

УДК 594.32:575.18

ЖИТТЄВІ СТРАТЕГІЇ КАЛЮЖНИЦЬ ТА ЇХ ОСОБЛИВОСТІ

Андрійчук Т. В.¹, Межжерін С. В.², Вискушенко Д. А.¹, Вискушенко А. П.¹

Життєві стратегії калюжниць та їх особливості.—Т. В. Андрійчук, С. В. Межжерін, Д. А. Вискушенко, А. П. Вискушенко.— Розглянуто різні життєві стратегії молюсків роду *Viviparus*. Встановлено, що *V. viviparus* та *V. contectus* мають різні адаптивні стратегії, що відбивається на плодючості, співвідношенні статей та ступені мінливості їх черепашки.

Ключові слова: *V. viviparus*, *V. contectus*, життєві стратегії, вид-патієнт, вид-експлерент.

Адреса:¹ – Житомирський державний університет ім. Івана Франка, 10002, вул. В. Бердичівська, 40, Житомир, Україна; e-mail: svesta_toma@mail.ru; ² – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, 01601, Київ, вул. Б. Хмельницького 15, e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Viviparid life strategies and their features. —Т. V. Andriychuk, S. V. Mezhzherin, D. A. Vyskushenko, A. P. Vyskushenko.—Consider different life strategies mollusks of the genus *Viviparus*. Found that having *V. viviparus* and *V. contectus* have different adaptive strategies that impact on fertility, sex ratio and the degree of variability of shells.

Key words: *V. viviparus*, *V. contectus*, life strategies, kind-patient, kind-eksplerent.

Address: ¹ – Zhytomyr Ivan Franko State University, 10002, V. Berdychivska, 40 str., Zhytomyr, Ukraine; e-mail: svesta_toma@mail.ru; ² – Schmalhahausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine, 01601, B. Khmelnytskogo, 15 str., Kyiv, Ukraine, e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Вступ

До роду *Viviparus* Montfort, 1810 належать черевоні молюски, які населяють більшість річок, ставків, озер та боліт Північної Америки та Євразії [4]. Ці молюски відіграють неабияку роль в водних екосистемах, є проміжними хазяями багатьох видів трематод, які мають чимале епізоотологічне значення [7].

Однак стосовно цих молюсків існує низка невирішених питань. Це – таксономічна структура європейських *Viviparidae*, Gray, 1847, адже кількість видів і їх родова належність за оцінками різних дослідників суттєво відрізняються; сучасна чисельність та її тенденції, динаміка ареалів цих молюсків. У фауні України вівіпаріди представлені двома багаточисельними та екологічно близькими видами – калюжницею річковою *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) та калюжницею болотяною *V. contectus* (Millet, 1813). Калюжниця річкова – досить звичайний та активний вид, тоді як калюжниця болотяна, колись масовий молюск, у другій половині ХХ ст. в Україні різко втратила чисельність і перейшла до стратегії виживання. Слід зазначити, що за існуючими відомостями [2; 6] сучасна частота трапляння цих найбільш масових для України видів калюжниць є досить різною. З огляду на ту обставину, що за своїми екологічними уподобаннями ці види досить подібні, обидва надають перевагу заростям вищої трав'янистої рослинності, хоча перший вид більше приваблюють річкові системи з течією, а другий – водойми зі стоячою во-

дою [1]. У зв'язку з цим можна припустити, що у цих видів зараз досить різна життєва стратегія у розумінні Л. Г. Раменського [4]. *V. viviparus* з певними зауваженнями можна віднести до видів-патієнтів, тоді як *V. contectus* в сучасних умовах слід вважати видом-експлерентом. Звідси, однак виникає декілька питань. Перше – чи дійсно і якщо так, то в чому причини того, що ці два екологічно близьких види наразі перейшли до різних життєвих стратегій. Друге – наскільки і яким чином різниця у життєвих стратегіях відбивається на головних адаптивних показниках виду, таких як мінливість і стабільність розвитку, плодючість, статева структура і ін. Очевидно, що для того, щоб отримати відповіді на ці запитання, потрібно провести порівняльний аналіз як деяких ключових екологічних параметрів цих видів, так і вказаних вище біологічних характеристик.

Результати та їх обговорення

Аналізуючи отримані результати, слід, перш за все, визначити, наскільки правомірно означати досліджені види калюжниць *V. viviparus* видом-патієнтом і *V. contectus* видом-експлерентом. Наскільки відповідають такого роду класифікації те, що називають життєвими стратегіями видів в сучасних екологічних умовах. У відповідності до формулювання, яке було запропоноване для рослин [3; 4], вид-патієнт – це відносно стабільний вид, який здатний жити в умовах навколишнього середовища з обмеженою кількістю ресурсів, тоді як вид-експлерент – це стабільний вид, він

не може скласти конкуренцію близьким в екологічному відношенні видам, але здатний час від часу утворювати у відповідних умовах досить багаточисельні популяції. Що ж стосується калужниць, то слід відмітити, що обидва види в водоймах України явно втрачають колишню чисельність і відчують себе дискомфортно. Це впливає із наших спостережень, які вже близько 10 років проводяться в головному руслі р. Тетерів в околицях Житомира. За цей період тут зник *V. contectus*, а *V. viviparus* став малочисельним, хоча декілька десятиліть тому він відзначався тут високою чисельністю, про що свідчить наявність великої кількості порожніх черепашок у його танатоценозах.

