
Сравнительная морфология раковины и радулы брюхоногих моллюсков семейства Valvatidae из Северного Причерноморья

Ольга АНИСТРАТЕНКО^{1,2}, Елена ДЕГТЯРЕНКО³, Виталий АНИСТРАТЕНКО¹

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б.Хмельницкого 15, Киев 01601, УКРАИНА; e-mail: anistrat@izan.kiev.ua

²Институт геологических наук НАН Украины, ул. О.Гончара 55-б, Киев 01601, УКРАИНА; e-mail: anistrat@rambler.ru

³Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 60, Киев 01033, Украина; e-mail: oomit@mail.ru

Shell and radula comparative morphology of the Gastropod Molluscs family Valvatidae from the North Black Sea coast

Olga ANISTRATENKO^{1,2}, Elena DEGTYARENKO³, Vitaliy ANISTRATENKO¹

¹ I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of NAS Ukraine, B. Khmelnytsky Str., 15, 01601, Kiev, UKRAINE; e-mail: anistrat@izan.kiev.ua;

² Institute of Geological Sciences of NAS Ukraine, O. Gonchar Str., 55-b, Kiev, 01601, UKRAINE; e-mail: anistrat@rambler.ru;

³Taras Shevchenko Kiev National University, Faculty of Biology, Vladimirska Str., 60, Kiev 01033, UKRAINE; e-mail: oomit@mail.ru

ABSTRACT. The shell and radula comparative and illustrated description of all three genera of the family Valvatidae (*Valvata* s.str., *Cincinna* and *Borysthenia*), inhabiting the European fresh-waters are provided. Special emphasis paid to the embryonic shell and radula morphology of *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774) — one of the most common valvatid species in Ukraine. Details of the protoconch of *Borysthenia menkeana* (Jelski, 1863) is studied with aid of the scanning electron microscopy for the first time. Embryonic shell of those species belonging to all genera discussed possesses identical type of ornamentation («woolen stocking»); it is revealed that valvatid species can be distinguished by proportions of their protoconch and partly by its size. Differences in dimensional characteristics of a protoconch confirm and complete the concept of generic independence of the discussed valvatid groups. Radula of valvatid is highly variable intraspecifically; its aptitude for the species differentiation is limited and requires of additional detailed study of significant set of new data.

ство затворковых — Valvatidae Gray, 1840, представленное здесь более чем 20 видами [Черногоренко, Старобогатов, 1987; Анистратенко, Анистратенко, 2001 и др.]. В водоемах центральной и северной Европы по данным проекта CLECOM I отмечено всего 8 видов Valvatidae, правда, в регион, охваченный проектом, не были включены бассейн Днепра, нижняя половина бассейна Дуная и водоемы южной части Европы [Falkner et al., 2001]. В пределах бывшего СССР в составе семейства насчитывается не менее 70 видов [Старобогатов и др., 2004; Кантор, Сысоев, 2005].

Следует оговориться, что некоторые систематики прошлого столетия и ряд современных авторов признают самостоятельность существенно меньшего числа (до 10) европейских видов Valvatidae [Жадин, 1952; Falkner et al., 2001 и др.]. Несогласованность взглядов в данном случае является результатом, главным образом, различий в методических подходах дифференцировки видов по раковине. В данной ситуации изучение деталей морфологии эмбриональной раковины, радулы и мягкого тела этих животных объективно способствует согласованию позиций систематиков.

В настоящем сообщении приведены новые данные о детальном строении эмбриональной раковины (протоконха), телеоконха и радулы *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774) — одного из наиболее обычных видов семейства Valvatidae в фауне Украины. При этом особенности морфологии этого вида сопоставляются с таковыми других вальватид Европы: *Borysthenia naticina* (Menke, 1846), обладающими сходной по облику кубаревидной раковиной, а также с плоскостральными *Valvata cristata* Müller, 1774. В итоге сравнительно-морфологическое описание касается представителей всех трех родов семейства, что позволяет оценить характер и границы раз-

Среди мелких гребнежаберных моллюсков, обитающих в реках и озерах Украины, наибольшим видовым разнообразием отличается семей-

нообразия обсуждаемых признаков в пределах данной группы моллюсков.

Материал и методы

Основным материалом послужили сборы авторов из Среднего Днепра, р. Збруч, р. Берда и Бердянского водохранилища (Рис. 1). Моллюсков собирали в период 2003-2010 гг. в прибрежье, а также в русловой части рек на глубине до 1,5 м; пробы отбирали общепринятыми гидробиологическими методами. Всего отработано около 10 качественных проб, в которых определено более 50 экземпляров моллюсков семейства Valvatidae. Дополнительно были изучены несколько проб моллюсков из среднего и нижнего течения Днепра (материалы коллекции Е.В. Черногоренко). Весь изученный материал хранится в Отделе фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии НАН Украины.

Для визуального изучения раковины моллюсков и изготовления препаратов радулы мы пользовались стереоскопическим микроскопом МБС-9. Для исследования деталей морфологии протоконха, начальных оборотов телеоконха и радулы применялась сканирующая электронная микроскопия (СЭМ). Предварительно очищенные от мягких тканей моллюска раковины и препараты радулы монтировали на столики, затем их поверхность покрывали платиной. Электронно-микроскопические изображения получены с помощью цифрового сканирующего электронного микроскопа JSM-6490 в Институте геологических наук НАН Украины.

Для количественной характеристики протоконха подсчитывали число оборотов, измеряли его максимальный диаметр и ширину начальной не-спиральной части эмбриональной раковины [Riedel, 1993]; для телеоконха нами приводятся традиционные промеры.

Эмбриональная раковина в отношении представителей данного семейства трактуется нами как часть раковины моллюска, сформированная в яйцевых оболочках; таким образом, ее максимальный размер фиксируется в момент вылупления. Термин “протоконх” мы используем как синоним эмбриональной раковины; в данном случае он исчерпывается протоконхом-1, поскольку личиночной стадии в развитии Valvatidae нет и дополнительная личиночная раковина (формирующаяся в течение этой стадии — протоконх-2) у них также отсутствует [Bandel, 1982; Riedel, 1993 и др.]. При вылуплении эмбриона из яйца у вальватид (за исключением яйцеживородящих *Borysthenia*) выходит молодой моллюск со вполне сформированной раковинкой, переходящий к бентосному образу жизни, характерному для взрослых особей.

Результаты и обсуждение

Фауно-таксономические замечания

Название семейства Valvatidae Gray, 1840 (затворковые) основано на родовом названии *Valvata* Müller, 1774 (типовой вид *Valvata cristata* Müller, 1774) и по этой причине наиболее «типичным» представителем группы следует считать именно *Valvata cristata* — вид с плоскоспиральной раковиной, который изображают во всех специальных и популярных руководствах по моллюскам пресных вод Палеарктики. В водоемах бывшего СССР род *Valvata* насчитывает 11 видов [Кантор, Сысоев, 2005].

