

ОГЛЯДИ

УДК 594.38:504.74

**ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ СТАВКОВИКА ОЗЕРНОГО І ВИТУШКИ РОГОВОЇ  
(MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA)**

**А. Стадниченко, Т. Скок**

*Житомирський державний університет імені Івана Франка  
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна  
e-mail: stadnychenko@yandex.ru*

Узагальнено дані літератури щодо життєвих циклів *L. stagnalis* (L.) і *P. corneus* (L.) в умовах різних природно-кліматичних зон. Розглянуто будову статеві системи, статеву поведінку, співвідношення між процесами самозапліднення і перехресного запліднення у цих організмів. Охарактеризовано морфологію їхніх синкапсул і особливості ембріогенезу в них.

*Ключові слова:* *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, життєвий цикл, статевий цикл, синкапсули.

Життєвий цикл – це сукупність фаз розвитку, після завершення яких організм досягає статевої зрілості й набуває здатності давати початок наступному поколінню. У легеневих молюсків він простий, без метаморфозів, складається з процесу запліднення, ембріональної, ювенільної фаз, фази зрілості та статевого розмноження і завершується смертю. Безперервність життєвого циклу забезпечують статеві клітини, які формуються періодично. Саме тому елементарною одиницею життєвого циклу є статевий цикл.

Дослідження життєвих циклів прісноводних молюсків є дуже важливим. Адже ці гідробіонти відіграють значну роль у перетворенні та кругообігу речовин у водних екосистемах, у підтриманні їхнього стабільного хімічного складу і підвищенні самоочисних властивостей, у поширенні трематодозів серед хребетних тварин. Масштабність вказаних процесів залежить від щільності населення популяцій. А остання, у свою чергу, визначається інтенсивністю розмноження і тривалістю життя особин [11, 46].

Дослідження життєвих циклів легеневих молюсків були започатковані у 80-х рр. XIX ст. Їх здійснювали як зарубіжні (таблиця), так і вітчизняні малакологи. Розбіжності у висновках щодо строків початку і завершення певних фаз життєвих циклів як ставковика озерного, так і витушки рогової зумовлені, швидше за все, відмінностями у кліматичних умовах різних ділянок їхніх ареалів.

Найбільш повно і всебічно питання життєвих циклів легеневих молюсків висвітлено російськими малакологами Г. В. Берьозкіною та Я. І. Старобогатовим [5–7, 9, 11], які дослідили особливості розмноження і статевого циклу цих тварин у зв'язку з впливом на них зовнішніх та внутрішніх чинників, а також залежність між життєвими циклами молюсків і продуктивністю їхніх популяцій. Ці науковці вказують, що у ставковиків, які вийшли з кладок у червні–серпні, до настання осінніх холодів черепашка збільшується, досягаючи висоти 13–18 мм. Наступного року до кінця червня молюски виростають до тих розмірів, за яких вони зазвичай здійснюють розмноження (28–30 мм), а до настання осінніх холодів вони досягають у висоту 35–38 мм. Після другої зими найбільш інтенсивний ріст їхніх черепашок відбувається рано навесні. Протягом квітня і травня черепашки тварин збільшуються у висоту до 45 мм; а надалі їхній ріст відбувається вкрай поволі. Дворічні особи-

ни відмирають у серпні–вересні, проте поодинокі дволітки трапляються аж до листопада. Навесні кладки продукують тільки дворічні ставковики, а в кінці червня і в липні – тільки однорічні. Ці автори вказують, що життєвий цикл *P. corneus* аналогічний такому у *L. stagnalis*, тобто він також є дворічним і дициклічним. Свої дослідження Г. В. Берьозкіна та Я. І. Старобогатов проводили на Смоленщині (Російська Федерація). Відомо, що кліматичні умови там дещо суворіші, ніж в Україні. Тому результати, отримані цими малакологами, доцільно використати для порівняння з даними, які стосуються *L. stagnalis* і *P. corneus* з Поліської лісової, Лісостепової та Степової зон України.

Тривалість життя і кількість генерацій на рік у *Lymnaea stagnalis*  
та *Planorbarius corneus* на території Європи й США

Вид	Територія дослідження	Автори, рік публікації	Тривалість життя	Кількість генерацій за рік
<i>L. stagnalis</i>	Угорщина	Hazay, 1881	3–4 роки	1*
	Австрія	Clessin, 1884	4–5 років	1*
	Німеччина	Künkel, 1908; Ziegler, 1908; Frömming, 1956	2 роки	1*
		Holzfuß, 1914	1–2 роки	1*
	Франція	Schodduyn, 1925	3–4 роки	1*
	Великобританія	Boycott, 1936; Campion, 1956	1 рік	1
		Hunter, 1957	Трохи більше 1 року	1
		Berrie, 1965, 1966	2 роки	1*
		Wesenberg-Lund, 1939	1,5 року	1*
	Данія	de Coster, Persoone, 1970	2 роки	1*
Бельгія				
США	Brown, 1979	1 рік	1	
<i>P. corneus</i>	Великобританія	Oldham, 1930	6 років	1*
		Boycott, 1936	2–3 роки	1*
		Hunter, 1957; Berrie, 1963	Близько 1 року	1

\* – генерації одного року, але змішані за походженням (становлять собою потомство одно-, дворічних і старших особин).

Деяку інформацію, щоправда, досить фрагментарну, про життєвий цикл *L. stagnalis* в умовах України знаходимо у роботах О.В. Левіної [32, 33], Л.Є. Астахової [3], А.П. Стадниченко [45]. О.В. Левіна вказує, що максимальна тривалість життя *L. stagnalis* у Київському водосховищі сягає 5 років. Особини цього виду стають тут статевозрілими за висоти черепашки 29,1–30,7 мм. Таких розмірів вони досягають у віці 130 діб при температурі 20°C. З цією інформацією, однак, не погоджується Л.Є. Астахова. За її даними, цьому молюскові для завершення циклу розвитку в межах Українського Полісся достатньо двох років. У межах цієї зони перше яйцекладіння відбувається на початку другого року життя і триває з червня до середини серпня, а наступне – після другої зими (з кінця квітня до кінця червня). Яйцекладіння з кінця квітня до середини серпня здається безперервним унаслідок послідовного розмноження двох поколінь молюсків – минулорічного і цьогоорічного. Природний масовий відхід дворічних особин спостерігається на півночі України в липні–серпні.