Причиною зменшення чисельності і звуження ареалів цих видів у межах України є зарегулювання майже всіх рівнинних річок. Це призвело до кардинальних змін гідроекосистем. По-перше, замість річних систем з швидкою течією, виникли водосховища і ставки, а на річкових ділянках, що збереглися, течія різко сповільнилася. По-друге, різко змінилися водні системи заплави. Припинення весняних паводків призвело до її висушування і заболочування заплавної озера. Все це в кінцевому рахунку стало причиною різкого падіння чисельності і навіть вимирання річних реофільних і лімнофільних видів. Очевидно не стали виключенням калужниці, причому в найбільшій мірі постраждав *V. contectus*, який чітко приурочений до заплавної екосистем або ділянок річок з невеликою течією і густо зарослих вищою водяною рослинністю.

Однак, в цьому випадку виникає питання, а саме: якщо цей вид віддає перевагу місцям з відсутністю течії, то чому ж він вмирає в умовах зарегулювання набагато більшими темпами, ніж *V. viviparus*. Досить ймовірно, що це пов'язане з його меншою екологічною толерантністю і низькою стійкістю до забруднення води або дефіциту кисню, що властиве сучасним річковим системам України.

Виходячи із наявних свідчень про поширення і чисельність видів і їх екологічну толерантність, які було отримано в результаті проведеного дослідження, можна стверджувати, що визначення виду-експлеренту *V. contectus* як цілком виправдане. Так, цей вид у водоймах України має досить обмежений ареал і оптимальних місць для його існування залишилось зовсім небагато, а крім того, є всі підстави вважати, що падіння чисельності цього виду носить уже катастрофічний характер. Що стосується *V. viviparus*, то інтерпретація його життєвої стратегії як виду-патієнта також частково умовна, але все ж таки виглядає досить адекватно. Якщо оцінювати потенціал його життєдіяльності, то слід зазначити, що ареал *V. viviparus* охоплює практично всі водойми України. Що стосується його загальної чисельності, то слід відмітити, що поселення цього виду можна виявити, хоча часто й з досить низької щільності, в усіх придатних для виду біотопах. Очевидно, потенціал цього виду ще досить високий і його популяції будуть зберігатися,

хоча і з різною ступінню представленості, майже в усіх водних екосистемах України.

Отже, якщо вважати, що в умовах сучасної України наявні два види з різними життєвими стратегіями: один з них ще досить стабільний, а другий згасаючий, котрий тільки намагається зберегтися, то виникає питання про існування певних компенсаторних механізмів індивідуального, популяційного або мікроеволюційного характеру, які б дозволили згасаючому виду якимось чином протистояти умовам навколишнього середовища, які змінюються в негативний бік. З цією метою було проведено порівняльне дослідження низки адаптивних показників характерних для цих двох видів у межах України (табл. 1).

Співвідношення статей в популяціях.

Виявлено, що згасаючий вид *V. contectus* характеризується різко зміщеним співвідношенням статей у бік самців, (в два рази, в порівнянні з *V. viviparus*). Причиною цього, судячи з того, що у обох видів епігамний механізм визначення статі, є погіршення для них умов існування. Це підтверджує та обставина, що в минулому у період нормального стану водних рівнинних екосистем співвідношення статей у популяціях цих двох видів моллюсків було рівним. Такий різкий дефіцит самців при копулятивному способі розмноження не дозволяє ефективно використовувати репродуктивний потенціал всіх самок. У цьому випадку цілком можливий спонтанний партеногенез або стерильність (не заплідненість) окремих самок, що повинно призводити до зменшення плодючості і зниженню репродуктивного потенціалу популяцій.

Індивідуальна плодючість.

Рівень індивідуальної плодючості у згасаючого виду *V. contectus* вірогідно нижчий, ніж у відносно стабільного *V. viviparus*. Відмінності у кількості ембріонів на одну самку в середньому досягають двох разів. У чому причина такого падіння плодючості одного виду у порівнянні з другим до кінця незрозуміло. Це може бути і дефіцит самців, який не забезпечує достатню кількість запліднень, і несприятливі умови існування, і недостатня трофіка та інбридінг. Різне зниження плодючості в обох видів моллюсків, що спостерігається за останні 50–40 років, а також та обставина, що нормальне співвідношення статей і висока плодючість у *V. contectus* позитивно корелюють із середніми розмірами черепашок самок у вибірці, свідчить, що саме фізіологічні механізми, які пов'язані з умовами існування, у цьому випадку відіграють ключову роль.

Статевий диморфізм.

Як і слід очікувати, між самками і самцями у обох видів мають місце вірогідні морфологічні відмінності, однак загальних тенденцій у характері статевої мінливості для двох видів не знайдено. У *V. contectus* відмінності між особинами різних статей, в основному, пов'язані з абсолютними розмірами, а у *V. viviparus* з пропорціями.

