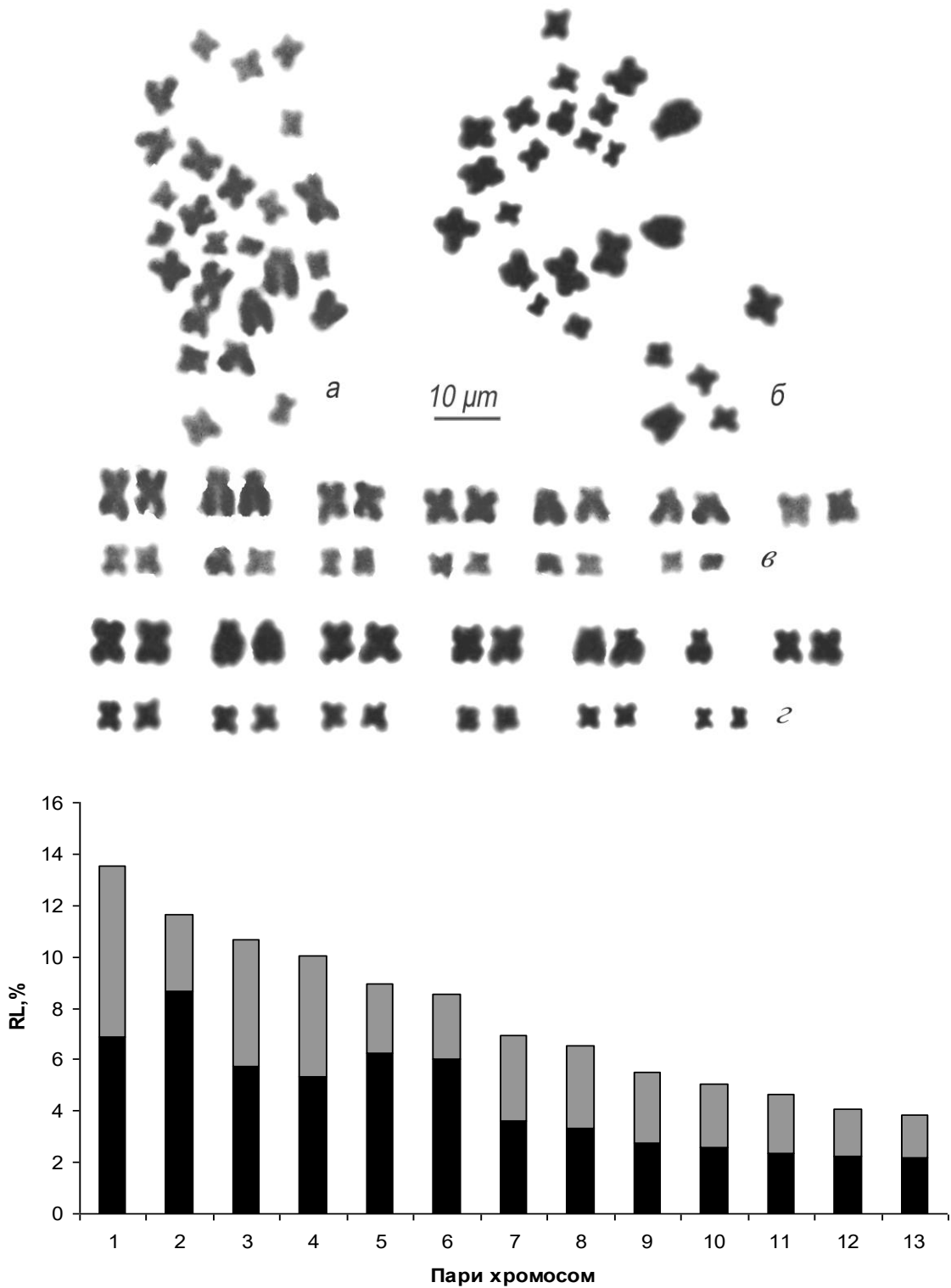
Диплоїдний набір самця включає 25 хромосом. При цьому 6-а хромосома не має гомолога (рис. 5.1)

Таблиця 5.1

Проміри і класифікація хромосом *Th. danubialis*

(RL – відносна довжина, CI – центромерний індекс, SE – стандартна похибка до середнього, m – метацентрики, sm – субметацентрики)

№ пари	La, μm		RL, %		CI, %		Тип
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	
1	6,16	0,01	13,52	0,02	48,90	0,23	m
2	5,31	0,03	11,67	0,05	25,73	0,13	sm
3	4,84	0,02	10,64	0,04	46,04	0,20	m
4	4,57	0,01	10,03	0,03	46,71	0,13	m
5	4,07	0,01	8,93	0,02	30,29	0,09	sm
6	3,88	0,01	8,52	0,02	29,33	0,08	sm
7	3,17	0,01	6,96	0,02	48,36	0,07	m
8	2,97	0,00	6,52	0,01	48,77	0,10	m
9	2,51	0,01	5,51	0,02	49,65	0,05	m
10	2,31	0,01	5,07	0,02	49,08	0,11	m
11	2,13	0,00	4,67	0,01	49,43	0,08	m
12	1,87	0,00	4,10	0,01	46,12	0,14	m
13	1,76	0,00	3,86	0,01	42,89	0,13	m



Д

Рис. 5.1 Каріотип *Th. danubialis* (за даними табл. 5.1):

а – мітотична метафаза самки ($2n=26$); б – мітотична метафаза самця ($2n=25$); в, г – каріограми каріотипів самки та самця відповідно; д – ідіограма каріотипу самки.

Каріотип *Th. astrachanicus*

Лінійні параметри хромосом диплоїдного набору самки визначено на основі промірів 10 метафазних пластинок (2n).

Диплоїдний набір (2n) складається з 26 хромосом. Морфологічна характеристика каріотипу: 2, 3, 5 і 6-та пари хромосом представлені субметацентриками; інші пари метацентричні. Хромосомна формула $2n=18m+8sm=26$. Основне число $FN=52$ (рис. 5.2, табл. 5.2). Довжина диплоїдного набору $TCL=91,40\pm 0,12$ μm . Хромосоми поступово зменшуються у розмірі від 1-ої до 13-ої пари. Відносна довжина їх варіює від 13,45 (1-ша пара) до 3,85% (13-та пара).

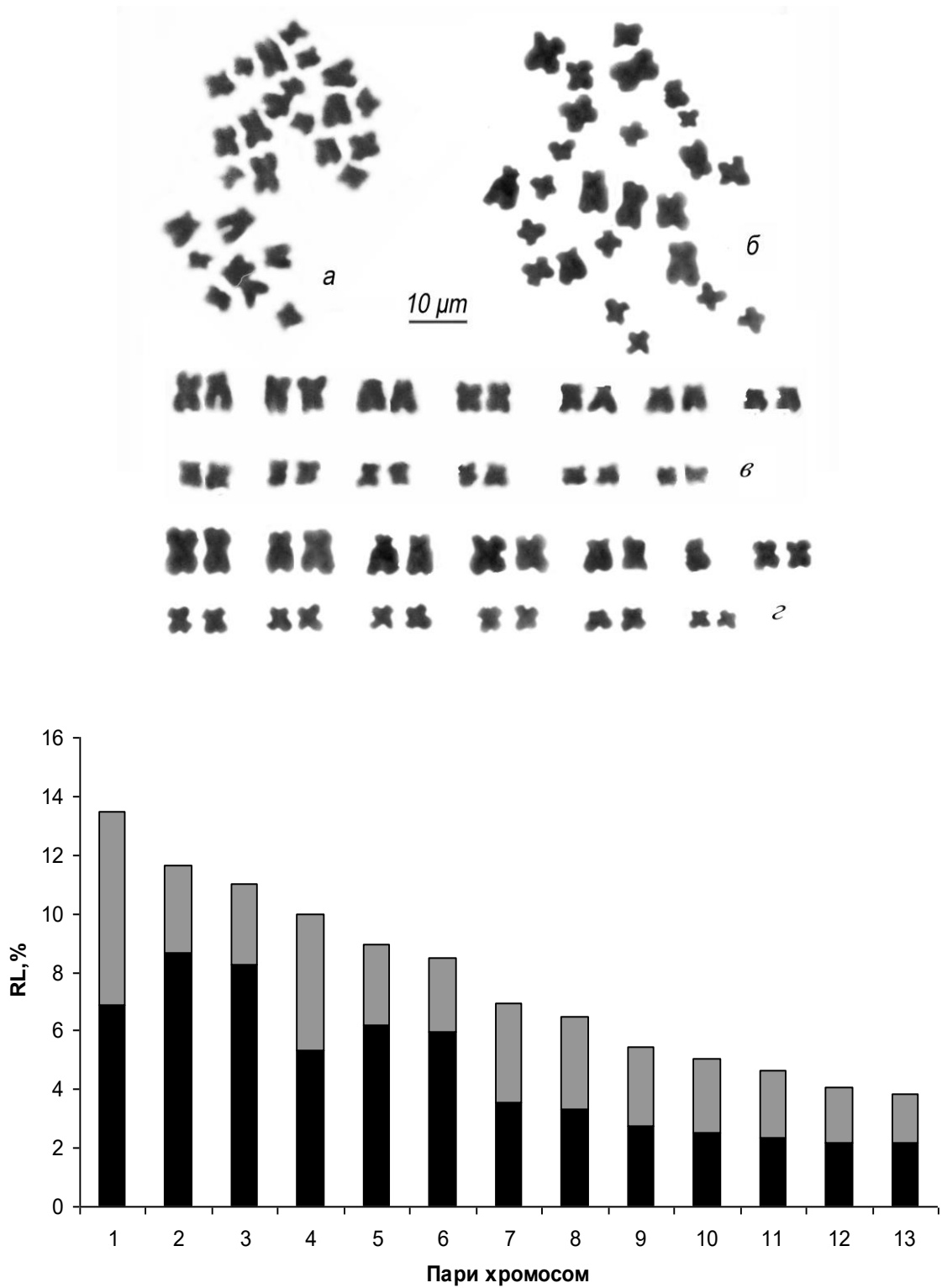
Диплоїдний набір самця включає 25 хромосом. При цьому 6-та хромосома не має гомолога (рис. 5.2). Морфологію хромосом виду у метафазі мітозу описано вперше.