Життєвий цикл *L. stagnalis*, за дослідженнями А.П. Стадниченко, здійсненими на північному заході Лісостепової зони України, збігається з циклом, описаним Л.Є. Астаховою. А.П. Стадниченко повідомляє, що ставковик озерний, маючи дворічний життєвий

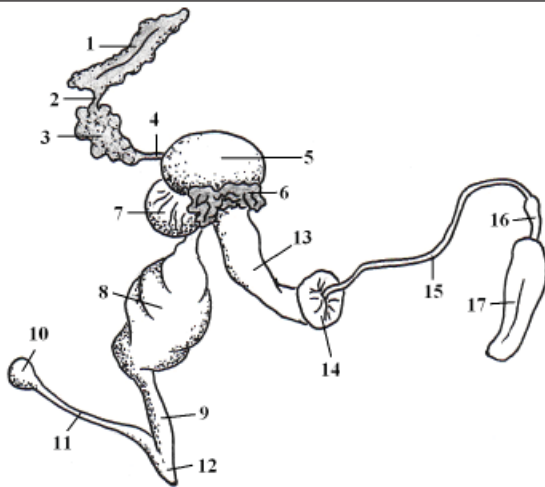
цикл, характеризується дициклічністю утворення статевих продуктів, тому його популяції навесні та восени зазвичай складаються з особин двох генерацій, а влітку – з трьох. Ці молюски відкладають кладки з останньої декади червня до третьої декади серпня. Особини, що виходять із них, помітно поповнюють склад популяцій, про що свідчить значне підвищення показника щільності їхнього населення при дуже незначному збільшенні біомаси. Так, якщо щільність населення дослідженої А.П. Стадниченко популяції (р. Солокія, Червоноград Львівської обл.) зросла в серпні (порівняно з липнем) у середньому на 150%, то біомаса її збільшилася тільки на 55–60%. У період інтенсивного функціонування гонад ріст ставковиків сповільнюється. Від моменту виходу із кладок і до досягнення статевої зрілості приріст черепашки у довжину становить 1500–2700%, а в особин, які йдуть на другу зимівлю, він не перевищує 16–25%. До цього часу висота черепашки у *L. stagnalis* досягає 35–37 мм. Навесні ріст поновлюється, і до кінця другого року життя черепашка досягає розмірів 48–62 мм.

Життєві цикли *L. stagnalis* зі Степової зони України досі взагалі не досліджували, а життєві цикли *P. corneus* на території нашої держави хоча і досліджували, але досить поверхово. Відомою є лише інформація А.П. Стадниченко [42], яка згадує, що *P. corneus* належить до групи двоциклічних видів. Тривалість життя його становить 2 роки. Двічі за цей період у весняно-літній час ці тварини протягом 1,5–2 місяців формують кладки. Цьоголітки вперше здійснюють розмноження у весняно-літній період наступного року [9, 42, 51].

Важливою складовою життєвого циклу кожної тварини є статевий цикл. Закономірності цих двох процесів формуються у гідробіонтів під час довготривалої еволюції та становлять собою комплекс адаптацій до розмноження в умовах, властивих континентальним водоймам, тобто в умовах мінливих і далеко не завжди сприятливих щодо особливостей гідрологічного і гідрохімічного режимів. Ці адаптації допомагають популяціям ставковиків виживати в різних стресових (екологічних) ситуаціях і охоплюють найрізноманітніші процеси, пов'язані з розмноженням (це – гаметогенез, онтогенез статевої системи, копуляція і запліднення, будова яйцевих продуктів тощо) [11]. Дослідження специфіки цих процесів у різних природно-кліматичних умовах є неможливим без знання особливостей будови статевої системи та статевої поведінки об'єктів дослідження.

Особливості анатомії статевої системи легеневих молюсків висвітлено у великій кількості робіт як українських, так і зарубіжних (європейських і американських) авторів [6, 11, 15, 16, 27, 35, 36, 42–44, 47, 50, 54, 55, 82, 84]. Деякі деталі будови та кількісні ознаки певних геніталій цих тварин дослідники вважають важливими для систематики [27, 43, 44, 50, 54, 82, 84].

Розглянемо особливості будови та функціонування статевої системи цієї групи молюсків. У них в утворенні гонодукта беруть участь гонадіальний, паліальний, бурсальний і цефалоподібальний відділи [11]. Ренальний відділ, характерний для *Pectinibranchia*, у ставковиків і витушок, як і у інших легеневих молюсків, відсутній [36, 75, 78]. *Статева залоза (овотестис)* є гермафродитною. *Сім'яні міхурці* у *L. stagnalis* альвеолярно-джгутоподібні [27], а у *P. corneus* – альвеолярні та займають третину гермафродитної протоки [42]. У них зберігаються зрілі сперматозоїди до моменту видалення під час копуляції. Деякі дослідники вважають, що секрет їхніх залозистих клітин інгібує запліднювальну здатність сперми [74, 79]. Проте більш ймовірно, що він лише створює середовище, в якому сперматозоїди зберігають життєздатність тривалий час [11]. У місці відділення від гермафродитної протоки чоловічого та жіночого відділів статевої системи формується складний орган – *квардривій*, у якому запліднена яйцеклітина оточується секретом білкової залози й обгортається внутрішньою капсульною мембраною.



Схематична будова статевої системи *Pulmonata*: 1 – гермафродитна залоза; 2 – проксимальна ділянка гермафродитної протоки; 3 – сім'яні міхурці; 4 – дистальна ділянка гермафродитної протоки; 5 – білкова залоза; 6 – лабіринт яйцепроводу; 7 – шкаралупова (нідаментальна) залоза; 8 – матка; 9 – провагіна; 10 – сім'яприймач (його резервуар); 11 – протока сім'яприймача; 12 – вагіна; 13 – стрічковидна частина простати; 14 – грушовидна частина простати; 15 – сім'япровід; 16 – пеніальний рукав (мішок пеніса); 17 – препуціум.

У витушки рогової *білкова залоза* заокруглено-прямокутної форми і складається з великої кількості дрібненьких фолікулів. *Яйцепровід* широкий, сплющений. *Шкаралупова залоза* крупна, мішкоподібна. *Матка* довга і широка. *Піхва (вагіна)* досить вузька. *Сім'яприймач* великий, грушовидний, з вузькою і довгою протокою [42]. За даними Ю.С. Мінічева та Я.І. Старобогатова [36], сім'яприймач легеневих молюсків повністю відповідає бурсальному відділові гонодукта *Pectinibranchia*, і його основна функція – накопичення алосперми (копулятивної сперми партнера). Однак деякі автори [5, 23, 24, 81] вважають першорядною іншою функцією сім'яприймача – гаметолітичну, відповідно до якої алосперма впродовж семи діб ресорбується, всмоктується в гемолімфу, здійснюючи при цьому гуморальний вплив на гермафродитну залозу, що призводить до активації оогенезу й овуляції. Завдяки цьому інтенсивна овуляція здійснюється саме тоді, коли особина має якнайбільший запас алосперми, що забезпечує домінування у цих молюсків перехресного запліднення над самозаплідненням.