Между тем в составе семейства большинство видов обладает кубаревидной раковиной с более или менее возвышающимся завитком. Они объединяются под родовым названием *Cincinna* Hubner, 1810 (типовой вид *Nerita piscinalis* Müller, 1774) и в пределах бывшего СССР их насчитывается почти 50 видов [Кантор, Сысоев, 2005].

Наконец, три из четырех номинальных видов третьего европейского рода *Borysthenia* Lindholm, 1914 (типовой вид *Valvata jelskii* Crosse, 1863) также обнаруживают заметное сходство по облику раковины с видами рода *Cincinna*. Однако борисфении резко отличаются от всех других Valvatidae тем, что они яйцеживородящие и в связи с этим обладают значительными особенностями строения половой системы, которые послужили основанием для обособления их в отдельное подсемейство Borystheniinae [Ситникова, 1983].

В водоемах Украины Valvatidae распространены резко неравномерно. Наибольшим разнообразием характеризуется бассейн средней части Днепра, заметно меньше видов отмечено в других водоемах Северного Причерноморья [Анистратенко, Черногоренко, 1989; Анистратенко, Анистратенко, 2001] и буквально несколько видов — в реках Северного Приазовья [Лубянов, 1954; Полищук, 1980].

Вопросы распространения и экологии вальватид, в частности, видов, обитающих в Приазовье, обсуждаются в отдельной статье. Здесь, кроме указания местонахождений изученного материала (см. рис. 1), отметим только следующее. В водоемах Европы и, вероятно, всей Палеарктики, наиболее обычным и многочисленным видом семейства Valvatidae следует считать *Cincinna piscinalis* (в литературе его часто приводят под названием *Valvata piscinalis*), который встречается в крупных и мелких реках в озерах Европы и Западной Сибири [Акрамовский, 1976; Старобогатов, 1977; Старобогатов и др., 2004]. Также это один из наиболее обычных видов за-

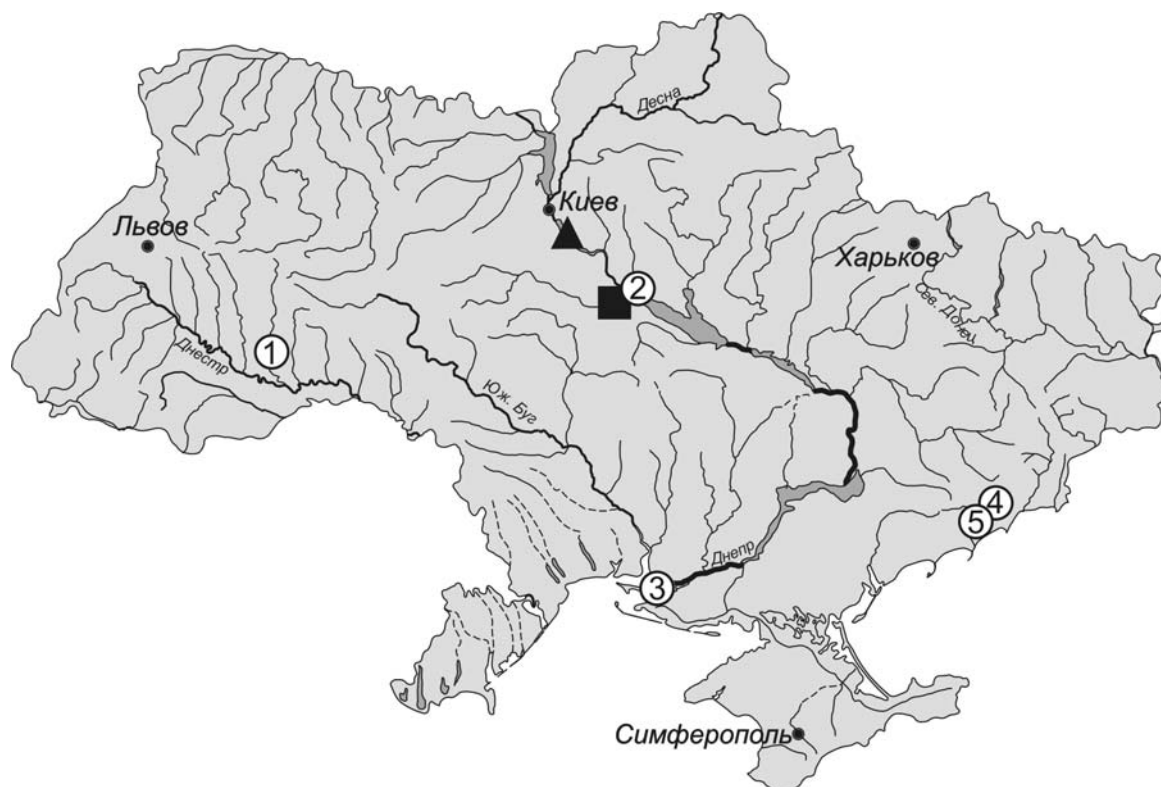


РИС. 1. Карта-схема района исследований. Кружки с номерами указывают места сбора *Cincinna piscinalis*: 1 — р. Збруч в с. Сокиринцы, Чортковский р-н, Тернопольская обл. (48°56'26" N, 26°12'05" E, 05 мая 2010 г., сбор Е.В. Дегтяренко); 2 — р. Днепр в с. Сокирно, Черкасский р-н (49°32'08" N, 31°54'27" E, 17 апреля 2010 г., сбор В.В. Анистратенко); 3 — р. Днепр возле пос. Рыбальче, Голопристанский р-н, Херсонская обл. (46°28'42" N, 32°14'42" E, 19 июля 1983 г., материал из коллекции Е.В. Черногоренко); 4 — р. Берда возле с. Калайтановка, Бердянский р-н, Запорожская обл. (47°04'09" N, 36°58'02" E, 20 июля 2007 г., сбор Е.В. Дегтяренко); 5 — Бердянское водохранилище возле с. Осипенко и возле с. Радивоновка, Бердянский р-н, Запорожская обл. (46°57'11" N, 36°51'53" E и 46°59'08" N, 36°50'37" E, 20 июля 2007 г., сбор Е.В. Дегтяренко). Квадрат — *Valvata cristata* из р. Днепр в с. Сокирно, Черкасский р-н (49°32'08" N, 31°54'27" E, 17 апреля 2010, сбор В.В. Анистратенко); треугольник — *Borysthenia menkeana* из Каневского водохранилища в окрестностях пос. Бучак, Каневский район, Черкасская обл. (49°51'01" N, 31°26'22" E, 1979 г., сбор Е.В. Черногоренко).