Таблиця 5. 2

Проміри і класифікація хромосом *Th. astrachanicus*

(RL – відносна довжина, Cі – центромерний індекс, SE – стандартна похибка до середнього, m – метацентрики, sm – субметацентрики)

№ пари	La, μm		RL,%		C I, %		Тип
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	
1	6,15	0,02	13,45	0,05	49,01	0,26	m
2	5,32	0,04	11,65	0,08	25,69	0,19	sm
3	5,03	0,04	11,01	0,08	25,07	0,35	sm
4	4,57	0,01	9,99	0,02	46,73	0,13	m
5	4,08	0,01	8,92	0,03	30,28	0,16	sm
6	3,87	0,01	8,47	0,02	29,27	0,13	sm
7	3,17	0,01	6,93	0,02	48,49	0,12	m
8	2,97	0,01	6,50	0,02	48,75	0,09	m
9	2,49	0,01	5,46	0,01	49,54	0,07	m
10	2,30	0,01	5,02	0,03	49,22	0,09	m
11	2,12	0,01	4,64	0,02	49,53	0,07	m
12	1,87	0,01	4,10	0,01	46,25	0,16	m
13	1,76	0,01	3,85	0,01	42,91	0,21	m



Д

Рис. 5.2. Кариотип *Th. astrachanicus* (за даними табл. 5.2):

а – мітотична метафаза самки ($2n=26$); б – мітотична метафаза самця ($2n=25$); в, г – кариограми каріотипів самки та самця відповідно; д – ідіограма каріотипу самки.

Каріотип *Th. fluviatilis*

Лінійні параметри хромосом диплоїдного набору самки визначено на основі промірів 12 метафазних пластинок (2n).

Диплоїдний набір (2n) складається з 26 хромосом. Морфологічна характеристика каріотипу: 2 пара хромосом представлена субтелоцентриками; 5 та 6 – субметацентриками, інші пари метацентричні. Хромосомна формула $2n=20m+4sm+2st=26$. Основне число FN=52 (рис. 5.3; табл. 5.3). Довжина диплоїдного набору $TCL=92,26\pm 0,08$ μm . Хромосоми поступово зменшуються у розмірі від 1-ї до 13-ї пари. Відносна довжина їх варіює від 13,29 (1-ша пара) до 3,83% (13-та пара).

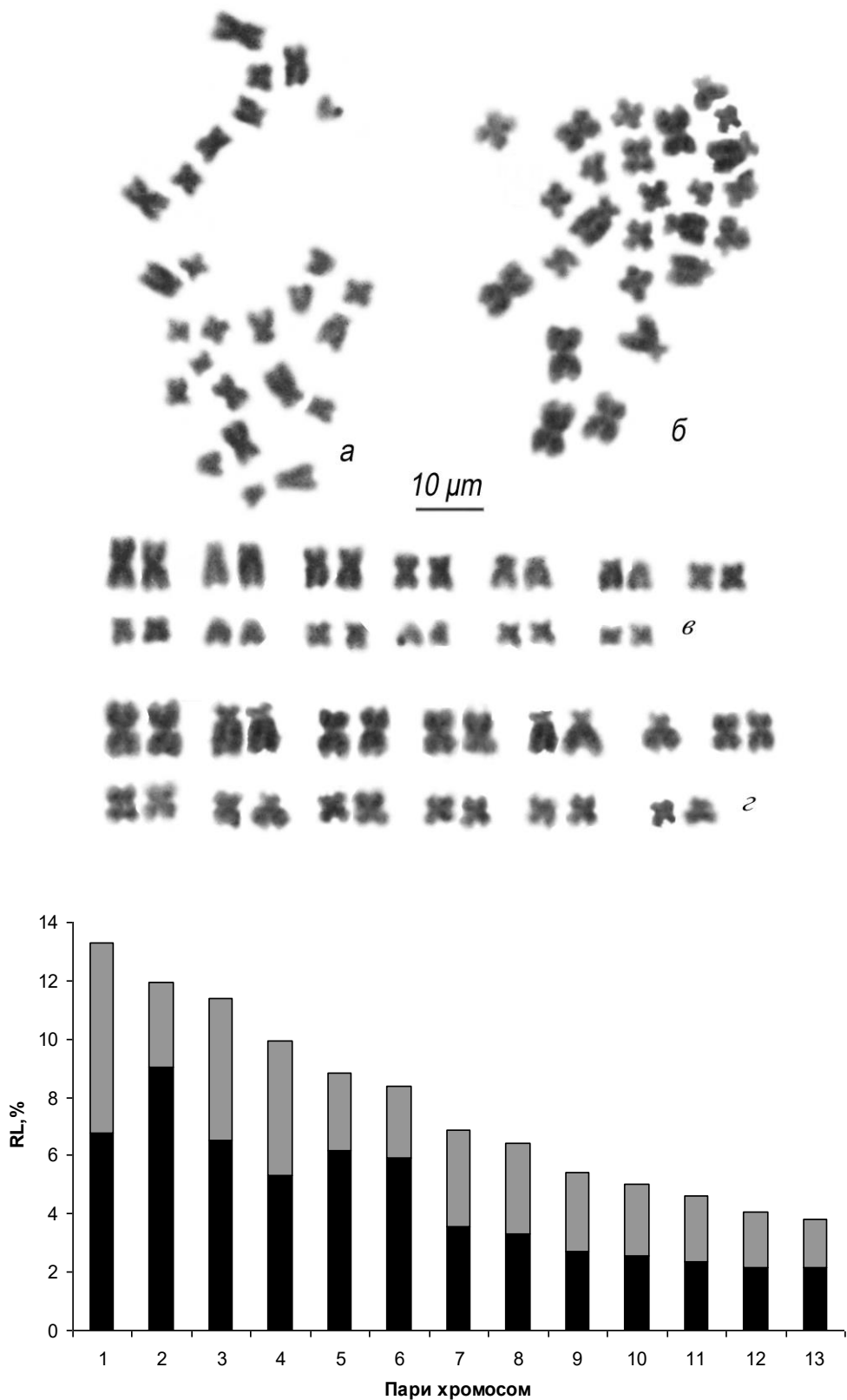
Диплоїдний набір самця включає 25 хромосом. При цьому 6-а хромосома не має гомолога (рис. 5.3)

Таблиця 5.3

Проміри і класифікація хромосом *Th. fluviatilis*

(RL – відносна довжина, Ci – центромерний індекс, SE – стандартна похибка до середнього, m – метацентрики, sm – субметацентрики, st - субтелоцентрики)

№ пари	La, μm		RL,%		C I, %		Тип
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	
1	6,13	0,02	13,29	0,03	48,97	0,22	m
2	5,51	0,02	11,93	0,04	24,12	0,12	st
3	5,26	0,01	11,39	0,01	42,60	0,07	m
4	4,59	0,01	9,94	0,02	46,58	0,14	m
5	4,08	0,01	8,84	0,02	30,36	0,09	sm
6	3,87	0,01	8,38	0,01	29,30	0,09	sm
7	3,16	0,00	6,86	0,01	48,37	0,09	m
8	2,97	0,01	6,44	0,01	48,62	0,11	m
9	2,50	0,00	5,41	0,01	49,60	0,07	m
10	2,31	0,01	5,00	0,02	48,94	0,09	m
11	2,13	0,01	4,62	0,01	49,39	0,08	m
12	1,87	0,00	4,06	0,01	46,29	0,12	m
13	1,76	0,00	3,83	0,01	43,02	0,15	m



Д

Рис. 5.3. Каріотип *Th. fluviatilis* (за даними табл. 5.3):

а – мітотична метафаза самки ($2n=26$); б – мітотична метафаза самця ($2n=25$); в, г – каріограми каріотипів самки та самця відповідно; д – ідіограма каріотипу самки.