Чоловіча частина гонодукта складається із паліального (простата і початок сім'япроводу) та цефалоподіального (основна частина сім'япроводу і пеніальний комплекс) відділів [6, 11]. У ставковика *простата* чітко поділяється на стрічкоподібну (помітно розширену безпосередньо за квадративієм) і грушовидну частини, має фолікулярну будову і багатоскладчаста в поперечному перерізі. Дистальна грушовидна частина простати коротша за проксимальну видовжену в 1,5 разу [16, 44]. У витушки *простата* китицеподібна,

Жіночий відділ статевої системи включає паліальні (формуються у дні мантийної порожнини) та бурсальні утворення [36]. У ставковика озерного *білкова залоза* правильно нирковидної форми, фолікулярна за своєю структурою. *Лабіринт яйцепроводу* сягає  $\frac{2}{3}$  довжини білкової залози. У ньому формується шарувата капсульна оболонка яєць. *Шкаралупова (нідаментальна) залоза* – овальна, її секрет утворює синкапсульний матрикс. *Матка* відмежована на проксимальному кінці від яйцепроводу і ділиться перетяжкою на крупну овальну (проксимальну) і конічну (дистальну) частини. З виділень матки утворюється синкапсульна оболонка. *Провагіна* циліндрична, за довжиною трохи поступається матці. *Резервуар сім'яприймача (сперматеки)* округло-овальний. Його висота майже у 2,5–3 рази менша за довжину протоки сім'яприймача [11, 27]. А.П. Стадниченко [44] вказує, що довжина протоки сім'яприймача *L. stagnalis* довша за його резервуар в 1,5–2 рази. Протока сім'яприймача біля основи розширена.

утворена дивертикулами, розміщеними в декілька рядів [11, 42]. Секрет простати активізує запліднювальну здатність сперматозоїдів [79]. Щодо *L. stagnalis*, то його *сім'япровід* відходить від простати термінально. *Мішок парувального (копулятивного) органа* короткий, дещо розширений біля проксимальних камер. *Предпеніальний рукав* масивний, звужений біля мішка пеніса та статевої пори, значно довший за мішок пеніса. Індекс копулятивного апарата дорівнює 3,08 [11, 17, 43, 44]. *Сім'япровід P. corneus* відходить від простати медіально. *Мішок пеніса* у витушки дуже короткий, значно коротший за предпеніальний рукав. *Копулятивний орган* короткий і вузький, дещо потовщений на нижньому краю. *Преупуціум* масивний, грушоподібний, звужений у напрямку чоловічого статевого отвору. В порожнині преупуціума витушки рогової розрізняють два масивних вертикальних *пілястри*, в його верхній частині – *залозу копулятивного органа (пеніальну залозу)*. Вона розеткоподібної форми, охоплює собою отвір мішка копулятивного органа. Придатки цієї залози заходять у порожнину предпеніального рукава, де закінчуються двома добре помітними підвищеннями [42].

Періодичне (щомісячне, щодакне або щотижневе) вимірювання лінійних розмірів статевих органів потрібне для встановлення ступеня активності тієї чи іншої частини репродуктивної системи в певний період року. На це звернули увагу деякі малакологи. Вони повідомляють, що ставковики, які зимують вдруге у фазі повної гермафродитності, зберігають добре розвинені обидва відділи статевої системи, проте ближче до осені та впродовж усієї зими білкова залоза і матка, а іноді й шкаралупова залоза стають більш цупкими і компактними. Простата ж, навпаки, помітно збільшується в розмірах, *сім'яні міхурці* наповнюються сперматозоїдами. Навесні ця диспропорція у розмірах чоловічих і жіночих геніталій зникає. Інверсія до повного гермафродитного стану викликана посиленням оогенезу в умовах збільшення тривалості світлового дня [11, 26, 61]. Подібні зміни характерні й для витушки [11]. Можливо, на жіночий відділ гонодукта впливають продукти ресорбції копулятивної сперми [25, 40].

Для встановлення конкретних етапів статевого циклу необхідно також простежити за сезонними гістологічними змінами гермафродитної залози. Гістологічні дослідження статевих залоз легеневих молюсків здійснювали чимало науковців [6, 11, 31, 35, 85, 86]. Завдяки їхнім роботам на сьогодні відомо, що гермафродитна залоза всіх гастропод має ацинальну будову. У статевозрілих *L. stagnalis* кількість ацинів становить 21–27. Вони зазвичай трубчастої або дещо мішкоподібної форми [85]. Для *P. corneus* їхня кількість поки що не встановлена, проте відомо, що ацини в їхній гонаді трубчастої форми.

Стінка кожного ацина утворена ретикулярною тканиною, клітини якої накопичують глікоген [97]. Безпосередньо біля ацина вона переходить у шар Анселя (плоский епітелій), відділений від порожнини гонади базальною пластинкою (мембраною), під якою розміщені еластинові та колагенові волокна [31]. Порожнина вивідної протоки, а частково і самого ацина, вистелена одношаровим зародковим (гермінативним) епітелієм, представленим війчастими та мікрівілярними (містять краплі ліпідів) клітинами [85]. Його крайова зона, спрямована у порожнину, це – кільце зародкового епітелію, котре дає початок усім клітинам, які беруть участь у гаметогенезі. Такими клітинами є оогонії, сперматогонії, клітини Сертолї та фолікулярні клітини [11].

Сперматогонії формуються, ростуть і дозрівають у ділянці сперматогенезу (нижче кільця зародкового епітелію). Вони рано втрачають зв'язок із базальною пластинкою і вступають у контакт із клітинами Сертолї. Останні нерідко називають фагоцитарними («годувальними») клітинами, оскільки їхньою функцією є передача поживних речовин від

базальної пластинки до чоловічих прогамет і фагоцитоз цитоплазми сперматид, які пізніше перетворюються на сперматозоїди [86]. Найближче до кільця зародкового епітелію на «годувальних» клітинах розміщені сперматогонії, які розмножуються мітотично. У напрямку до ділянки вітелогенезу містяться сперматоцити. Після мейозу вони перетворюються на сперматиди. Останні, дозріваючи, стають сперматозоїдами. Вивільнення їх здійснюється одразу після відділення від їхньої головки цитоплазматичного фрагмента, котрий переміщується далі у цитоплазму фагоцитарних клітин [57, 85]. У *L. stagnalis* після відділення гамет фагоцитарні клітини мігрують у ділянку вітелогенезу. Натомість у *P. corneus* після сперміації фагоцитарні клітини зберігають своє положення [11].