FIG. 1. Schematic map of the studied region. Circles indicate places where *Cincinna piscinalis* were collected: 1 — river (r.) Zbruch, settlement (s.) Sokirincy, Chortkov district, Ternopol region (48°56'26" N, 26°12'05" E, 05 May 2010, coll. E.V. Degtyarenko); 2 — r. Dnieper, s. Sokirno, Cherkassy district (49°32'08" N, 31°54'27" E, 17 April 2010, coll. V.V. Anistratenko); 3 — r. Dnieper, s. Rybalche, Goloprystan district, Kherson region (46°28'42" N, 32°14'42" E, 19 July 1983, from the collection of E.V. Chernogorenko); 4 — r. Berda near s. Kalaitanovka, Berdyansk district, Zaporozh'e region (47°04'09" N, 36°58'02" E, 20 July 2007, coll. E.V. Degtyarenko); 5 — Berdyansk reservoir near s. Osipenko and s. Radivonovka, Berdyansk district, Zaporozh'e region (46°57'11" N, 36°51'53" E and 46°59'08" N, 36°50'37" E, 20 July 2007, coll. E.V. Degtyarenko). Square — *Valvata cristata* from r. Dnieper, s. Sokirno, Cherkassy district (49°32'08" N, 31°54'27" E, 17 April 2010, coll. V.V. Anistratenko); triangle — *Borysthenia menkeana* from Kanev reservoir, vicinity of s. Buchak, Kanev district, Cherkassy region (49°51'01" N, 31°26'22" E, 1979, coll. E.V. Chernogorenko).

творковых моллюсков в фауне Украины [Анистратенко, Анистратенко, 2001 и др.].

Эмбриональная раковина (протоконх) и телеоконх вальватид

Морфологические особенности раковины вальватид установлены достаточно давно [Müller, 1774; Wenz, 1938-1944]; на примере *Valvata cristata* и *Cincinna piscinalis* из Центральной и Западной Европы описан также и протоконх Valvatidae [Binder, 1967; Bandel, 1982; Falniowski, 1989; Riedel, 1993 и др.]. Сравнительно мало-

изученными остаются, пожалуй, лишь детали строения протоконха некоторых редких или ограниченных в распространении видов, в частности, рода *Borysthenia*.

На самой ранней стадии формирования раковины у эмбрионов вальватид (примерно на 5-й день) образуется органическая пелликула, прикрывающая дистальную часть висцеральной массы зародыша; вскоре пелликула преобразуется в чашевидный колпачок и ее стенка минерализуется [см., например, Riedel, 1993]. Именно эта часть раковинки эмбриона именуется здесь не-спиральной частью эмбриональной раковины

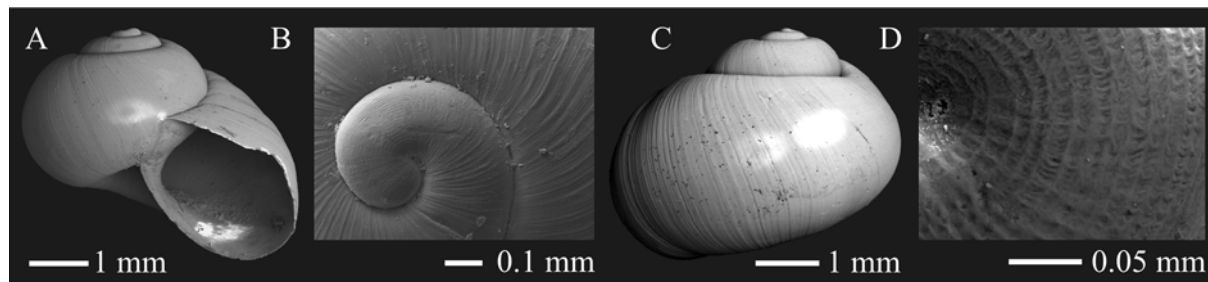


РИС. 2. Раковины двух экземпляров (А, В и С, D) *Borysthenia menkeana* (Jelski, 1863) (Каневское водохранилище, пос. Бучак). А — вид с устья; В — протоконх и прилежащий участок телеоконха, вид сверху; С — вид со стороны, противоположной устью; D — ретикулярная скульптура эмбриональной части раковины.

FIG. 2. Shells of two specimens (A, B and C, D) of *Borysthenia menkeana* (Jelski, 1863) (Kanew reservoir, vicinity of s. Buchak). A — apertural view; B — protoconch and juvenile teleoconch surface, apical view; C — rear view; D — reticulate ornament viewed on the embryonic shell.

(nonspiral — в работах зарубежных авторов) и ее размерные характеристики, определяемые размером яичевой капсулы, используются в целях морфологического разграничения близких видов. Поверхность не-спиральной части раковины лишена специальной упорядоченной скульптуры, сетчатая или губчатая, отражающая процессы секретирования пелликулы и ее минерализации. При достаточных увеличениях можно отметить хорошо выраженную границу между этой не-спиральной частью и собственно протоконхом (см. Рис. 4, H); от этой границы отсчитывается число оборотов эмбриональной и, соответственно, всей последующей раковины моллюска.

***Borysthenia menkeana*.** В нашем распоряжении были раковины *Borysthenia* из Среднего Днепра (Каневское водохранилище в районе с. Бучак). Сопоставление этих экземпляров с изображениями всех четырех известных видов рода *Borysthenia*, приведенными в статье Т.Я. Ситниковой с соавторами [1986], позволяет уверенно определить их как *Borysthenia menkeana* (Jelski, 1863). В этом убеждает, в частности, их четкое соответствие по облику и основным пропорциям

рисунку раковины лектотипа этого вида [Ситникова и др., 1986: стр.12, рис. 3 е].

Данный вид был описан из окрестностей Киева [Jelski, 1863]; судя по находкам в бассейнах Днепра, Южного Буга, Днестра и Дуная, восточный край его ареала в Украине не выходит за пределы левых притоков Днепра. При этом, район Северного Приазовья ныне целиком лишен представителей рода *Borysthenia*. Такое распределение борисфений в современную эпоху, вероятнее всего, определяется причинами исторического характера — существенными перестройками гидрографической сети, изменениями климатических и гидрологических свойств региона в ледниковые эпизоды позднего плиоцена и плейстоцена. Крайне интересный с зоогеографической точки зрения вопрос о распространении борисфений заслуживает отдельного обсуждения, здесь отметим лишь, что в миоцен-плиоценовое время род *Borysthenia* имел более широкое распространение и большее число видов, чем ныне [Старобогатов, 1970; Анистратенко, Анистратенко, 2001].