5. 4. Порівняльний аналіз каріотипів

Каріотипи досліджених видів роду *Theodoxus* відзначаються значною консервативністю. Вони характеризуються однаковим диплоїдним числом хромосом ($2n = 26$ у самок та $2n = 25$ у самців) та основним числом ($NF=52$ у самок та $NF=50$ у самців). Відомо, що для молюсків роду *Theodoxus* притаманний хромосомний механізм визначення статі XX – X0. Отже відмінності в числі хромосом між каріотипами самців та самок пов'язані з наявністю у самок двох статевих хромосом - субметацентриків 6-ї пари. Тоді як у самців вона представлена лише одним гомологом.

Подібними виявились досліджувані види за довжиною диплоїдного набору. Однак аналіз відносної довжини хромосом та центромерного індексу дозволив встановити ряд вірогідних відмінностей між деякими з них.

Так, *Th. danubialis* та *Th. astrachanicus* вірогідно відрізняються між собою за відотною довжиною 3 та 6-ї пар хромосом та від решти видів за відотною довжиною більшості пар хромосом (табл. 5.8). Однак, як видно з малюнка 5.1, ці відмінності мінімальні і не можуть бути використані як діагностичні ознаки.

Більш чіткі відмінності спостерігаються за центромерним індексом (табл. 5.8, рис. 5.8). Так *Th. danubialis* та *Th. astrachanicus* надійно диференціюються за центромерним індексом третьої пари хромосом. У першого з них ця пара хромосом представлена метацентриками ($Ci = 46,04\%$), тоді як у другого – субметацентриками ($Ci = 25,07\%$).

У решти видів третя пара представлена метацентриками, але значення центромерного індексу у них вірогідно нижчі порівняно з *Th. danubialis*. Окрім цього, у *Th. danubialis* та *Th. astrachanicus* друга пара хромосом представлена субметацентриками, а у всіх інших видів – субтелоцентриками, і відмінності у значеннях центромерних індексів вірогідні (табл. 5.9, рис. 5.9).

5. 5. Еволюційно-генетична дискретність лунок України

Методом електрофорезу у 7,5% поліакриламідному гелі водних екстрактів м'яких тканин трьох видів лунок (*Th. fluviatilis*, *Th. astrachanicus*, *Th. danubialis*) досліджено алозимну мінливість таких ферментів: аспаратамінотрансферази (Aat), малатдегідрогенази (Mdh) та неспецифічної естерази (Es), що кодуються відповідними локусами *Aat*, *Mdh*, *Es-1*, *Es-2*, *Es-3*.

Спектр *Aat* кодується одним слабopolіморфним локусом, електрофоретичні спектри продуктів якого представлені константними гомозиготами *Aat-1*^{90/90} та *Aat-1*^{100/100} (рис 5.4).

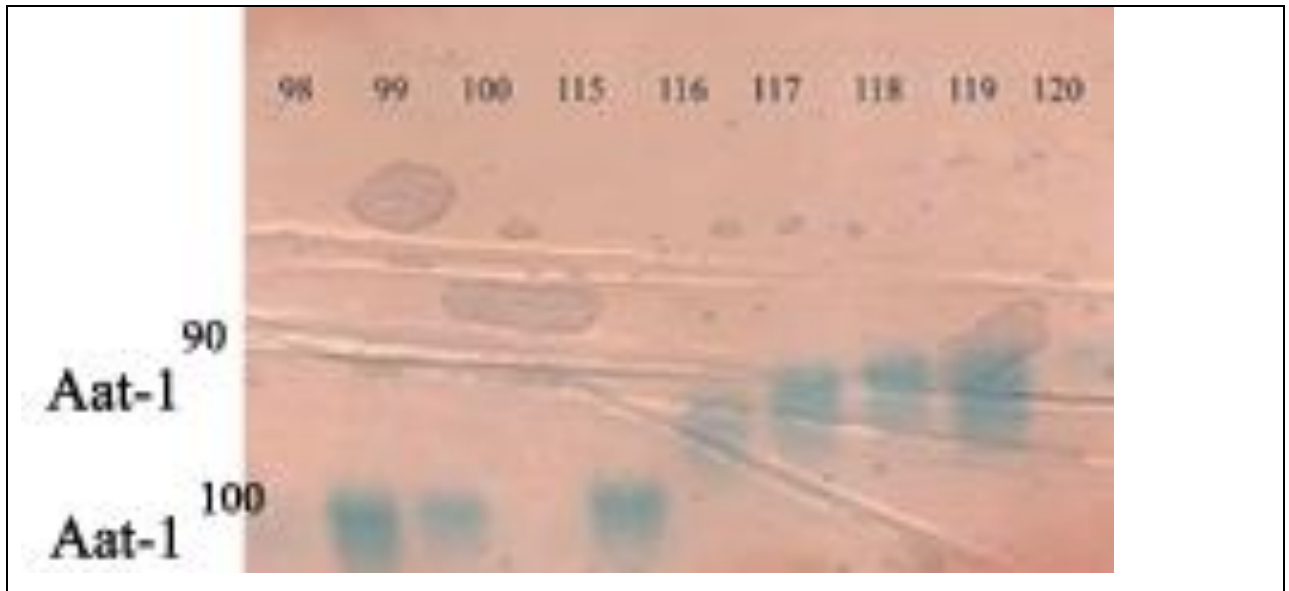


Рис. 5. 4. Мінливість спектрів аспаратамінотрансферази (*Aat*) у видів роду *Theodoxus*: 98, 99, 100, 115 – представники *Th. fluviatilis*, 116, 117, 118, 119, 120 – *Th. danubialis*, *Th. astrachanicus*.

Спектри неспецифічних естераз (*Es*) кодуються трьома локусами. При цьому локус *Es-1* виявився мономорфним, а електрофоретичні спектри продуктів локусів *Es-2* та *Es-3* представлені константними гомозиготами (*Es-2*^{100/100} та *Es-2*^{110/110} і відповідно *Es-3*^{100/100} та *Es-3*^{110/110}) (рис. 5. 5).

Спектр *Mdh* кодується одним помірно поліморфним локусом, представленим трьохалельною системою (*Mdh*¹⁰⁰, *Mdh*¹²⁵ та *Mdh*¹⁵⁰) (рис. 5. 6)

У всіх досліджених популяціях *Th. fluviatilis* локуси *Aat*, *Es-2*, *Es-3* та *Mdh* були мономорфні і представлені гомозиготними генотипами *Aat*-1^{100/100}, *Es-2*^{100/100}, *Es-3*^{100/100} та *Mdh*^{100/100} відповідно.

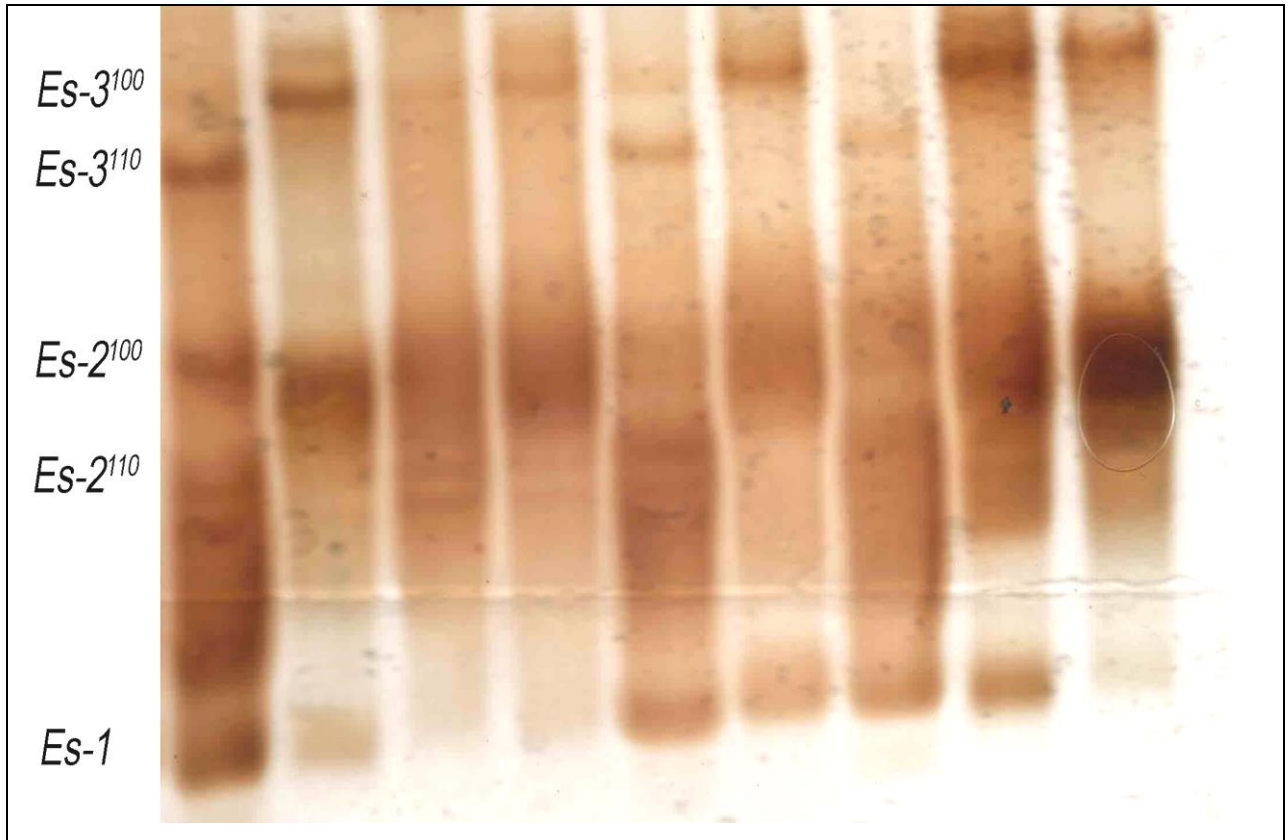


Рис. 5. 5. Мінливість спектрів неспецифічних естераз (*Es*) у молюсків роду *Theodoxus*.