Стабільність розвитку.

Співставлення рівнів мінливості конхіологічних ознак обговорюваних видів однозначно дово-

дять, що індивідуальна мінливість суттєво вища у *V. contectus*, порівняно з *V. viviparus*. Причому мова йде не тільки про індекси, але й про мінливість розмірних показників. Останнє означає, що оскільки за числом завитків досліджені серії двох ви-

дів не відрізняються, то мова йде про меншу стабілізацію ростових процесів у *V. contectus* у порівнянні з *V. viviparus*. Ця обставина доводить, що і ця адаптивна характеристика у *V. viviparus* виражена сильніше, ніж у *V. contectus*.

Таблиця 1. Порівняльна характеристика двох видів калужниць з різними життєвими стратегіями в умовах сучасної України
Table 1. Comparative characteristics of the two types of cowslip different life strategies in today's Ukraine

Характеристика	<i>V. viviparus</i> (пациєнт)	<i>V. contectus</i> (експлерент)
Ареал в Україні	Водойми і річні системи практично на всій території	Центральна і Північна частини
Сучасна чисельність	Досить висока	Низька, співвідношення кількості особин з <i>V. viviparus</i> – 1 : 10–100
Динаміка чисельності	Незрозуміла, можливо деяке падіння	Різке падіння, чисельно домінував, зараз рідкісний або небагаточисельний вид
Толерантність	Досить висока	Невисока, в декілька раз нижча, ніж у порівнюваного виду
Індивідуальний розвиток	Відносно стабільний	Рівень мінливості абсолютних і відносних ознак суттєво вищий ніж у <i>V. viviparus</i>
Середнє співвідношення статей в популяції	1♂ : 4♀	1♂ : 8♀
Характер статевого поліморфізму	Чітко виражений по формі черепашки	Половина самців по черепашці не відрізняються від самок
Середня плодючість	10 ембріонів на самку	5 ембріонів на самку

Отже, в результаті проведеного дослідження двох досить близьких видів моллюсків, але з різними у сучасних умовах життєвими стратегіями, можна вважати доведеним, що в несприятливих для виду екологічних ситуаціях відбувається не тільки порушення нормального функціонування їх організму внаслідок дії негативних зовнішніх факторів, але й починають діяти додаткові (вторинні) фактори: інбридинг, порушення структури схрещувань, зниження плодючості, дестабілізація індивідуального розвитку. При цьому, як з'ясувалося, у згасаючого виду *V. contectus* не виникають спеціальні адаптивні механізми на різних рівнях організації (індивідуальному, популяційному, мікроеволюційному), які дозволяли б цьому виду компенсувати втрати, що завдають йому несприятливі умови існування. Можна було би, наприклад, очікувати, що природний добір, який відбувається більш інтенсивно в загрозливих для виду умовах, коли елімінація особливо значна, призведе до ефективної природної селекції більш пристосованих, плодовитих і життєстійких особин. Цього ж цього не відбувається. Звідси можна зробити висно-

вок, що цей вид, за несприятливих умов існування, різко втрачаючи свою чисельність, не набуває механізмів, які б сприяли відновленню його потенціалу і за пригнічуючої екологічної ситуації приречений на поступове згасання. Наскільки ця тенденція є загальною закономірністю покажуть наступні дослідження.

Висновки

З'ясовано, що *V. viviparus* є відносно стабільним видом, який має достатній адаптивний потенціал і може бути визначений у сучасних екологічних умовах як вид-пациєнт, тоді як *V. contectus* характеризується різко зниженими адаптивними показниками, а його життєва стратегія відповідає виду-експлеренту. При цьому вид *V. contectus*, різко втративши чисельність, не розвиває будь-яких мікроеволюційних або популяційних механізмів, які би сприяли підвищенню ефективності його розмноження чи стабілізації індивідуального розвитку і дозволяли би йому чином дещо компенсувати вплив несприятливих для нього екологічних факторів.

1. Анистратенко В. В. Фауна и экология брюхоногих моллюсков бассейна Среднего Днепра / В. В. Анистратенко, Е. В. Черногоренко // Вестник зоологии. – 1989. – № 2. – С. 3–6.
2. Ліндгольм В. А. До виучування малакофауни нижньої течії р. Дніпра / В. А. Ліндгольм // Зб. праць Дніпр. біол. ст. – 1929. – 11, вип. 3. – С. 113–143.
3. Плигин Ю. В. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Ю. В. Плигин [Под. Ред Л. Н. Зимбалева]. – Киев.: Наукова Думка, 1989. – 244 с.
4. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель,

- геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский. – Советская ботаника, 1935. – № 4. – С. 25–42.
5. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов / Я. И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 371 с.
6. Черногоренко Е. В. Моллюски семейств Valvatidae и Viviparidae фауны Украины: автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Е. В. Черногоренко – Киев, 1988. – 25 с.
7. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – Киев: Наукова Думка, 1983. – 210 с.

Отримано: 27 травня 2016 р.
Прийнято до друку: 16.06.2016