У ділянці вітелогенезу дозрівають оогонії, постійно зберігаючи тісний контакт із базальною пластинкою і шаром Анселя. Відділившись від зародкового епітелію, вони, супроводжуючись одною–двома фолікулярними клітинами, амебоїдним способом переміщуються до дна ацина (протягом 4–6 діб), де стають сидячими дисковидними ооцитами. У межах одного ацина у ставковика налічується 16–91 ооцит [85], а у витушки – лише 9–14 [11]. У них проходить перша профаза мейозу та діакінез. Овулюють саме ооцити, які, вивільнившись, зазнають повного мейозу протягом 3–3,5 год після овіпозиції [11, 94].

Гермафродитна залоза у постембріогенезі *L. stagnalis* і *P. corneus* проходить такі періоди розвитку [11]: *Становлення первинної функціональної структури* (триває 20–25 діб при температурі від +20 до +24°C). Гонада росте, утворюються первинні ацини, які не з'єднуються між собою протоками; формуються гермінативний епітелій, ретикулярна тканина, у просвітах ацинів з'являються гоніальні клітини. *Період раннього сперматогенезу* триває близько 20 діб. При цьому в ацинах відокремлюється зона сперматогенезу, утворюються перші порції сперматозоїдів. Відтепер сперматогенез у гонаді відбувається безперервно. З'являються оогонії та ооцити. Ацини ростуть, їхні порожнини розділяються перегородками. Формуються первинні, вторинні протоки і гермафродитна протока. *Період вітелогенезу в перших ооцитах* триває 20–25 діб. У сім'яних міхурцях з'являються перші порції сперматозоїдів. Чітко виділяються межі ділянки вітелогенезу, з'являються перші зрілі ооцити, готові до овуляції. Збільшуються розміри і кількість ацинів. *Період функціональної гермафродитності* починається у молоді у віці 60–70 діб і триває до смерті тварини. Слід зазначити, що, за деякими даними [66], формування зрілих ооцитів можливе вже через 46 діб після виходу особин *L. stagnalis* із кладки. Для *P. corneus* подібна інформація відсутня. У цей період гоніальні клітини утворюються постійно. Продовжують зростати кількість і розміри ацинів.

Відомості щодо гістологічної будови гермафродитної залози й особливостей гаметогенезу у ній дадуть змогу (при роботі з гістологічними зрізами) детально дослідити гістологічні особливості залоз статевої системи ставковиків і витушок із різних популяцій у різні сезони року. Це доповнить далеко не повні ще на сьогодні уявлення про статеві цикли *L. stagnalis* і *P. corneus* в умовах різних ландшафтно-кліматичних зон України [40].

Як відомо, ставковики та витушки – гермафродити, тому в науковій літературі термін «самець» зазвичай використовують для означення особини, яка під час копуляції віддає сперму, а «самка» – для тієї особини, що її приймає. За даними Г. В. Берьозкіної та Я.І. Старобогатова [7, 11], молюск-«самець» за деякий час до парування перестає споживати корм, стає рухливішим, бо активно шукає партнера. При цьому він часто вип'ячує назовні препуціум, яким обмацує субстрат чи свого ймовірного партнера. Якщо особини, котрі зустрілися, підходять одна одній фізіологічно та морфологічно, то копуляції ніщо не перешкоджає: «самець» досить міцно закріплюється ногою на черепащі «самки» (біля її

вустя), і його копулятивний апарат виявляється розміщеним напроти жіночого атріума цієї особини. У літературі відзначено кілька способів (типів) парування: *роздільностатеве*, або *однобічне* [11, 25, 63]; *реципрокне* [25]; *реципрокне одночасне* [63]; *реципрокне неодноразове* [11]; *парування ланцюжком* [25, 63].

Зауважимо, що, на думку одних авторів, ставковику притаманне лише роздільностатеве парування [28, 89] або ж тільки парування ланцюжком [59, 89]. У першому випадку один із копулюючих молюсків виступає у ролі «самця», інший – у ролі «самки», у другому – відбувається парування трьох і більше (до семи) особин, які з'єднуються у вигляді ланцюжка. Інші ж автори експериментально підтверджують наявність у *L. stagnalis* реципрокного одночасного [62, 63, 87, 91, 95] і реципрокного неодноразового парування [11, 56], коли кожна із двох копулюючих особин поводить себе і як «самець», і як «самка» одночасно або по чергово, до того ж майже без паузи. Для витушки рогової зафіксовані випадки реципрокної одночасної [77] та роздільностатевої копуляції [11].

Одним із загальних завдань, які стоять перед українськими малакологами сьогодення, є оцінка можливості самозапліднення у ізолюваних молюсків та визначення співвідношення між самозаплідненням і перехресним заплідненням у популяціях ставковиків та витушок із різних ландшафтно-кліматичних зон України. Перша згадка про розмноження гермафродитних пульмонат шляхом автогамії відома з початку XIX ст. [11]. Пізніше самозапліднення у *Lymnaeiformes* неодноразово було підтвержене багатьма дослідниками [5, 23, 25, 58, 64, 72, 90, 98]. При вимушеному розмноженні шляхом самозапліднення (наприклад, за умов ізоляції молюска) особина, як правило, відкладає синкапсули у більш пізньому віці (*L. stagnalis* – на 1–3 тижні пізніше, ніж зазвичай, а *P. corneus* – пізніше на 1,5 місяця). Кількість яйцевих капсул у кладці зменшується. З'являються аномалії ембріонального розвитку [11]. Однак Г.Л. Кейн [69], проводячи генетичний експеримент із *L. stagnalis* (схрещування тварин із різними фенотиповими ознаками), дійшла висновку, що навіть за нормальних умов утримання та розмноження цих тварин самозапліднення у них обов'язково доповнює запліднення перехресне. Ця авторка протягом 3,5 місяця після ізоляції тварин реєструвала стабільне 20–40%-ве самозапліднення відкладених яєць. Подібні експерименти здійснювали Г. В. Берьозкіна та Я. І. Старобогатов [8, 11], схрещуючи між собою близькоспоріднені (такими вони вважалися в той період малакологами-«роздрібнювачами») види *L. stagnalis* та *L. fragilis*. Маркером слугував ген висоти завитка черепашки, який у домінантному алелі визначав високий завиток (характерно для *L. fragilis*), а в рецесивному – низький (характерно для *L. stagnalis*). Нині вже відомо, що *L. stagnalis* та *L. fragilis* є одним і тим самим видом. Це довели дослідження таксономічного складу роду *Lymnaea* в Україні, здійснені із застосуванням методики біохімічного генного маркування [34]. Отже, Г. В. Берьозкіна та Я. І. Старобогатов експериментально показали, що у ставковика озерного відносний рівень автогамії досить вагомо варіює як при ізоляції молюсків після парування, так і при постійному парному утриманні. У «самок», ізолюваних після копуляції, відносна величина самозапліднення не перевищує 30% протягом перших 2–3 тижнів овіпозиції. Надалі вона поступово збільшується і через 77–93 доби від моменту парування досягає 100%. Перехресне запліднення відбувається впродовж 70–86 діб. У «самців» ставковика вже у перших кладках відносна величина автогамії становить 70–80%. У деяких випадках у цьому досліді копуляція взагалі була неефективною: незважаючи на копуляцію за 9 діб до початку овіпозиції у «самки», один із молюсків розмножувався лише самозаплідненням. При постійному парному утриманні тварин протягом 3 місяців яйцекладки відносна величина самозапліднення коливалася в межах 15,8–76,3%. У