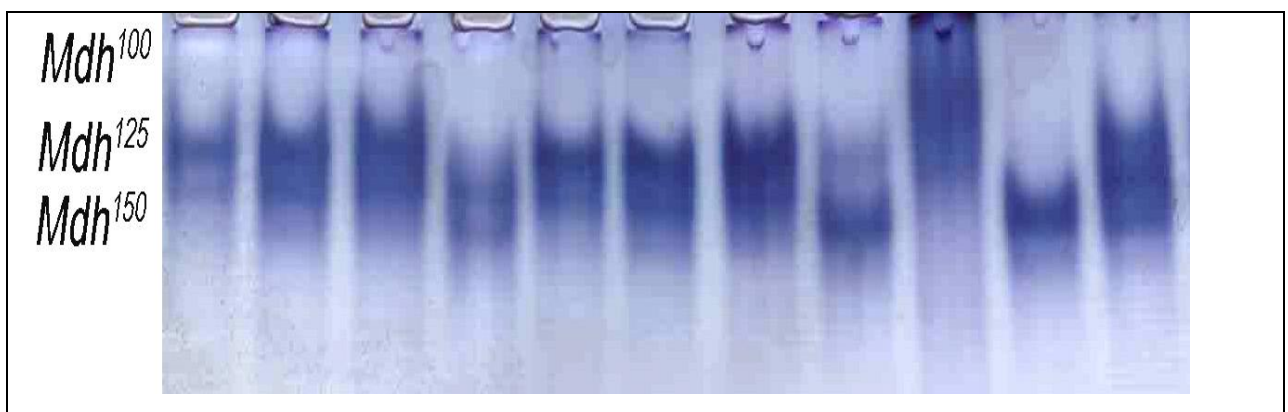


Рис. 5. 6. Мінливість спектрів малатдегідрогенази (*Mdh*) у молюсків роду *Theodoxus*.

Алозимна мінливість молюсків роду *Theodoxus* фауни України

Локус	Алеель	Види									
		<i>Th. fluviatilis</i>								<i>Th. astrachanicus</i>	<i>Th. danubialis</i>
		1*	2	3	4	5	6	7	8	19	20
<i>Aat</i> -1	90									1	1
	100	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Es</i> -3	100	1	1	1	1	1	1	1	1		
	110									1	1
<i>Es</i> -2	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	110										1
<i>Mdh</i>	100	1	1	1	1	1	1	1	1		1
	125									0,4	
	150									0,6	

* Локус *Es*-1 інваріантний.

У *Th. astrachanicus* локуси *Aat*, *Es*-2 та *Es*-3 також були мономорфні і представлені гомозиготними генотипами $Aat -1^{90/90}$, $Es-2^{100/100}$ та $Es-3^{110/110}$ відповідно. Локус *Mdh* виявився поліморфним і представлений трьома генотипами $Mdh^{125/125}$, $Mdh^{125/150}$ та $Mdh^{150/150}$ (табл. 5. 4).

У *Th. danubialis* локуси *Aat*, *Es*-2, *Es*-3 та *Mdh* були представлені лише гомозиготними генотипами $Aat-1^{90/90}$, $Es-2^{110/110}$, $Es-3^{110/110}$ та $Mdh^{100/100}$ відповідно.

Отримані результати доводять еволюційно-генетичну дискретність видів лунок, про що свідчать фіксації альтернативних алелів по п'яти з шести досліджених локусів.

Так, *Th. danubialis* характеризується фіксаціями альтернативних щодо *Th. fluviatilis* алелів трьох локусів (*Aat*, *Es-2*, *Es-3*), а по відношенню до *Th. astrachanicus* – двох (*Mdh*, *Es-3*). При цьому у останнього із згаданих вище видів локус *Mdh* виявився поліморфним і його генотики у вибірці розподіляються відповідно до закону Харди-Вайнберга ($Mdh^{125/125} = 17$ (12,5); $Mdh^{125/150} = 16$ (15) $Mdh^{150/150} = 4$ (4,5) ($\chi^2 = 1,74$; d.f. = 2; $p > 0,05$). Генетична дивергенція *Th. fluviatilis* і *Th. astrachanicus* знайшла відображення у фіксаціях алелей трьох локусів (*Aat*, *Mdh*, *Es-3*).

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

- В** – висота черепашки;
ВВ – висота вустя;
Д – довжина черепашки;
Ш – ширина черепашки;
ШВ – ширина вустя;
ШВК – ширина вапнякової частини кришечки;
ШКП – ширина колюмелярної площадки;
ШПК – ширина пояску кришечки;
ШО1 – ширина першого оберта;
ШО2 – ширина другого оберта.
ВО1 – висота основи ініціального зуба тертки;
ВОР – висота основи рахідального зуба;
ВР1 – висота ріжучої частини ініціального зуба;
ВРР – висота ріжучої частини рахідального зуба;
Ш1 – ширина ініціального зуба;
ШК – ширина крайового зуба;
ШР – ширина рахідального зуба;
ШС – ширина субцентрального зуба;
Ш1П – ширина першого парацентрального зуба;
Ш2П – ширина другого парацентрального зуба.
ДКО – довжина копулятивного органа;
ДНКС – довжина ніжки копулятивної сумки;
ДНС – довжина ніжки сім'яприймача;
ДП – довжина простати;
ДРКС – довжина резервуара копулятивної сумки;
ДРС – довжина резервуара сім'яприймача;
ШКО – ширина копулятивного органа;

ШНК – ширина ніжки копулятивної сумки;

ШНС – ширина ніжки сім'яприймача;

ШП – ширина простати;

ШРКС – ширина резервуара копулятивної сумки;

ШРС – ширина резервуара сім'яприймача.

Адміністративний поділ України:

Він. – Вінницька область;

Вол. – Волинська область;

Д. – Дніпропетровська область;

Дн. – Донецька область;

Ж. – Житомирська область;

З. – Закарпатська область;

Зп. – Запорізька область;

І.-Ф. – Івано-Франківська область;

К. – Київська область;

Кр. – Кіровоградська область;

Л. – Львівська область;

Лг. – Луганська область;

М. – Миколаївська область;

Од. – Одеська область;

П. – Полтавська область;

Р. – Рівненська область;

С. – Сумська область;

Т. – Тернопільська область;

Х. – Херсонська область;

Хар. – Харківська область;

Хм. – Хмельницька область;

Ч. – Черкаська область;

Чн. – Чернівецька область;

Черн. – Чернігівська область.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Айала Ф. Современная генетика. Т. 3 / Ф. Айала, Дж. Кайгер; [пер. с англ. А. Д. Базыкина]. – М.: Мир, 1988. – С. 109–136, 167–191, 303–319.
2. Антропогенная трансформация пресноводных малакоценозов Украины / А.П. Стадниченко, О.В. Павлюченко, О.И. Уваева [и др.] // Живые объекты в условиях антропогенного пресса: материалы X междунар. науч.-практ. экол. конф., 15–18 сент. 2008 г. – Белгород: ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008. – С. 206–207.
3. Акрамовский Н. Н. Моллюски (Mollusca) / Н. Н. Акрамовский // Фауна Армянской ССР. – Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. – 268 с.
4. Алекин О. А. Основы гидрохимии / О. А. Алекин. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – 442 с.
5. Алексенко Б. М. Спостереження над гетерохромосомами Mollusca / Б. М. Алексенко // Зб. пр. біол. ін-ту ім. Хв. Омельченка. – К.: Київ-Друк, 1927. – С. 123–149.
6. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
7. Анистратенко В.В. Моллюски семейств Neritidae, Viviparidae, Lithoglyphidae и Purgulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из киммерийских отложений Абхазии / В.В. Анистратенко, П.Ф. Гожик // Вестн. зоол. – 1995. – № 1. – С. 3–13.
8. Анистратенко В. В. Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны Украины / В. В. Анистратенко // Вестн. зоологии. – 1998. – № 8. – С. 67–114.