По нашим наблюдениям, поверхность раковины *B. menkeana* почти гладкая, фарфоровидная, линии нарастания расположены тесно и не

РИС. 3. Раковины *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774). А — вид с устья; В — протоконх и прилежащий участок телеоконха, вид сверху; С — вид сверху того же экземпляра, что и А, видны четкие осевые линии нарастания (Бердянское водохранилище, с. Осипенко); D — вид раковины сверху, виден переход от сетчатой поверхности протоконха к характерной скульптуре телеоконха (р. Днепр возле пос. Рыбальче); E — ретикулярная скульптура («вязаный чулок») эмбриональной части раковины (р. Днепр возле пос. Рыбальче); F — протоконх и прилежащий участок телеоконха, вид сверху (р. Днепр, с. Сокирно); G — протоконх и часть телеоконха, видны резкие осевые ребра, обозначающие момент вылупления эмбриона; H — поверхность телеоконха, видны четкие спиральные струйки в промежутках между осевыми ребрами (р. Днепр, с. Сокирно).

FIG. 3. Shells of *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774). A — apertural view; B — protoconch and juvenile teleoconch surface, apical view; C — apical view of the same specimens as in A, clear axial growth lines are visible (Berdyansk reservoir near s. Osipenko); D — apical view, the transition from the protoconch reticulate surface to the characteristic teleoconch sculpture is visible (r. Dnieper, s. Rybalche); E — reticulate sculpture («woolen stocking») of the embryonic shell (r. Dnieper, s. Rybalche); F — protoconch and juvenile teleoconch surface, apical view (r. Dnieper, s. Sokirno); G — protoconch and initial part of teleoconch, sharp axial ribs, marking the embryo hatching are visible; H — surface of the teleoconch, clear spiral striae in spaces between the axial ribs are visible (r. Dnieper, s. Sokirno).

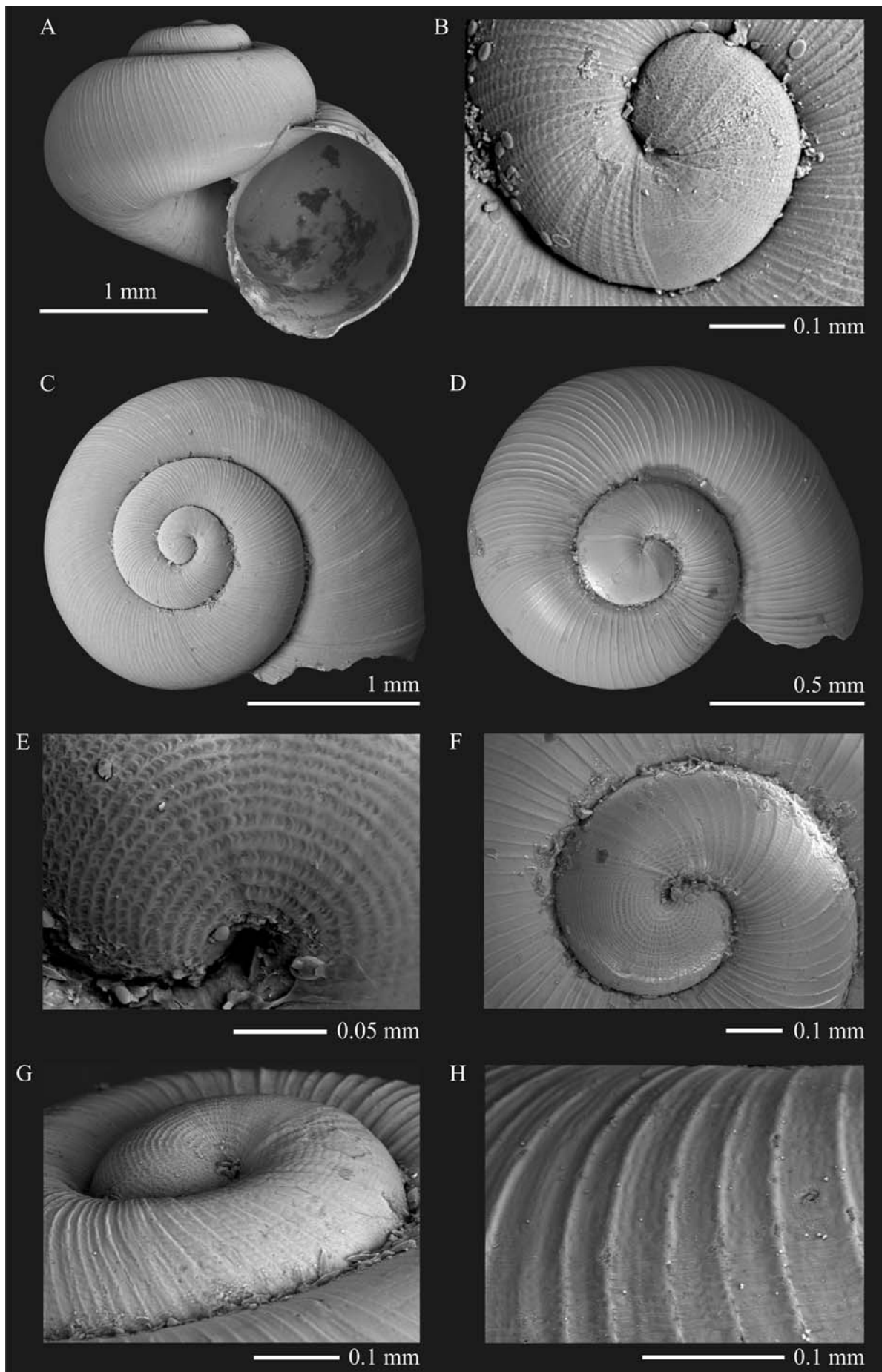


Таблица 1. Промеры (в мм) протоконхов *C. piscinalis* из водоемов Украины.

Table 1. Dimensions (in mm) of *C. piscinalis* protoconchs from Ukrainian waterbodies.

Место сбора	DP	WIC	NSS
Днепр, с. Сокирно	0,40	0,15	30
Днепр, с. Сокирно	0,43	0,14	30
Днепр, пос. Рыбальче	0,36	0,16	28-30
Днепр, пос. Рыбальче	0,45	0,14	25-27
Днепр, пос. Рыбальче	0,41	0,13	25-27
Берда, с. Осипенко	0,40	0,17	25-27
Берда, с. Радивоновка	0,42	0,17	25

Обозначения: DP — диаметр протоконха; WIC — ширина не-спиральной части протоконха; NSS — количество спиральных струек на поверхности протоконха.

Abbreviations: DP — diameter of a protoconch; WIC — width of initial cap; NSS — number of spiral striae.

образуют резких ребер, шов мелкий, обороты уплощенные и скругленные (Рис. 2). Напротив, у *C. piscinalis* раковина покрыта резкими, довольно широко расставленными осевыми ребрышками, шов глубокий (даже заметно прижатый) и сравнительно вздутые обороты, при переходе от верхнего края к периферии образуют заметное плечико (Рис. 3, А, G).