середньому вона дорівнювала  $40,9 \pm 2,12\%$ . Частка перехресно запліднених яєць становила  $59,81 \pm 2,12\%$ . Коефіцієнт інбридингу – 0,251. Ці ж автори [8, 11] вивчали співвідношення процесів самозапліднення та перехресного запліднення у *Planorbarius banaticus* (Lang), експериментально схрещуючи гомозиготних особин – носіїв рецесивного гена часткового альбінізму і домінантного гена нормальної (повної) пігментації тіла. Результати їх експерименту можна поширити і на *P. corneus*, оскільки дослідження таксономічного складу роду *Planorbarius* в Україні, здійснені із застосуванням методики біохімічного генного маркування [15], показали, що всі 4 відомі для України види цього роду (*P. banaticus*, *P. corneus*, *P. purpura*, *P. grandis*) фактично становлять єдиний комплекс – надвид *Planorbarius* (super-species *corneus*). Г. В. Берьозкіна та Я. І. Старобогатов під час досліду допускали лише одноразовий обмін спермою, після чого «самку» ізолювали. Протягом 31–43 діб від моменту копуляції у неї відмічалися кладки виключно з перехресно заплідненими яйцями. Пізніше з'являлися поодинокі капсули зі самозаплідненими яйцеклітинами. Надалі відносна кількість останніх досить швидко зростала, і на 104–127 добу змішане запліднення замінювалося повною автогамією. Перехресне запліднення деякої частини яєць спостерігається до 81–124 доби від моменту копуляції. Нерест у цьому випадку відбувається з досить високою інтенсивністю, хоча у другій половині періоду овіпозиції кількість яйцевих капсул у кладках значно зменшується.

При постійному парному утриманні витушок зміни у способі запліднення яйцеклітин дещо інші. Упродовж 111–139 діб овіпозиції спостерігається повна відсутність автогамії; надалі запліднення стає змішаним і зберігається таким аж до кінця експерименту. Відносна кількість капсул із самозаплідненими яйцеклітинами у кладках варіює від 0 до 36,4%. У середньому в особини-альбіноса за 194–259 діб яйцекладки частка самозапліднених яєць становить  $7,18 \pm 0,71\%$ . Коефіцієнт інбридингу дорівнює 0,037.

Основним недоліком чистої автогамії є втрата популяційного гетерозису. Проте вважається, що види, які розмножуються одночасно шляхом самозапліднення і перехресного запліднення, швидше адаптуються до нестабільних умов навколишнього середовища, якими характеризуються прісні континентальні водойми, оскільки автогамія і аутбридинг мають свої переваги. Самозапліднення прискорює ізогаметацію та прояв генофонду без численних втрат особин, знижує енергетичні витрати на розмноження і дає можливість підтримувати чисельність популяцій в екстремальних умовах на оптимальному рівні [11]. До того ж воно сприяє переходу генотипу в поліплоїдний стан [68], що відіграє важливу роль в адаптивній еволюції тварин [2, 18]. Аутбридинг переводить генотипи в гетерозиготний стан, забезпечуючи тим самим стабільний ефект гібридної потужності [1]. Це умова і спосіб виникнення рекомбінацій, які є потужним джерелом мінливості в популяціях (потужнішим, ніж мутагенез) [1, 41] і важливим етапом формоутворення при частковому поліплоїдному стані популяції [2].

Дослідження співвідношення процесів самозапліднення та перехресного запліднення необхідні для того, аби можна було зробити висновок щодо генетико-екологічного стану популяцій у різних природно-кліматичних зонах нашої країни. Для оцінки ж інтенсивності відтворення популяцій потрібно знати частоту утворення статевих клітин, процесів запліднення та відкладання кладок, особливості морфології останніх і тривалість ембріонального розвитку зародків.

Упродовж ХХ ст. у зоології накопичилося чимало інформації, повністю або частково присвяченої будові кладок яєць прісноводних легеневиких моллюсків [11, 27, 29, 30, 35, 37–39, 42, 44, 63, 92]. Більшість зі згаданих вище авторів використовують знання з морфології



кладок моллюсків для розширення гідробіологічних досліджень або ж для уточнення даних систематики. Усі ці дані є корисними для встановлення термінів ембріонального розвитку зародків і розмірних характеристик кладок різних популяцій *L. stagnalis* та *P. corneus* України.

Перш ніж розглядати ці питання, слід визначитися з термінологією, без якої неможливим є опис морфології кладок. Зауважимо, що термінологія, запропонована О.Д. Некрасовим [37] та П. Бондесеном [63], дещо недосконала і застаріла, перш за все через те, що термін «яйце» використано ними зовсім до іншого комплексу структур, ніж це прийнято в ембріології. У наш час доцільно використовувати термінологію, застосовану Г. В. Берьозкіною та Я. І. Старобогатовим [7]. За нею під терміном «яйце» слід розуміти не тільки яйцеклітину з вітеліновою оболонкою, а й також білок і додаткову оболонку, яка у представників родини *Lymnaeidae* двошарова, а у *Bulinidae* – одношарова. Ці автори запропонували термін «яйце» замінити на термін «яйцева капсула» і, відповідно, замість терміна «яйцева капсула» використовувати термін «синкапсула». Ці ж дослідники замінили назви оболонок, які використовував П. Бондесен: «третинну оболонку першого порядку» – на «внутрішню капсульну мембрану»; «третинну оболонку другого порядку» – на «зовнішню» або «шарувату капсульну оболонку»; «третинну оболонку третього порядку» – на «синкапсульну оболонку». Замість «яйцеві» та «капсульні» тяжі (за А.Д. Некрасовим [37]) пропонується термін «міжкапсульні тяжі (волокна)» [7, 11], які у витушкових відсутні.