9. Анистратенко О. Ю. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово–Черноморского бассейна / О. Ю. Анистратенко, Я. И. Старобогатов, В. В. Анистратенко // Вестн. зоологии. – 1999. – № 3. – С. 12–35.
10. Анистратенко В. В. Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia / В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко // Фауна Украины: в 40 т. / НАН Украины, Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена. – К.: Велес, 2001. – Т.29: Моллюски, вып. 1, кн. 1. – 240 с.
11. Аракелова Е. С. Дыхание, рост и индивидуальная продукция гастропод *Lithoglyphus naticopoda* С. Pfeiffer и *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov (Mollusca : Gastropoda) из дельты Волги / Е. С. Аракелова // Журн. общ. биологии. – 1999. – № 3 – С. 330–343.
12. Белінг Д. О. Науково–дослідна робота Дніпровської біологічної станції за 1928 р. / Д. О. Белінг // Тр. фіз.–мат. відділу Всеукр. акад. наук. – 1929. – Т. 11, № 3. – С. 197–138.
13. Белецкий П. О. Материалы к познанию фауны моллюсков России. Моллюски Gastropoda Харьковской губернии / П. О. Белецкий // Тр. Харк. о–ва испытателей природы. – 1918. – Т. 49. – С. 69–110.
14. Бекмурзаев Б. П. Распространение, выживание и дыхание некоторых беспозвоночных юга Урала в воде различной солености / Б. П. Бекмурзаев // Тр. ВНИИ мор. рыб хоз-ва и океана. – 1970. – № 6. – С. 185–191.
15. Березкина Г. В. Функциональная морфология половой системы *Theodoxus fluviatilis* / Г. В. Березкина // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. – С.Пб., 2007. – С. 16–19.
16. Білоус Л. О. Сучасний стан прісноводної малакофауни Великої Волині / Л.О. Білоус, А.М. Богачова, Ю.В. Шубрат // Волинь очима молодих науковців: минуле, сучасне, майбутнє: матеріали II Міжнар. наук.-

- практ. конф. аспірантів і студентів. – Луцьк: РВВ „Вежа” Волин. Нац. ун-ту ім. Лесі Українки, 2008. – Т. 2. – С. 230–231.
17. Богатов В. В. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: определитель / В. В. Богатов, М. М. Затравкин // – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 172 с.
 18. Богачова А. М. Моллюски (Gastropoda: Neritidae, Valvatidae) як біоіндикатори забруднення водного середовища / А. М. Богачова, Ю. В. Шубрат // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2008. – №3 (37). – С. 14–15.
 19. Богачева А. Н. Пресноводные моллюски в урбосистемах Крыма / А.Н. Богачева, Ю.В. Тарасова, А.П. Стадниченко // Вестн. Мордовского ун-та. – 2009. – Вып. 1. – С. 11–13.
 20. Богачова А. М. Про деяких моллюсків–вселенців у прісні водойми України / А. М. Богачова, Ю. В. Тарасова (Шубрат) // Молодь і поступ в біології: зб. тез V Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів, 12–15 трав. 2009 року. – Львів, 2009. – С. 139–140.
 21. Бутенко О. И. Моллюски прибрежных мелководий Одесского залива / О. И. Бутенко // Экология моря. – 2000. – – Вып. 52. – С. 44–47.
 22. Бутенко О. И. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) в Одесском заливе Черного моря / О. И. Бутенко // Экология моря. – 2001. – – Вып. 58. – С. 27–28.
 23. Вагин В. Л. О биологических *Chaetogaster limnaei* Baer / В. Л. Вагин // Доклады АН СССР. – 1946. – Т. 51, № 6. – С. 479–482.
 24. Вергун Г. И. О фауне личинок трематод в моллюсках р. Северного Донца и его пойменных водоемов в районе среднего течения / Г. И. Вергун // Тр. науч.-исслед. и-та биологии биол фак. Харьк. ун-та. – 1957. – Т. 30. – С. 147–166.
 25. Владимирский Н. Д. Наши пресноводные моллюски / Н. Д. Владимирский . – М. : Наука, 1927. – 230с.

26. Вплив антропогенного забруднення довкілля на прісноводну малакофауну України / Л.А. Білоус, А.М. Богачова, О.Д. Коршунова [та ін.] // Біологія: від молекули до біосфери: матеріали III Міжнар. конф. молодих науковців, (Харків, 18–21 листоп. 2008 р.). – Х.: СПД ФО Михайлов Г.Г., 2008. – С. 356–357.
27. Вплив зростання трансформації навколишнього середовища на паразитофауну прісноводних молюсків / А. П. Стадниченко, О. І. Уваєва, О. В. Павлюченко [та ін.] // XIV конф. Укр. наук. т-ва паразитологів: тези доп., (Ужгород, 21-24 верес. 2009 р.) / відп. ред. І. А. Акімов. – К., 2009. – С. 105–106.
28. Вразливі та зникаючі види черевоногих молюсків України як наслідок антропогенного пресінгу / А. П. Стадниченко, В. К. Гирич, А. М. Богачова, Ю. В. Шубрат // Розвиток наукової думки – 2008: матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., (Миколаїв, 10 жовт. 2008р.). – Миколаїв: ТОВ „Ажур-Експерт”, 2008. – С. 24–25.
29. Гарбар А. В. Кариотипы моллюсков рода *Theodoxus* (Mollusca, Gastropoda) фауны Украины / А. В. Гарбар, Ю. В. Тарасова // Кариосистематика беспозвоночных животных V: материалы Междунар. конф., 16–20 авг. 2010 г. – Новосибирск, 2010. – С. 34.
30. Гилёва Э. А. Хромосомная изменчивость и эволюция / Э. А. Гилёва. – М.: Наука, 1990. – 140 с.
31. Гинецинская Т. А. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности / Т. А. Гинецинская, Г. А. Штейн // Вестник ЛГУ. – 1961. – № 15. – С. 60–72.
32. Гинецинская Т. А. Трематоды. Их жизненные циклы, биология и эволюция / Т. А. Гинецинская. – Л.: Наука, 1968. – 411 с.
33. Глузман К. Я. Влияние малощетинкового червя *Chaetogaster limnaei* Вагн, 1827 на окаймленных катушек и их зараженность возбудителем

- лиорхозной инвазии / К. Я. Глузман // Паразиты водных беспозвоночных животных. – Львов: ЛГУ, 1972. – С. 17-19.
34. Голиков А. Н. Понто-каспийские брюхоногие моллюски в Азово-Черноморском бассейне / А. Н. Голиков, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1966. – Т.45, №3. – С. 352–362.
35. Гонтя Ф. А. Моллюски притоків нижньої ділянки Дністра / Ф. А. Гонтя // Малі водойми України та питання їх охорони. – К.: Наук. думка, 1980. – С. 16–17.
36. Гонтя Ф. А. Распределение и динамика численности моллюсков биоценозов Дубоссарского водохранилища / Ф. А. Гонтя // Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. – Л.: Наука, 1983. – С. 112–114.
37. Гонтя Ф. А. Некоторые итоги изучения моллюсков водоймах бассейнов Днестра / Ф. А. Гонтя // Моллюски: их система, эволюция и роль в природе. – Л.: Наука, 1975. – С. 60–62.
38. Гонтя Ф. А. Моллюски Кучурганского лимана / Ф. А. Гонтя // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения. – Л.: Наука, 1971. – С. 82–83.
39. Грабовська Ю. М. Екологічна характеристика молюсків роду *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) України / Ю. М. Грабовська, Ю. В. Тарасова // Біологічні дослідження 2010: матеріали конф. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2010. – С. 15.
40. Дегтяренко О. В. Сучасний стан річок Північного Приазов'я / О. В. Дегтяренко // Матеріали Всеукр. наук. конф., присвяч. 175-річчю заснування кафедри зоології, (Київ – Канів, 15-18 верес. 2009 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – С. 142–146.
41. Дедю И. И. Состав и количественная характеристика донной фауны реки Прут / И. И. Дедю, В. Г. Мушинский // Лимнологические исследования Дуная. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 299–303.

42. Делямуре С. Л. Рыбы пресных водоёмов / С. Л. Делямуре. – Симферополь, 1996. – 66 с.
43. Дулькин А. Л. Влияние химического состава воды на изменение видового состава моллюсков некоторых лиманов северо-западного Причерноморья / А. Л. Дулькин, Н. В. Бурлакова, Н. А. Кузьменко // Моллюски: вопросы теоретической и практической малакологии. – Л.: Наука, 1965. – С. 82–83.
44. Екологічний стан Житомирщини / А. П. Стадниченко, Г. Є. Киричук, Л. М. Янович, Р. К. Мельниченко [та ін.] // Экология городов и рекреационных зон. – Одесса: Астропринт, 1998. – С.151–155.
45. Жадин В. И. Материалы по фауне пресноводных моллюсков бассейна р. Северного Донца / В. И. Жадин // Тр. Харьк. т-ва дослідників природи. – 1929. – № 52. – С. 77–100.
46. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 46–376.
47. Жадин В. И. Методы гидробиологических исследований / В. И. Жадин // Жизнь пресных вод СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 279–382.
48. Жадин В. И. Методы гидробиологических исследований / В. И. Жадин. – М.: Высшая школа, 1960. – 189 с.
49. Журавель П. А. Заселение Николаевского "Южного водохранилища" Украины фауной лиманного комплекса через каналы / П. А. Журавель // Зоол. журн. – 1963. – Т. 47, № 1. – С. 28–31.
50. Журавель П. А. Об акклиматизации фауны лиманного типа в водохранилищах Украины / П.А. Журавель // Гидробиол. журн. – 1965. – №3. – С. 55–65.