Эмбриональная раковина *B. menkeana* состоит примерно из 0,6-0,75 оборота (Рис. 2, В), ее максимальный диаметр около 0,40-0,46 мм, инициальная не-спиральная часть протоконха имеет ширину 0,17-0,2 мм.

Характер скульптуры на поверхности эмбриональной раковины у *B. menkeana* при переходе к постэмбриональной существенно меняется, однако собственно резкой границы перехода не наблюдается. Вполне очевидно, что эти особенности стоят в связи с яйцеживорождением у *Borysthenia*. Яйца и развивающиеся эмбрионы у видов этого рода располагаются внутри выводковой камеры, которой у них служит оотипическая петля — у взрослых особей она сильно разрас-

тается в апикальном направлении, проходя между белковой железой и простатой. Яйца заключены в яйцевые капсулы и собраны в синкапсулы по 3-5 штук [Ситникова и др., 1986].

О выходе эмбрионов из яйцевых оболочек в выводковую камеру *B. menkeana*, вероятно, свидетельствует ослабление и постепенное исчезновение ретикулярного орнамента из осевых и спиральных ребрышек и формирование скульптуры, состоящей из осевых линий нарастания (Рис. 2, В, D).

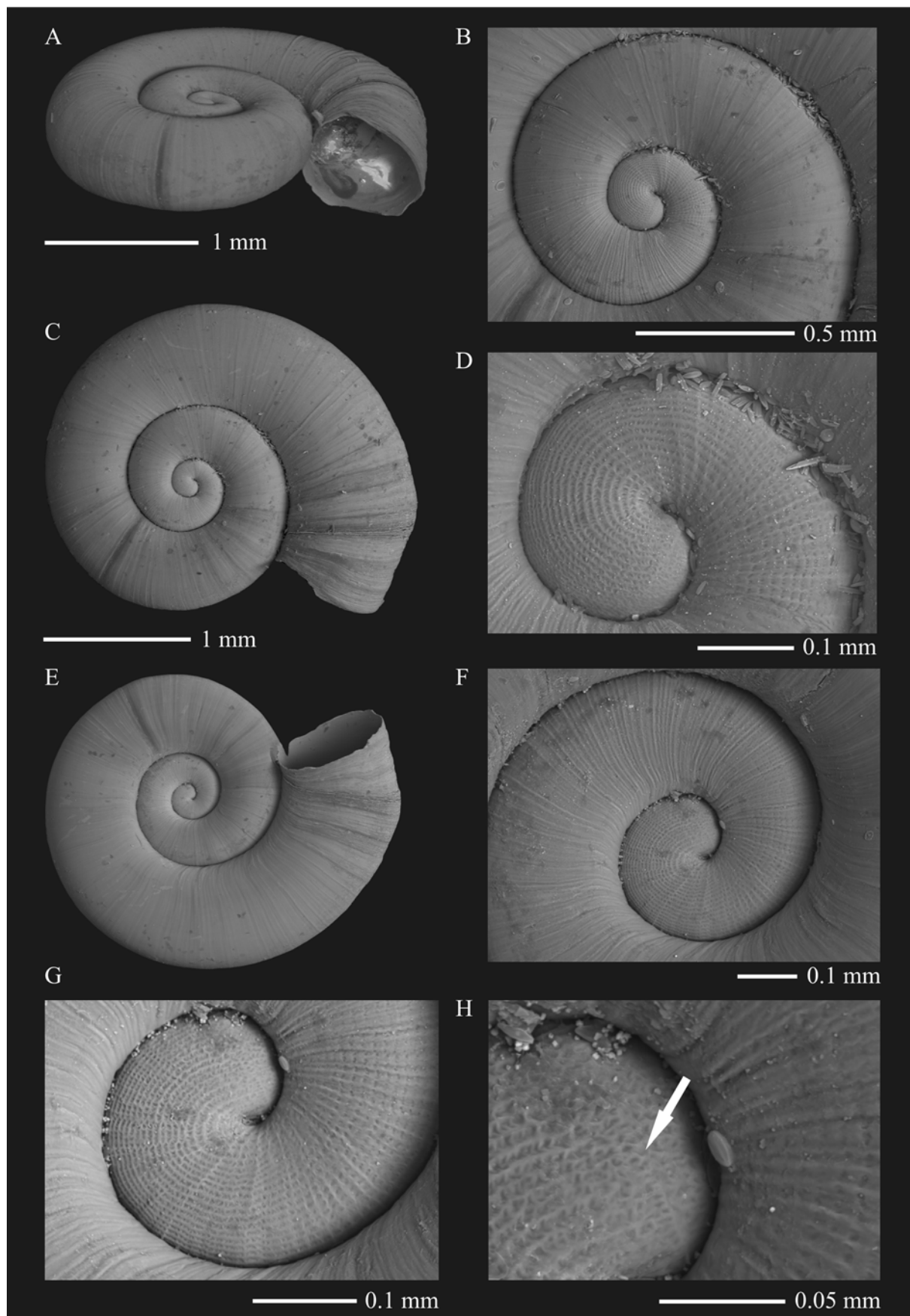
***Cincinna piscinalis*.** Судя по изученным нами материалам, эмбриональная раковина у данного вида состоит из 0,8-0,9 оборота, во всяком случае, не более чем из одного полного оборота (Рис. 3, В, D, E, G). Максимальный диаметр протоконха около 0,45 мм, минимальный — 0,36 мм, инициальная не-спиральная часть протоконха имеет ширину 0,14-0,17 мм.

Поверхность протоконха покрыта отчетливой скульптурой, состоящей из резких, довольно равномерно расставленных спиральных нитей и густо расположенных, относительно слабых осевых ребрышек. На пересечении спиральных нитей с осевыми ребрышками образуются радиально расположенные ряды невысоких бугорков, между которыми располагаются пологие впадинки. В целом поверхность протоконха имеет сетчатый (ретикулярный) характер и напоминает вязаный чулок (Рис. 3, F).