На сьогодні синкапсули *L. stagnalis* досліджені досить докладно [7, 11, 17, 27]. Вони крупні (довжина –  $20,7 \pm 1,9$ , ширина  $4,22 \pm 0,12$  мм). Синкапсульна оболонка з зоною ослизнення. Кількість яйцевих капсул у синкапсулі значно коливається (в середньому вона становить  $43,0 \pm 4,5$  екз). Вони розміщені у три і більше рядів [27]. Яйцеві капсули овальної форми, їхня довжина становить  $1,33 \pm 0,003$ , ширина –  $0,94 \pm 0,003$  мм. За дослідженнями О.Ф. Давидова зі співавторами [17], популяції *L. stagnalis* відрізняються за розмірами яйцевих капсул, але мають близькі значення співвідношення довжини до ширини. Товщина шаруватої капсульної оболонки становить у середньому 70 мкм. Міжкапсульні волокна добре помітні лише при нещільному розміщенні капсул у синкапсулі та переважно біля синкапсульної оболонки [11, 17]. Синкапсули відкладаються моллюсками переважно на замуреної водній рослинності. Прикріплення зазвичай буває дуже щільним [27].

Синкапсули *P. corneus* являють собою крупні, еластичні та цупкі, слабо опуклі пластинки дископодібної форми. Термінальна частина синкапсули розміщується з правого її боку і міцно зливається з диском. Зазвичай вона видовжена і поступово потоншується. Синкапсульна оболонка тонка, без зовнішньої зони ослизнення. Її верхній шар ззовні вкритий численними дрібними складками, які розміщуються спірально на деякій відстані одна від одної. Товщина оболонки – 200–300 мкм. На бічній поверхні синкапсули утворюється широка двошарова складка [11]. Деякі автори [30, 41, 63] вважають її зовнішній загострений край ідентичним кришковому шву синкапсул *Planorbidae*. Але Г. В. Берьозкіна та Я. І. Старобогатов [10, 11] вважають, що це не так. Адже у *Bulinidae* вихід молоді з кладки здійснюється через отвори в синкапсулі, які прогризають молоді особини. Спеціального ж отвору в синкапсульній оболонці для виходу молоді у них немає. Це зумовлене тим, що синкапсульний матрикс у цих моллюсків дуже густий, що і заважає переміщенню молоді всередині кладки від яйцевої капсули до крайової зони диска. Довжина кладок –  $13,4 \pm 0,67$ , ширина –  $8,6 \pm 1,2$  мм [42]. Яйцеві капсули витушки овальні, часто загострені на одному з полюсів. Усередині синкапсули вони укладаються зигзагоподібно в 2–4 ряди. Матрикс капсул має рожевий колір завдяки наявності у його складі гемоглобіну. Капсули відділені

від вмісту кладки лише мембранами [10, 11]. Довжина яйцевих капсул –  $1,38 \pm 0,67$ , ширина –  $1,11 \pm 0,011$  мм [42].

Ембріональний розвиток зародків лімнеїд детально описано у літературі другої половини ХХ ст. [21, 32, 35, 44, 65]. Докладний поділ ембріонального розвитку *L. stagnalis* на стадії та детальну характеристику кожної з них знаходимо у В.Н. Мещерякова [35]. Він виділяє 29 стадій, наголошуючи при цьому, що основними з них є 12, які можна ідентифікувати під світловим мікроскопом. Перша стадія – *одноклітинний зародок* (0 год), що міститься у білковій рідині яйцевої капсули і має вигляд темної крапки діаметром 0,13 мм. Відповідно до інформації, поданої А.П. Стадниченко [44], у лабораторних умовах перше дроблення зиготи відбувається через 2,5 год після відкладання кладки. Через годину після цього у результаті наступного поділу утворюється перший квартет макромерів. Упродовж наступних трьох годин здійснюється 3–5-те дроблення. В. Н. Мещеряков вказує, що на стадії *пізньої бластули* (28 год) багатоклітинний зародок сплющується на полюсах. *Середня гастрюла* (42 год) має щілиноподібний бластопор. На цьому етапі відбувається вихід зародка із жовткової оболонки. *Пізня гастрюла* (50 год) має від 0,15 до 0,2 мм в діаметрі і характеризується наявністю маленького бластопора та повільним обертанням навколо центральної осі тіла зі швидкістю 1 оберт за 105 с. На стадії *середньої трохофори* (67 год) ембріон набуває «чубчик» війок і обертається значно швидше (один оберт за кожні 5 с). На стадії *пізньої трохофори* (90 год) закладаються очі, форма зародка все ще округла. Через 96 год після відкладання синкапсули зародки в ній переходять на ембріональну стадію *раннього вітрильника (велігера)*: формуються черепашка та нога. Швидкість обертання його сповільнюється до одного оберту за 10 сек. *Середній велігер* (108 год) здатний здійснювати спонтанні рухи ногою, а швидкість обертання його навколо центральної осі тіла знижується до 1 оберту за 15 сек. У *пізнього велігера* (140 год) оберти нерегулярні, нога в задній частині не досягає черепашки, може витягуватися горизонтально, очі червонуваті. На стадії *веліконха* (більше 180 год) черепашка покриває весь комплекс внутрішніх органів, нога використовується для переміщення, очі набувають темного кольору. Більше ніж через 200 год після відкладання кладки ембріон починає повзати в капсулі за допомогою ноги і може повністю ховатися в черепашку, яка вже має завиток. Ще через 40 год по тому ембріон займає майже всю капсулу і готовий до виходу. Його черепашка має 1,5 оберту. З кладки особина виходить із висотою черепашки не менше 1,2 мм. Отже, за В.Н. Мещеряковим, весь ембріональний період життя ставковика триває близько десяти діб.

Лабораторні спостереження А.П. Стадниченко [44] підтверджують, що ембріональний розвиток *L. stagnalis* відбувається у діапазоні температур від 9,9 до 27,5°C (при оптимальній температурі 16–20°C). В акваріумних умовах при температурі 20°C і рН 7,2 він завершується через 19 діб, а висота черепашок тварин, які залишають кладки, сягає 1,9 мм. О.В. Левина (1973) подає дещо інші дані: при температурі 17–18°C тривалість ембріонального розвитку *L. stagnalis* становить 17–20, а при 20°C – 12–14 діб.