51. Загоровский Н. А. Материалы к системе биоценозов Одесского залива / Н. А. Загоровский, Д. М. Рубинштейн // Записки об-ва сел. хоз-ва Южной России. – 1976. – Вып. 1. – С. 203–244.
52. Загубиженко Н.И. Роль моллюсков в донных биоценозах водоемов рыбхозов Степной зоны Украины / Н.И. Загубиженко, И.П. Лубянов // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения: сб. – Л., 1971. – Т. 4. – С. 77–78.
53. Заренков Н. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных / Н. А. Заренков // Моллюски. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 125–130.
54. Затравкин М. М. Гидромалакофауна среднего течения реки Северный Донец / М. М. Затравкин // Зоол. журн. – 1980. – №11. – С. 739–742.
55. Захваткін В. І. Посібник з мікроскопічної техніки / В.І. Захваткін. – Львів: Вид-во ЛДУ, 1961. – 75с.
56. Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України / В. І. Здун. – К.: Вид-во АН УРСР, 1961. – 141 с.
57. Зимбалева Л. Н. Моллюски в зарослях высшей водной растительности Днепра / Л. Н. Зимбалева // Моллюски: вопросы теоретической и прикладной малакологии. – М.: Наука, 1965. – С. 91–92.
58. Иванов Д.А. Происхождения и ранние стадии эволюционных преобразований в радулярном аппарате / Д. А. Иванов // Тр. зоол. музея МГУ. – 1990. – Т. 28. – С. 5–36.
59. Иванчик Г. С. Пресноводные моллюски Украинских Карпат: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Г. С. Иванчик. – Черновцы, 1967.– 22 с.
60. Изменение численности популяций фоновых видов пресноводной малакофауны Украины вследствие техно- и антропогенного влияния / Л. А. Васильева, Е. Д. Коршунова, А. Н. Лейченко [и др.] // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: материалы XI

- Международ. науч.-практ. экол. конф. (Белгород, 20-25 сент. 2010 г.). – Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА, 2010. – С. 99.
61. Изменения пресноводной малакофауны Украины под влиянием антропогенных факторов / Ю. В. Тарасова, А. Н. Лейченко, Т. Л. Скок, Н. Н. Стельмащук // Биология – наука XXI века: сб. тез. 14-ой Пущинской междунар. шк.–конф. молодых ученых . – Пущино, 2010. – Т. 2. – С. 82–83.
 62. Кантор Ю. И. Каталог моллюсков России и сопредельных стран / Ю. И. Кантор, А. В. Сысоев. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2005. – 627 с.
 63. Корнюшин А.В. Малакофауна низовий Дуная в пределах Украины / А.В. Корнюшин, А.В. Ляшенко // Гидробиол. ж. – 2004. – Т. 40, №1. – С. 3–20.
 64. Коротун М. М. Донна фауна ріки Десни / М. М. Коротун // Тр. гідробіол. станції АН УРСР. – 1936. – № 12. – С. 3–31.
 65. Клімат змінюється! Час діяти! – Дніпропетровськ: НУО, 2007. – 23 с.
 66. Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии / Н. Д. Круглов. – Смоленск: Изд-во СПГУ, 2005. – 508 с.
 67. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1974. – 348 с.
 68. Лубянов И.А. Донная фауна реки Молочной / И.А. Лубянов // Зоол. журн. – 1954. – Т. 33, № 3. – С. 537–544.
 69. Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. I. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман / Ю. М. Марковский. – К.: Изд-во АН УССР, 1953. – 196 с.
 70. Методи дослідження молюсків / А. П. Стадниченко, М. М. Сластенко, Р. К. Мельниченко [та ін.]. – К., 1999. – 64 с.
 71. Миничев Ю. С. Подкласс брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения / Ю. С. Миничев, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн.– 1979. – Вып. 3. – С. 293–305.

72. Миронов С. С. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма / С.С. Миронов, Н.В. Шадрин, В.А. Гринцов // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 43.
73. 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.
74. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ф.Д. Мордухай-Болтовской // – Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 286 с.
75. О видовом составе моллюсков рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) бассейна Нижнего Дуная: решение проблемы путем анализа аллозимов / [Е.И. Жалай, С.В. Межжерин, Ю.В. Шубрат, А.В. Гарбар] // Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Сер. Біологія. – 2008. – Вип. 23. – С. 205–208.
76. Орлов В.Н. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих / В.Н. Орлов, Н. Ш. Булатова // М.: Наука, 1983. – 405 с.
77. Оскольская О. И. К вопросу о распределении *Theodoxus fluviatilis* в реке Черной (Западный Крым) / О. И. Оскольская, Л. В. Бондаренко // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. — Житомир, 2004. – С. 126–129.
78. Полищук В.В. Гидрофауна понизья Дуная в межах України / В. В. Полищук. – К.: Наук. думка, 1974. – 420 с.
79. Полищук В. В. Донная фауна реки Десны и её изменения под влиянием загрязнений: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / В. В. Полищук. – Кишинев, 1964. – 17 с.
80. Пресноводная малакофауна Украины в условиях глобального потепления климата Земли / А.П. Стадниченко, В.К. Гирич, Л.Д. Иваненко [и др.] // Тез. докл. Междунар. науч. конф. и Междунар. шк.

- для молодых ученых, (Иркутск, 20-25 сент. 2010 г.). – Иркутск, 2010. – С. 107.
81. Прісноводна малакофауна України та зараженість її плоскими червами за умов глобального потепління / А.П. Стадниченко, О.І. Увасва, О.В. Павлюченко [та ін.] // Матеріали Всеукр. наук. конф., присвяч. 175-річчю заснування кафедри зоології (Київ –Канів, 15-18 верес. 2009 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – С. 449–451.
 82. Путь А. Л. Прісноводні молюски УРСР: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук / А. Л. Путь. – К., 1956. – 22 с.
 83. Путь А. Л. До вивчення лункових (Neritidae) України / А. Л. Путь // Доп. АН УРСР. - 1972. - № 1. – С. 78–83.
 84. Слободяник А. Я. Матеріали до вивчення молюсків Нижнього Дністра і Дністровського лиману / А. Я. Слободяник // Пр. Одеського ун-ту. Сер. Біол. науки. – 1957. –№8. – С. 181–185.
 85. Солодовников С. В. Донная фауна пойменных озер Донецкой гидробиологической станции / С. В. Солодовников // Тр. Донецкой гидробиол. ст. – Харків, 1940. – Т. 1. – С. 57–101.
 86. Сон М. О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья / М. О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
 87. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К. И. Скрябин. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 6. 760 с.
 88. Стадниченко А. П. Пресноводные моллюски Украинской ССР, их биоценотические связи и воздействие на моллюсков трематод: автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук / А. П. Стадниченко. – Ленинград, 1982. – 44 с.
 89. Стадниченко А. П. О роли новых и малоизвестных видов пресноводных моллюсков фауны Украины в жизненных циклах трематод / А. П. Стадниченко // Зоол. журн. – 1983. - № 2. – С. 175–179.

90. Стадниченко А. П. Прудовиковообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые) / А. П. Стадниченко. – Киев : Наукова думка, 1990. – 290 с.
91. Стадниченко А. П. *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta: Naididae) як ентояк прісноводних молюсків роду *Theodoxus* (Gastropoda: Pectinibranchia) / А. П. Стадниченко, Ю. В. Шубрат // Вісн. ДАУ. – 2007. – № 2. – С. 94–101.
92. Стадниченко А. П. Вплив антропогенної трансформації навколишнього середовища на стан прісноводної малакофауни України / А. П. Стадниченко, А. М. Богачова, Ю. В. Шубрат // Вісн. ДАУ. – 2008. – №1. – С. 139–146.
93. Сучасний стан вивчення впливу полютантів на прісноводну малакофауну Центрального Полісся / А. П. Стадниченко, Г. Є. Киричук, Л. М. Янович [та ін.] // Сучасні погляди з популяризації природничих наук. – Полтава, 1998. – С.57–58.
94. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов / Я. И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 371с.
95. Старобогатов Я. И. Тип Mollusca – моллюски / Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных (кроме насекомых) Европейской части СССР. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. – С.50–65.
96. Старобогатов Я. И. Новый простой метод приготовления препаратов радулы моллюсков / Я. И. Старобогатов, Т. Я. Ситникова // Тр. зоол. Ин-та АН СССР. – 1985. – Т. 135. – С. 20–21.
97. Сучасний стан водного басейну Житомирщини і його вплив на здоров'я населення / А.П. Стадниченко, Г.Є. Киричук, Л.М. Янович, Р.К. Мельниченко [та ін.] // Вода и здоровье. – Одесса: Астропринт, 1998. – С. 44–51.
98. Тарасова Ю. В. Поширення та екологічна характеристика молюсків роду *Theodoxus* / Ю. В. Тарасова // Наукові дослідження – теорія і