Переход от эмбриональной раковины к первому обороту телеоконха у обсуждаемого вида обычно более или менее отчетливо выражен (Рис. 3, В, D, E) — при этом существенно меняется характер скульптуры. Примерно на стадии 0,9 оборота становятся отчетливыми и резкими осевые линии нарастания; далее на поверхности 1,0-1,1 оборотов линии роста располагаются более разреженно и, вероятно, этим обозначен момент вылупления, т.е. выхода эмбриона из яйцевых оболочек (Рис. 3, В, E, G). На этом участке раковинной трубки видимая поверхность оборотов несет от 25 до 30 спиральных ребрышек (Табл. 1). Полученные нами данные хорошо согласуются с промерами раковинки эмбрионов

РИС. 4. Раковина *Valvata cristata* Müller, 1774 (р. Днепр, с. Сокирно). А — вид с устья; В — протоконх и прилежащий участок телеоконха, вид сверху; С — вид сверху того же экземпляра, что и А, видны delicate осевые линии нарастания; D — скульптура эмбриональной раковины, вид сверху; E — вид снизу того же экземпляра, что и А; F — протоконх и прилежащий участок телеоконха, вид снизу; G — скульптура эмбриональной раковины, вид снизу; H — начальная не-спиральная часть эмбриональной раковины, вид снизу (стрелкой указан переход к спиральной части).

FIG. 4. Shells of *Valvata cristata* Müller, 1774 (r. Dnieper, s. Sokirno). A — apertural view; B — protoconch and juvenile teleoconch surface, apical view; C — apical view of the same specimens as in A, delicate axial lines are visible; D — ornamentation of the embryonic shell, apical view; E — view from below of the same specimens as in A; F — protoconch and juvenile teleoconch surface, view from below; G — ornamentation of the embryonic shell, view from below; H — the initial non-spiral part of the embryonic shell, view from below (arrow points at transition to spiral part).



этого вида, приведенными в работе Ф. Риделя [Riedel, 1993].

Телеоконх *C. piscinalis* покрыт равномерно расположенными ребристыми линиями нарастания; между осевыми ребрами часто имеются тонкие спиральные линии; спиральные струйки, сопровождающие осевые ребра, у *V. cristata* выражены слабо и лишь в непосредственной близости к протоконху — на брюшной поверхности они чуть виднее, чем на спинной (Рис. 4, F). В то же время у многих наших экземпляров *C. piscinalis* прекрасно видны четкие спиральные линии равномерной толщины в промежутках между осевыми ребрами практически на любом обороте (Рис. 3, H). Иногда поверхность между линиями нарастания бывает гладкая — полный набор вариаций наблюдается даже в пределах одной популяции этого вида и в этом наши наблюдения соответствуют таковым А. Фальниовского [Falniowski, 1989].

***Valvata cristata*.** Эмбриональная раковина у моллюсков из наших материалов имеет один полный оборот (Рис. 4, D). На поверхности протоконха хорошо видно с обеих сторон (вентральной и дорсальной), что именно на стадии 0,9-1,1 оборота ретикулярный орнамент несколько разрежается — спиральные элементы скульптуры пропадают и остаются только осевые линии нарастания (Рис. 4, B, F). Диаметр эмбриональной раковины варьирует от 0,35 мм до 0,38 мм, инициальная не-спиральная часть протоконха имеет ширину 0,08-0,09 мм. В орнаменте на поверхности протоконха повторяется тот же рисунок («вязаный чулок») (Рис. 4, G, H), характерный для *C. piscinalis* и *B. menkeana* (см. выше). Переход от эмбриональной раковины к телеоконху у *Valvata cristata* отчетливо выражен и маркируется переменной характера скульптуры (Рис. 4, F, G). Поверхность телеоконха покрыта равномерно и довольно тесно расположенными линиями нарастания, в промежутках между ними дополнительных элементов скульптуры нет (Рис. 4, A, C, E).

Радула вальватид

Для всех Valvatidae характерна радула, поперечный ряд которой состоит из 7 зубов; рудимент латерального зуба, непосредственно следующего за инициальным, отсутствует. Рахидальный зуб спереди суженный, сзади расширенный, с треугольным режущим краем, заостренным на вершине и зубренным по краям (Рис. 5, A-D). Рахидальный зуб всех изученных в этом отношении вальватид лишен базальных зубчиков, которые имеются у видов рода *Bithynia* и *Lithoglyphus* [например, Troschel, Thiele, 1866-1893; наши наблюдения].

Зубчики на режущем крае радулярных зубов находятся в прямом контакте с пищей, поэтому они представляются структурами, наиболее тесно ассоциированными с пищевой нишей моллюска, и поэтому наилучшим образом должны отражать адаптивную радиацию конкретных видов. Так, радула борисфений заметно отличается от таковой других вальватид. Обе пары маргинальных зубов *B. menkeana* почти вовсе лишены зубчиков на режущем крае и имеют серповидную форму [Ситникова и др., 1986], тогда как у *V. cristata*, *C. pulchella* (например, Falniowski, 1989) и *C. piscinalis* (Рис. 5, A-D) они ложковидно-изогнутые и несут хорошо развитые зубчики.

Судя по нашим данным, для Valvatidae характерна значительная индивидуальная изменчивость радулы (примерно то же наблюдается у представителей семейства Viviparidae — см. Falniowski, 1989). В целях систематики обычно используются признаки только одного рахидального зуба, что резко сужает границы применения радулы для разграничения видов (родов). Высокая вариабельность дополнительно ограничивает таксономическую полезность признаков радулы, поскольку требует установления границ и характера ее изменчивости.

Следует кратко охарактеризовать *крышечку* вальватид. У живых моллюсков она довольно гибкая, тонкая, не обызвествленная (роговая); при достаточном увеличении хорошо видны центрально расположенное ядро и многочисленные узкие обороты спирали (Рис. 5, E, F). Диаметр крышечки у взрослых особей *C. piscinalis* примерно 2,4-2,5 мм при ширине (диаметре) раковины 4,3-4,5 мм. Для *V. cristata* свойственна меньшая крышечка (по нашим данным 0,8 мм) при, соответственно, более мелкой раковине — 2,6 мм. Отношение диаметра крышечки и диаметра раковины у *C. piscinalis* составляет около 1: 1,8, тогда как у *V. cristata* это отношение составляет примерно 1: 3,25. Линейные размеры тела моллюска в значительной степени определяются размерами устья (у мелкой раковины может быть относительно крупное устье и наоборот), сечение которого обычно довольно точно соответствует крышечке. Величина и геометрия раковины (если все обороты жилые), определяют объем тела моллюска — при одинаковом диаметре турбоспиральная раковина обладает относительно большим объемом, чем плоскоспиральная. В свою очередь, у относительно более крупных (по объему тела) моллюсков следует ожидать относительно более крупную крышечку. Действительно, у турбоспиральных *C. piscinalis* как абсолютные, так и относительные размеры крышечки почти вдвое больше, чем у *V. cristata*, имеющих плоскоспиральную раковину.