Ріст зародків ставковика озерного здійснюється нерівномірно на різних стадіях їхнього розвитку. Максимальне значення абсолютного і відносного середньодобового приросту спостерігається на стадії велігера – 212,5 мкм (на 13 добу) і 34,9% (на 7-му добу) відповідно. Найповільніше ростуть веліконхи: абсолютний середньодобовий приріст їх коливається від 60 до 90 мкм, а відносний – від 3,4 до 6,4% [44, 49].

Ембріогенез витушки рогової з українських популяцій досліджувала А.П. Стадниченко [42]. За її даними, ембріональний розвиток *P. corneus* при температурі 20°C та рН 7,2 триває 11 діб. Перше дроблення (площа його проходить через анімально-вегетативну вісь)

відбувається через 1 год після відкладання кладки. Впродовж наступних 2 год у результаті другого дроблення утворюється перший квартет бластомерів. Ще через 5 год відбувається третій поділ, і зародок стає восьмиклітинним. Він складається із квартету мікромерів на анімальному полюсі та квартету макромерів на вегетативному. На кінець першої доби ембріонального розвитку зародок представлений *морулою*. Через 2 доби спостерігається утворення *трохофори*, а ще через одну – *велігера*. На стадії *посттрохофори* з'являється черепашкова залоза і починається формування зародкової (ембріональної) черепашки. На сьому добу ембріогенезу у зародків формується голова з навколоротовими лопатями, щупальцями і очима. Ембріон за зовнішнім виглядом нагадує дорослу особину, від якої відрізняється лише за розмірами та скульптурованістю черепашки (на кожному її осьовому реберці на однаковій віддалі один від одного розміщені невеличкі шипи). На 11 добу ювельні *P. corneus* зі середньою шириною черепашки 1206,92 мкм залишають кладку.

На ранніх етапах ембріогенезу збільшення лінійних розмірів *P. corneus* відбувається надзвичайно повільно. Інтенсивний ріст зародків спостерігається на стадії трохофори (на 38%), а особливо – на стадії велігера (на 66%). Саме на цій стадії відносний середньодобовий приріст сягає свого максимального значення – 73,9%. Абсолютний середньодобовий приріст у цей період становить 176,6 мкм. Більше значення цього показника (201 мкм) спостерігається лише на десятю добу ембріонального розвитку *P. corneus* [42].

Підсумовуючи вищевикладене, зазначимо, на що доцільно було би звернути увагу українським дослідникам життєвих циклів *L. stagnalis* і *P. corneus*. На сьогодні не з'ясовано особливості перебігу життєвих циклів ставковика озерного з Лісостепової та Степової зон України, а життєві цикли витушки рогової взагалі не досліджені на території нашої держави. Досі не встановлено, які саме типи копуляції спостерігаються у *L. stagnalis* і *P. corneus* з водойм України. Нічого не відомо і про зміни добової та сезонної активності їхнього парування, а також про тривалість процесу копуляції та залежність його від умов навколишнього середовища і фізіологічного стану молюсків. Не досліджено і специфіку функціонування статевих систем цих тварин у сезонному та віковому аспектах. Щодо співвідношення процесів самоzapліднення та перехресного запліднення у різних популяціях *L. stagnalis* і *P. corneus* України, то такі відомості також відсутні. Немає жодної інформації і щодо порівняльної морфології кладок та особливостей перебігу ембріогенезу ставковика і витушки із різних природно-кліматичних зон України.

1. Айала Ф. Х. Механизмы эволюции // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 33–65.
2. Астауров Б. Л. Партогенез и полиплоидия в эволюции животных // Природа, 1971. № 6. С. 20–28.
3. Астахова Л. С. Моллюски родины Lymnaeidae Українського Полісся (фауна, екологія, біологія): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 1998. 24 с.
4. Березина Н. А. Гидробиология: Учебник для техникумов рыбной промышленности. Изд. 2-е. М.: Высш. шк., 1963. 439 с.
5. Березкина Г. В. Некоторые вопросы развития и функционирования репродуктивной системы лимнеид // Экология животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск: Изд-во Смоленск. пед. ин-та, 1980. С. 22–32.
6. Березкина Г. В. Сезонные изменения в репродуктивной системе лимнеид // Зоол. журн. 1981. Т. 60. В. 7. С. 978–983.
7. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков рода Lymnaea (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. В. 12. С. 1756–1768.

8. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Самооплодотворение в размножении пресноводных pulmonat // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения, Сб. 7. Л.: Наука, 1983. С. 203–206.
9. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Жизненные циклы некоторых пресноводных pulmonat в центральных районах Европейской части СССР // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск: Б. и., 1984. С. 203–205.
10. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata, Hygrophila) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. В. 12. С. 1818–1825.
11. Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 174. 306 с.
12. Біологічний словник. 2-ге вид. К.: Головна редакція УРЕ, 1986. 680 с., іл.
13. Вергун Г. И. О фауне личинок трематод в моллюсках р. Сев. Донца и его пойменных водоемов в районе среднего течения // Тр. НИИ биологии и биол. ф-та Харьк. ун-та. 1957. 30. С. 147–166.
14. Вискушченко Д. А. Морфофункціональні характеристики ставковика озерного *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758) за дії важких металів водного середовища: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2003. 20 с.
15. Гарбар Д. А. Моллюски роду *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) Фауны Украины: анализ морфологических, кардиологических та генетических признаков: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2006. 21 с.
16. Гарбар О. В. Комплексне каріологічне та морфологічне дослідження ставковиків Фауны Украины: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2001. 23 с.
17. Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. st. (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 9. С. 1325–1338.
18. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с.
19. Здун В. I. Личинки трематоды в прісноводних моллюсках України. К.: Вид-во АН УРСР, 1961. 141 с.
20. Зернов С. А. Общая гидробиология. Изд. 2-е. Л.: Гидрометиздат, 1949. 587 с.
21. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные. Щупальцевые. Щетинкочелюстные. Погонофоры. М.: Наука, 1977. 312 с.
22. Константинов А. С. Общая гидробиология: Учебник для биол. спец. ун-тов. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1979. 480 с.
23. Круглов Н. Д. Особенности протерандрии у лимнеид // Моллюски. Основные результаты их изучения, Сб. 6. Л.: Наука, 1979а. С. 129–131.
24. Круглов Н. Д. Биология размножения и особенности протерандрии у лимнеид // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании: Тез. докл. научн. конф. зоологов пед. ин-тов, Ч. I. Ставрополь: Изд-во Ставрополь. пед. ин-та, 1979б. С. 91–92.
25. Круглов Н. Д. Биология размножения пресноводных легочных моллюсков (Pulmonata) // Зоол. журн. 1980а. Т. 59. В. 7. С. 986–995.
26. Круглов Н. Д. Возрастные и функциональные изменения морфологии гениталий в онтогенезе лимнеид (Pulmonata Lymnaeidae) // Экология животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск: Изд-во Смоленск. пед. ин-та, 1980б. С. 33–45.