- експеримент: матеріали п'ятої Міжнар. наук.–практ. конф., (Полтава, 18–20 трав. 2009 р.). – Полтава: ІнтерГрафіка, 2009. – Т. 5. – С. 110–112.
99. Тарасова Ю. В. Будова терток молюсків роду *Theodoxus* України / Ю. В. Тарасова // Зоологічний кур'єр. –2010. - № 4: Тези доп. конф. молодих дослідників–зоологів. – С. 54.
100. Тарасова Ю. В. Екологічні аспекти взаємовідношень у біологічній системі „молюски роду *Theodoxus* – трематоди” / Ю. В. Тарасова // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2010. – Вип. 2 (43). – С. 457–460.
101. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика / К. Уоддингтон; [пер. с англ. С. Г. Васецкого]. – М. : Мир, 1964. – 259 с.
102. Фадеев Н. Н. Каталог водных животных, найденных в бассейне р. Донца и прилегающих местностях за период работ с 1917 по 1927 г. г. / Н. Н. Фадеев // Тр. Харьк. т-ва дослідників природи. – 1929. – Т. 1. – С. 7–32.
103. Финогенова И. П. Класс малощетинковые черви *Oligochaeta* / И. П. Финогенова // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – С. 175–200.
104. Халіман І. А. Еколого–зоогеографічні особливості фауни молюсків північної частини Азовського моря / І. А. Халіман, В. В. Аністратенко // Таврійський наук. вісн. – 2003. – Вип. 29. – С. 196–202.
105. Цыбульский А. И. Изменение популяции моллюска *Th. fluviatilis* (L.) под влиянием сброса холодных вод / А. И. Цыбульский // Живые объекты в условиях антропогенного пресса: материалы X Междунар. науч.-практ. экол. конф. – Белгород, 2008. – С. 228 – 229.
106. Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР / О. В. Чекановская. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 411 с.
107. Черногоренко М. И. К фауне и экологии церкарий моллюсков верхнего Днепра / М. И. Черногоренко // Паразиты и паразитозы человека и животных. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 236–245.
108. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его

- водохранилищ / М. И. Черногоренко. – К.: Наук. думка, 1983. – 210 с.
109. Черногоренко М. И. Эколого-паразитологическая характеристика моллюсков водоемов Килийской дельты Дуная / М. И. Черногоренко // Вестн. зоологии. – 1969. – №1. – С. 71–76.
110. Шевцова Л. В. Распространение моллюсков *Theodoxus* в р. Днестр и влияние на их структурную организацию работы гидроузлов / Л. В. Шевцова, А. И. Цыбульский // Гидробиол. журн. – 2006. – Т. 42, № 3. – С. 12–27.
111. Шубрат Ю. В. Конхіологічна мінливість молюсків роду *Theodoxus* / Ю. В. Шубрат // Вісн. ДАУ. – 2007. – № 1. – С. 333–341.
112. Шубрат Ю. В. Молюски роду *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) річки Тетерів (Середній Дніпро) / Ю. В. Шубрат // Молодь та поступ біології : зб. тез III Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів, (Львів, 23-27 квіт. 2007 р.). – Львів, 2007. – С. 304–305.
113. Шубрат Ю. В. Будова тертки молюсків роду *Theodoxus* / Ю. В. Шубрат // Наукові дослідження – теорія та експеримент 2007: матеріали III Міжнар. наук.- практ. конф. – Полтава: ІнтерГрафіка, 2007. – С. 62–64.
114. Шубрат Ю. В. Еколого-фауністична характеристика молюсків роду *Theodoxus* України / Ю. В. Шубрат // Наукові дослідження – теорія та експеримент 2007: матеріали III міжнар. наук.-практ. конф., (Полтава, 14-16 трав. 2007 р.). – Полтава, 2007. – С. 79–81.
115. Шубрат Ю. В. Комплексний аналіз конхіологічних ознак видів роду *Theodoxus* України / Ю. В. Шубрат // Вісн. Львівського ун-ту. – 2008. – №1. – С. 219–221.
116. Шубрат Ю. В. Будова тертки молюсків роду *Theodoxus* / Ю. В. Шубрат // Вісн. ДАУ. – 2008. – № 1. – С. 278–285.
117. Шубрат Ю. В. Особливості життєвого циклу *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) за умови зміни клімату України / Ю. В. Шубрат, О. І. Соколова // Зб. наук. пр. Луганського нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. науки. – 2008. – Вип. 96. – С. 91–98.

118. Шубрат Ю. В. Зрушення життєвого циклу *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) за антропогенних змін довкілля / Ю. В. Шубрат // Актуальні проблеми та наукові звершення молоді на початку третього тисячоліття: матеріали тез I Всеукр. наук. конф. студентів, магістрантів, аспірантів і докторантів, (Луганськ, 12-14 листоп. 2008 р.). – Луганськ, 2008. – С. 180–181.
119. A comparative study of chromosomes in four species of *Theodoxus* (Gastropoda: Neritidae) / J. Barsiene, G. Tapia, A. Pujante, A. Martinezorti // J. of moll. Stud. – 2000. – Vol. 66. – P. 535–541.
120. Adamowicz J. Materialy do fauny mięczaków (Mollusca) Polesia / J. Adamowicz // Fragn faunist Mus. Zool. Polon. – 1939. – № 3. – S. 13–89.
121. Bandel K. The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritimorpha (Gastropoda) / K. Bandel // Mittelungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut Universität Hamburg. – 2001.– N 85. – P. 65–164.
122. Baker H. B. Notes on the radula of the Neritidae / H. B. Baker // Proceedings of the academy of Natural Scinces of Philadelphia. – 1923. – S. 117–178.
123. Baršiene J. Chromosomes of mollusks inhabiting some mountain springs of eastern Spain / J. Baršiene, G. Tapia, D. Baršyte // J. Moll. Stud. – 1996. – № 62. – P. 539–543.
124. Bąkowski J. Mięczaki z okolic Lwowa, Gród-ka i Szerca / J. Bąkowski // Sprawozdanie komisji fizyograficznej. - 1882. – S. 56–63.
125. Bąkowski J. Mięczaki galicyjskie / J. Bąkowski // Kosmos. - 1884. – S. 23–43.
126. Bąkowski J. Mięczaki (Mollusca) / J. Bąkowski. – Lwow, 1891. – 264 s.
127. Berri A. R. Reproductive systems and breeding condition in *Nerita birmanica* from Malayan mangrove swamps /A. R. Berri, R. Lim // Journ. zool. – 1973. – Vol. 170. – P. 189–200.
128. Borcharding F. Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. / F. Borcharding // Z. wiss. Zool. – Leipzig, 1882. – № 36. – P. 125–174.

129. Bunje P. Pan–European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritida) / P. Bunje // Molecular Ecology. – 2005. – № 14. – P. 4323–4340.
130. Bunje P. Fluvial range expansion, allopatry, and parallel evolution in a Danubian snail lineage (Neritidae: *Theodoxus*) / P. Bunje // Biol. J. Linn. Soc. – 2007. – V.90. – P.603–617.
131. Burch J. B. Chromosome studies of aquatic pulmonate snails / J. B. Burch // Nucleus. – 1960. – №3 (2). – P.177–208.
132. Burch J. B. Chromosomes numbers and systematics in euthineuran snails / J. B. Burch // Proc. 1 st Europ. Malacol. Congr. – 1965. – P. 215–241.
133. Chromosomes of mollusks inhabiting some mountain springs of eastern Spain / J. Barsiene, G. Tapia, D. Barsyte, A. Martinezorti // J. of moll. Stud. – 1996. – Vol. 62. – P. 593–543.
134. Clessin S. Molluskenfauna Oesterreich, Ungarns und der Schweiz / S. Clessin. – Nürnberg: Bauer und Raspe, 1887. – 320 s.
135. Clessin S. Deutsche Excursion – Mollusken – Fauna. – Nürnberg: Bauer und Raspe, 1884. – 663 s.
136. Clessin S. Binnenmollusken Montenegro's / S. Clessin // Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – 1885. – Vol. 17 (11/12). – P. 177-182.
137. Clessin, S. Binnenmollusken aus Rumänien / S. Clessin // Malakozoologische Blätter (Neue Folge). – 1886. – Vol. 8. – P. 49-56.
138. Dobzansky T. Genetics of the evolutionary process / T. Dobzansky. – N. Y. – L. : Columbia Univ. press, 1970. – 505 p.
139. Dhora D. H. List of species and atlas of the non–marine mollusks of Albania / D. H. Dhora, F. W. Welter-Shultes // Schriften zur Malakozoologie. – Cismar: Ostholstein, 1996. – № 9. – P. 90–197.
140. Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithaven, Volhynien und Podolien in geognostisch–mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht / E. Eichwald. – Wilna: Zawadzki, 1830. – 256 s.