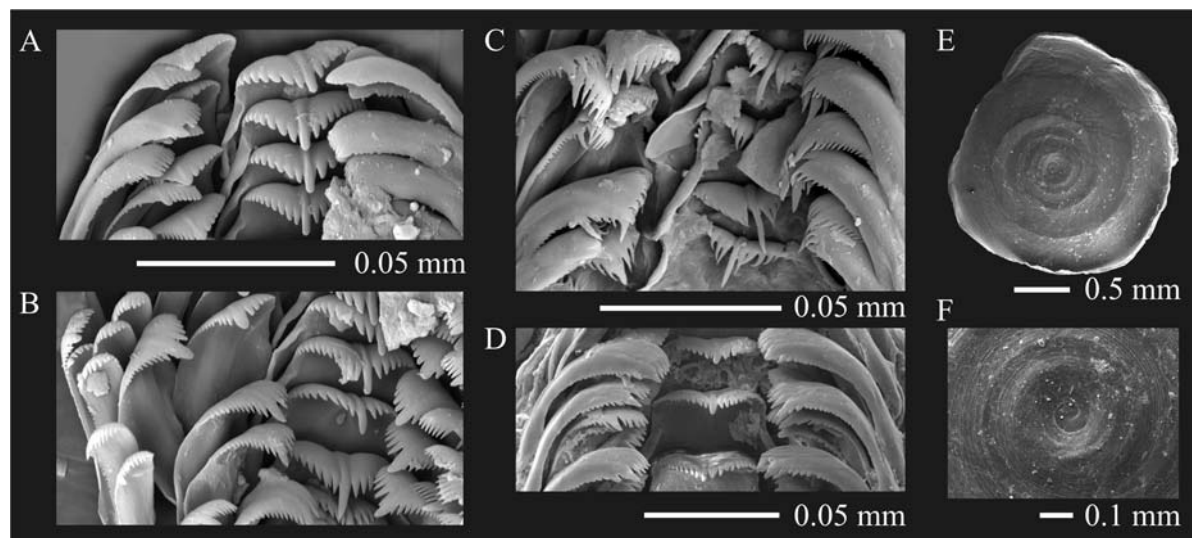


РИС. 5. Радула и крышечка *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774). А и В — разные участки одной радулярной ленты, рахидальный зуб с треугольным режущим краем, заостренный на вершине и зазубренный по краям; инициальные зубы крупные с многочисленными зубчиками, среди которых выделяется один; оба маргинальные зуба ложковидные с зазубренным краем (Бердянское водохранилище, с. Осипенко); С — часть радулярной ленты, видны длинные волосовидные срединные зубчики на режущем крае рахидального зуба (р. Збруч, с. Сокиринцы); D — несколько поперечных рядов радулярной ленты, срединные зубчики на режущем крае рахидального зуба притуплены (р. Збруч, с. Сокиринцы); Е — крышечка, вид снаружи; F — увеличенный центральный участок той же крышечки, что и Е, показаны центральное ядро и обороты спирали (Бердянское водохранилище, с. Радивоновка).

FIG. 5. Radula and operculum of *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774). A and B — different parts of the same radular band, rachidian tooth has triangle cutting edge, pointed in apical part and side-cusped; initial teeth large with numerous cusps, one of which is prominent; both marginal teeth spoon-shaped, with cusped edge (Berdyansk reservoir near s. Osipenko); C — part of the radular band, long hair-like medial cusps in cut edge of rachidian tooth are visible (r. Zbruch, s. Sokirincy); D — few transversal rows of radular band, medial cusps in cutting edge of rachidian tooth blunt (r. Zbruch, s. Sokirincy); E — operculum, outside view; F — enlarged central part of the same operculum as in E, central nucleus and whorls of spire are shown (Berdyansk reservoir near s. Radivonovka).

Заключение

Из приведенных данных следует, что на поверхности протоконха у всех изученных в этом отношении вальватид имеется скульптура одинакового типа (условно названная нами «вязаный чулок») — это решетка из мелких клеточек, занимающая около одного оборота. За протоконхом следует телеоконх, украшенный резкими (грубыми) или деликатными осевыми линиями нарастания. Важно отметить, что идентичный орнамент протоконха наблюдается у представителей не только всех европейских родов семейства (см. рис. 2-4), но и, например, у эндемичных видов озера Байкал [Röpstorff, Riedel, 2004] — *Cincinna (Pseudomegalovalvata) bathybia* (W. Dybowski, 1886) и *Cincinna (Pseudomegalovalvata) profundicola* (Beckman et Starobogatov, 1975). Однотипность скульптуры и основных пропорций протоконха говорит, вероятно, не только о монофилетичности этой группы родов, но и об особенностях их морфогенеза в условиях конкретных водоемов — адаптивная эволюция раковины практически не затрагивает свойств

протоконха. Объясняется ли это только отсутствием личиночной стадии в онтогенезе вальватид, может показать, в частности, сравнительное изучение экологически сходных групп гастропод, еще не перешедших к прямому развитию.

Наши наблюдения, а также данные других авторов [Bandel, 1982; Falniowski, 1989; Riedel, 1993 и др.] позволяют утверждать, что габитус, пропорции, характер и особенности скульптуры протоконха вполне могут быть видоспецифичными для представителей этой группы моллюсков.

Так, прямое сопоставление пластических характеристик показывает, что по размерам эмбриональной раковины среди обсуждаемых видов несколько особняком стоит *B. menkeana*. У этих моллюсков протоконх примерно на 0,25 оборота короче, чем у *V. cristata*, но в диаметре, наоборот, даже чуть больше (0,40-0,46 мм против 0,35-0,38 мм). По максимальным размерам эмбриональная раковина *B. menkeana* не уступает таковой *C. piscinalis*, ширина не-спиральной части протоконха у первого вида также несколько превосходит соответствующий показатель у *C. piscinalis*. Наконец, по ширине инициальной части эм-

бриональной раковины от всех обсуждаемых вальватид заметно отличается *V. cristata* — неспиральный участок протоконха у этих моллюсков едва ли не вдвое меньше, чем у *B. menkeana* и *C. piscinalis* (см. выше). Отмеченные различия подтверждают и существенно дополняют представления о родовой обособленности названных групп вальватид. Важно отметить, что у ископаемых видов Valvatidae также имеются признаки протоконха, позволяющие отличить их друг от друга и от современных видов [Harzhauser, Binder, 2004 и др.].

Из приведенных данных видно, что *C. piscinalis*, а также и другие обсуждаемые здесь вальватиды обладают сравнительно крупным протоконхом, и это вполне соответствует прямому (без стадии свободной личинки) развитию этих моллюсков. У форм, сохраняющих личиночную стадию в онтогенезе, протоконх обычно заметно мельче [Bandel, 1982 и др.].

Другая важная характеристика раковины всех изученных Valvatidae — скульптура их протоконха резко отличается от таковой телеоконха. Судя по литературным и нашим предварительным данным, у представителей большинства других семейств пресноводных гребнежаберных

моллюсков макроскопические отличия скульптуры протоконха и телеоконха заключаются, в основном в том, что первый лишен линий нарастания. В то же время следует иметь в виду случаи значительного конвергентного [по Анистратенко, 1998 — гомеоморфного] сходства явно неродственных групп моллюсков, в том числе по признакам протоконха. Так, почти любой признак эмбриональной раковины вальватид (абсолютные размеры, пропорции, элементы скульптуры) встречается у видов семейства Planorbidae, некоторых пресноводных Rissooidea [Binder, 1967; Hershler, Longley, 1986; Riedel, 1993 и др.] и специфичность в этих случаях устанавливается на основе комплекса признаков, образующих уникальное сочетание.

Благодарности

Авторы признательны С.Б. Шехуновой и В.А. Подобе (лаборатория физических методов исследования ИГН НАН Украины, Киев) за любезное содействие в получении снимков с использованием СЭМ. Мы также благодарны Ю.И. Кантору (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва) за критические замечания и полезную дискуссию при подготовке рукописи к печати.

Литература

- Акрамовский Н. Н. 1976. Моллюски (Mollusca). Фауна Армянской ССР. Издательство АН Армянской ССР, Ереван, 268 с.
- Анистратенко В. В. 1998. Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков). *Вестник зоологии*, 32 (1-2): 98-107.
- Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. 2001. Фауна Украины в сорока томах. Том 29. Моллюски. Выпуск 1. Книга 1. Класс Панцирные или Хитоны, Класс Брюхоногие — Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). «Велес», Киев, 240 с.
- Анистратенко В. В., Черногоренко Е. В. 1989. Фауна и экология брюхоногих моллюсков бассейна Среднего Днепра. *Вестник зоологии*, 2: 3-6.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР*, 46. Издательство АН СССР, Москва-Ленинград, 376 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. 2005. *Каталог моллюсков России и сопредельных стран*. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 627 с.
- Лубянов И.П. 1954. Донная фауна реки Молочной. *Зоологический журнал*, 33 (3): 537-544.
- Полищук В.В. 1980. Гидрофауна річок Північного Приазов'я та біогеографічні особливості Приазовської височини. В кн.: Я.Я. Цееб, И.Г. Гарасевич, А.И. Иванов, В.В. Полищук, В.С. Травяно (ред. коллегия). *Малі водойми України та питання їх охорони*. Наукова думка, Київ: 46-82.
- Ситникова Т. Я. 1983. Система байкальских эндемичных видов рода *Megalovalvata* и некоторые вопросы систематики семейства Valvatidae (Gastropoda Pectinibranchia). *Зоологический журнал*, 62 (1): 32-43.
- Ситникова Т. Я., Старобогатов Я. И., Черногоренко Е. В. 1986. Род *Borysthenia* (Gastropoda, Valvatidae), его систематическое положение и видовой состав. *Вестник зоологии*, 1: 9-14.
- Старобогатов Я.И. 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара*. Наука, Ленинград, 372 с.
- Старобогатов Я. И. 1977. Класс двустворчатые моллюски Bivalvia. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda. В кн.: Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов (ред.). *Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР*. Гидрометеиздат, Ленинград: 123-174.
- Старобогатов Я. И. 1990. Типология радулы. Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата). *Труды Зоологического музея МГУ*. Издательство МГУ, Москва: 37-47.
- Старобогатов Я. И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски. В кн. *Опреде-*

- литель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. Наука, СПб, 9-491.
- Черногоренко Е. В., Старобогатов Я. И. 1987. Valvatidae Восточной Европы. В кн.: *Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов.* Наука, Ленинград, 148-150.
- Bandel K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. *Facies* (Erlangen), 7: 1-198.
- Binder E. 1967. La coquille embryonnaire des Valvatidae. *Archiv für Molluskenkunde*, 96: 21-24.
- Falkner G., Bank R.A., Proschwitz T. von. 2001. Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). *Heldia (Munchner Malakologische Mitteilungen)*, 4 (1/2): 1-76.
- Falniowski A. 1989. A critical review of some characters widely used in the systematics of higher taxa of freshwater prosobranchs (Gastropoda: Prosobranchia), and a proposal of some new, ultrastructural ones. *Folia Malacologica*, 3: 73-94.
- Harzhauser M., Binder H. 2004. Synopsis of the Late Miocene mollusc fauna of the classical sections Richardhof and Eichkogel in the Vienna Basin. *Archiv für Molluskenkunde*, 133 (1/2): 109-165.
- Hershler R., Longley G. 1986. Phreatic Hydrobiids (Gastropoda: Prosobranchia) from the Edwards (Balcones Fault Zone) Aquifer Region, South-Central Texas. *Malacologica*, 27 (1): 127-172.
- Jelski G. 1863. Note sur la faune malacologique des environs de Kieff (Russie). *Journal de Conchyliologie*, 11: 129-137.
- Müller O. F. 1774. *Vermium terrestrium et fluvialium historia, seu animalium Infusoriorum, Helminthicorum et Testaceorum non marinorum succinata historia.* Havinae et Lipsiae, Heineck et Faber, Holmiae, 214 p.
- Riedel F. 1993. Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch. *Limnologia*, 23(4): 349-368.
- Röpstorff P., Riedel F. 2004. Deepwater gastropods endemic to Lake Baikal and SEM study on protoconchs and radulae. *Journal of Conchology*, 38(3): 253-282.
- Troschel F.H., Thiele J. 1866-1893. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification.* Bd. 2. Nicolaische Verlags-Buchhandlung, Berlin, 409 S.
- Wenz W. 1938-1944. *Allgemeiner Teil und Prosobranchia.* In: *Handbuch der Paläozoologie.* Bd. 6. Gastropoda. T. 1-7. Berlin, 1-1639 S.

РЕЗЮМЕ. В статье приведено иллюстрированное сравнительное описание раковины и радулы представителей всех трех родов семейства Valvatidae (*Valvata* s.str., *Cincinna* и *Borysthenia*), обитающих в пресных водоемах Европы. Особое внимание уделено особенностям морфологии эмбриональной раковины (протоконха) и радулы *Cincinna piscinalis* (Müller, 1774) — одного из наиболее обычных видов семейства в фауне Украины. Впервые с использованием сканирующей электронной микроскопии изучено строение протоконха *Borysthenia menkeana* (Jelski, 1863). Эмбриональная раковина у видов всех трех родов Valvatidae обладает сходным типом орнамента на поверхности («взятый чулок»); показано, что виды различаются пропорциями и, отчасти, размерами протоконха. Различия пластических характеристик протоконха подтверждают и дополняют представления о родовой общности обсуждаемых групп вальватид. Радула вальватид подтверждена высокой внутривидовой изменчивости; пригодность ее характеристик для видовой дифференциации ограничена и требует дополнительных детальных исследований.

This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).