141. Fashuyi J. A. Inverse relationship in infection of natural populations of freshwater snails by trematodes and *Chaetogaster limnaei* // 4-th Int. Congr. Parasitol. – Warszawa, 1978. – Sec. H. – P. 29-30.
142. Feher Z. An attempt to reveal the systematic relationship between *Theodoxus prevostianus* (C. Pfeiffer, 1828) and *Theodoxus danubialis* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca, Gastropoda, Neritidae) / Z. Feher, M. Zettler, M. Bozso // Mollusca. – Museum für Tierkunde Dresden, 2009. – Vol. 27 (2). – P. 95–107.
143. Fitzinger L. Systematisches Verzeichniss derim Erzherzogthume Oesterreich vorkommenden Weichtier / L. Fitzinger / Beitrage zur Landeskunde Oesterreich'S. – 1833. – 3. – S. 88–122.
144. Fleming J. History of british animals exhibiting of characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca, and radiata of the United Kingdom: including the indigenous, extirpated, and extinct kinds, together with periodical and occasional visitants / J. Fleming. – Edinburg–London, 1828. – 565 p.
145. Franz V. Zur artenfrage der Anodonten / V. Franz // Arch. F. Molluskenk. - 1929. – 61. – 241–267 s.
146. Fretter V. British prosobranch molluscs: their functional anatomy and ecology / V. Fretter, G. Graham. – London: Ray Society, 1994. – 820 p.
147. Frömmling E. Biologie der Mitteleuropäischen Süßwasserschnecken / E. Frömmling // Duncker und Humboldt Verl. - Berlin, 1956. – S. 273–280.
148. Geyer D. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken / D. Geyer. – Stuttgart: Lutz, 1927. – 224 s.
149. Glöer P. Süßwassermollusken / P. Glöer, C. Meier-Brook. – Hamburg: DJN, 1998. – 136 s.
150. Glöer P. Süßwassergastropoden. Mollusca. Vol I: Nord-und Mitteleuropas / P. Glöer. – Hackenheim: ConchBooks, 2002. – 327 s.

151. Grossu A.V. Gastropoda Prosobranchia si Opisthobranchia / A.V. Grossu // Fauna Republicii Populare Romine. Mollusca. – 1956. – Vol. 3, Fas. 2. – 220 p.
152. Issel A. Dei Molluschi raccolti dalla missione italiana in Persia / A. Issel // Mem. Acad. Torino. – 1865. – Vol. 23. – P. 1–55.
153. Israel W. Biologic der europäischen Süßwassermuscheln / W. Israel. – Stuttgart: Lutz, 1913. – S. 1–95.
154. Jacoby J. Grazing effects on periphyton by *Th. fluviatilis* (Gastropoda: Prosobranchia) / J. Jacoby // Cytologia. – Tokyo, 1985. – № 24. – P. 487–489.
155. Jaeckel S. Usere Süßwaddermuschele / S. Jaeckel. – Leipzig: Acad. Verl., 1952. – 55 s.
156. Jelski C. Note sur la faune malacologique des environs de Kieff / C. Jelski // J. Conchyol. – Paris, 1863. – S. 129–137.
157. Komatsu S. Chromosome number of 14 species in the Neritidae (Gastropoda, Archaeogastropoda) / S. Komatsu // Venus. – 1982. – Vol. 41. S. – 47–60.
158. Komatsu S. Taxonomic revision of the neritid gastropods / S. Komatsu // Special Publication of the Mukaishima Marine Biological Station. – 1986. – S. 1–69.
159. Krasnodebski F. Untersuchungen über die Nahrung des Oligochaeten - *Chaetogaster limnaei* Baer / F. Krasnodebski // Zool. Poloniae. – 1936. – Bd. 1, heft ½. – S. 199–208.
160. Levan A. Nomenclature for centromeric position chromosomes / Levan A., Fredga K., Sandberg A. // Hereditas. – 1964. – Vol. 52. – P. 201–220.
161. Linnaeus C. Systema naturae / C. Linnaeus. – Holmiae: Laurentii, 1758. – 853 p.
162. Linnaeus C. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymus, locis / C. Linnaeus. – Holmia: Laurentii Salvii, 1758. – T. 1. Ed. 10, reformata. – 824 p.

163. Lindholm W. A. Materialien zur Molluskenfauna von Südwesterrussland, Polen und der Krim / W. A. Lindholm. // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. – 1908. –Т. 31. – С. 199–232.
164. Lindholm W. A. К nomenclature nektovykh kaspiskikh gastropod / W. A. Lindholm // Russkij Hidrobiologicheskij Zhurnal. – 1924. – Vol. 3. – P. 32–34.
165. Lindholm W. A. Beiträge zur Kenntniss der Weichtierfauna Südrusslands / W. A. Lindholm // Nachr. Deutsch. Malak. ges. – 1901. – № 11–12. – S. 161–186.
166. Locard A. Les coquilles des aux douces et saumâtres de France / A. Locard. – Paris: Baillière et Fils, 1893. – 327 p.
167. Meier-Brook C. Artauffassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wand im 20. Jahrhundert / C. Meier-Brook // Arch. Moll. – 1993. –Vol. 122. – P. 133–147.
168. Nakamura H. K. Karyological studies of Neritidae (Streptoneura: Archaeogastropoda). I. Chromosomes of five species from Hong Kong, with special reference to the sex chromosomes / H. K. Nakamura. Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong University Press, Hong Kong. – 1983. – 273 s.
169. Natarajan R. Cytological studies of Indian Mollusks (Archaeogastropoda, Neritidae) / R. Natarajan // Malacologia. – 1969. – Vol. 9, №1. – P. 279–281.
170. Neumann D. Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Farbmuster auf der Schale von *Theodoxus fluviatilis* L. / D. Neumann // Z. Morph. Okol. – 1959. –Vol. 48. – P. 349–411.
171. Neumann D. Experimentelle Untersuchungen der Farbmusters der Schale von *Theodoxus fluviatilis* L. / D. Neumann // Verhandl. deut. Zool. Ges. Munster. – 1959. – P. 152–156.
172. Patterson C. M. Cytogenetics of gastropod mollusks / C. M. Patterson // Bull. Amer. Malacol. Union. – 1973. – Vol.39. – P. 34–35.

173. Pfeiffer C. Naturgeschichte Deutscher Land- und Süsswasser-Mollusken / C. Pfeiffer. – Weimar: Weiner und Cassel, 1828. – Abt. 3. – 84 s.
174. Piechocki A. Mięczaki (Mollusca) / A. Piechocki. – Poznań: Polska Acad. Nauk, 1979. – 187 s.
175. Piechocki A. Mięczaki / A. Piechocki, A. Dyduch-Falniowska. – Warszawa: Wyd. Naukowa PWN, 1993. – 204s.
176. Recluz C. A. Description de quelques nouvelles especes de Nerites vivantes (part 3) / C. A. Recluz // Revue zoologique de la Societe Cuvierienne. – Paris, 1841. – 4 (11). – P. 337 – 343.
177. Rossmässler E. A. Iconographie der Land und Süßwasser-Mollusken Europa's. / E. A. Rossmässler – Leipzig: Costenoble, 1854–1859. – Bd. 3. – S. 1–140.
178. Skood G. Influence of natural food items on growth and egg production in brackish water populations of *Rymnaea peregrina* and *Theodoxus fluviatilis* (Mollusca) / G. Skood . – Oikos: Kopenhagen, 1978. – Vol. 31. – P. 340–348.
179. Skood G. Aspects on the biology and ecology of the *Theodoxus fluviatilis* (r.) and *Remnaea penegna* (O. F.Miiller) (Gastropoda) in the northern Baltic / G. Skood. – Stockholm : Univ. phil. Piss., 1978. – 26 s.
180. Stadnychenko A. Mięczaki rodzaju *Theodoxus* (Gastropoda: Pectinibranchia: Neritidae) Ukrainy / A. Stadnychenko, Ju. Shubrat // XXIII Krajowe seminarium malakologiczne. – Siedlice-Serpelice, 2007. – S. 63–64.
181. Systematic description (Archaeogastropoda) / J. B. Knight, R. R. Cox, A. M. Keen [et all.] // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I. Mollusca 1. – 1960. – P. 169–1310.
182. Thompson D. On Growth and Form / D. Thompson // Cambridge Univ. Press. – London. – 1917. – Vol. 1. – 1116 s.
183. Thiriot-Quievreux C. Chromosome studies in pelagic Opisthobranch molluscs / C. Thiriot-Quievreux // Can. J. Zool. – 1988. – Vol. 66. – P. 1460–1477.

Ю. В. ТАРАСОВА

**ЕКОЛОГІЯ, ПОШИРЕННЯ
ТА МОРФОЛОГІЧНА ДИСКРЕТНІСТЬ МОЛЮСКІВ РОДУ
THEODOXUS (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA:
NERITIDAE) УКРАЇНИ**

Монографія