27. Круглов Н. Д. Моллюски семейства Прудовиков (Lymnaeidae, Gastropoda, Pulmonata) Европы и северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
28. Круглов Н. Д., Березкина Г. В. Некоторые вопросы физиологии копуляции у лимнеид // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1978. № 11. С. 49–53.
29. Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda Pulmonata) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. В. 7. С. 965–977.
30. Круглов Н. Д., Фроленкова О. А. Сравнительное изучение морфологии яйцевых капсул пресноводных гастропод Европейской части СССР. I. Подкласс Pectinibranchia (Planilabiata, Ectobranchia, Discoroda). II. Подкласс Pulmonata (Hydrophila) // Экология животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск: Изд-во Смоленск. пед. ин-та, 1980. С. 49–70.
31. Круглов Н. Д., Яковлева Ж. А. Гистологическое строение овотестиса *Lymnaea stagnalis* L. на разных стадиях репродуктивного цикла // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука, 1983. С. 207–208.
32. Левина О. В. Плодовитость пресноводных моллюсков *Lymnaea stagnalis* и *Radix ovata* // Зоол. журн. 1973. Т. 52. В. 5. С. 676–684.
33. Левина О. В. Динамика размерно-возрастного состава популяций некоторых лимнеид в сезонном аспекте // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Сб. 5. Л.: Наука, 1975. С. 86–88.
34. Межжерин С. В., Гарбар А. В., Коришанова Е. Д., Жалай Е. И. Морфологическая и генетическая изменчивость прудовика озерного, *Lymnaea stagnalis* s. l. (Gastropoda, Lymnaeidae), в водоемах Украины // Вестн. зоол. Вып. 42 (4). 2008. С. 339–345.
35. Мещеряков В. Н. Прудовик *Lymnaea stagnalis* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 53–94.
36. Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. Основные особенности эволюции половой системы гастропод // Зоол. журн. 1971. Т. 50. В. 9. С. 1309–1322.
37. Некрасов А. Д. Наблюдения над кладками пресноводных животных. II. Сравнительная морфология кладок пресноводных Gastropoda // Русск. зоол. журн. 1927. Т. 7. В. 4. С. 153–179.
38. Пінкіна Т. В. Вплив іонів важких металів водного середовища на ріст, розмноження і розвиток ставковика озерного (Mollusca, Pulmonata): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 2006. 23 с.
39. Пінкіна Т. В. Ріст, розмноження і розвиток ставковика озерного (Mollusca, Pulmonata) в токсичному середовищі: Моногр. Житомир: Вид-во ЖНАЕУ, 2009. 136 с.
40. Скок Т. Л. Мірні зміни гонодукта та гістології гонади прісноводних молюсків (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae, Vulinidae) в умовах різних природно-кліматичних зон України у весняний та ранньолітній періоди // Молодь і поступ біології: Зб. тез VI міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 2010. С. 132–133.
41. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология. М.: Мир, 1982. 488 с.
42. Стадниченко А. П. Прудовикообразные // Фауна Украины. К., 1990. Т. 29. Вып. 4. 289 с.
43. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые Украины. Житомир: Житомир. пед. ин-т., 1995. 123 с.
44. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины: Моногр. К.: Центр учебной литературы, 2004. 327 с.
45. Стадниченко А. П. Lymnaeidae и Acroloxidae Украины: методы сбора и изучения, биология, экология, полезное и вредное значение: Моногр. Житомир: Рута, 2006. 168 с.

46. Стадниченко А. П., Гирин В. К., Иваненко Л. Д. и др. Пресноводная малакофауна Украины в условиях глобального потепления климата Земли // Проблемы экологии: Тез. докл. междунар. науч. конф. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2010. С. 107.
47. Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеоздат, 1977. С. 152–174.
48. Стенько Р. Л. Личиночные формы трематод пресноводных моллюсков Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 21 с.
49. Сушкина А. П. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1949.1. С. 118–131.
50. Хохуткин И. М., Винарский М. В., Гребенников М. Е. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч.1 / Под ред. И.А. Васильевой. Екатеринбург: Голицкий, 2009. 162 с.
51. Цихон-Луканина Е. А. Жизненные циклы, изменение численности и биомассы некоторых брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища летом 1962 г. // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.: Б. и., 1965. С. 125–129.
52. Черногоренко-Бідуліна М. І. Фауна личинок форм трематод в молюсках Дніпра. К.: Вид-во АН УРСР, 1958. 210 с.
53. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ. К.: Наук. думка, 1984. 210 с.
54. Baker F. The Lymnaeidae of North and Middle America. Chicago Acad. Sci., spes. Publ., 1911. 593 p.
55. Baker F. The fresh water Mollusks of Wisconsin. Pt. 1. Gastropoda // Bull. Wisconsin ged. Nat. Hist. Suw. 1928. N 70. 507 p.
56. Barraud E. M. The copulatory behaviour of the freshwater snail (*Lymnaea stagnalis*) // British Journ. Anim. Behaviour. 1957. Vol. 5. P. 55–59.
57. Barth R., Jansen G. Ueber den Bergiff "Kinoplasma" in der Spermatogenese von *Australorbis glabratus olivaceus* (Mollusca Pulmonata Planorbidae) // Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 1960. T. 58. F. 2 P. 209–228.
58. Basch P. F. Studies on the development and reproduction of the fresh-water limpet *Ferrisia shimeki* (Pilsbry) // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1959. Vol. 78. N 3. P. 269–276.
59. Baudelot M. Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes // Ann. Sci. Nat., Ser. 4. Zool. 1863. T. 19. P. 135–268.
60. Berrie A. D. On the life cycle of *Lymnaea stagnalis* (L.) in the west of Scotland // Proc. Malacol. Soc. London, 1965. Vol. 36. N 5. P. 283–295.
61. Berrie A. D. Growth and seasonal changes in the reproductive organs of *Lymnaea stagnalis* (L.) // Proc. Malacol. Soc. London, 1966. Vol. 37. N 2. P. 83–92.
62. Boettger C. R. Basommatophora // Grimpe und Wegler. Die Tierwelt Nord-und Ostsee, 1944. B. 2. Lief. 35. S. 241–478.
63. Bondesen P. A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of fresh-water pulmonate gastropods. Naturhist. mus. Aarhus, 1950. 208 p.
64. Boycott A. E. The habitats of fresh-water Mollusca in Britain // J. Anim. Ecol. 1936. Vol. 5. N 1. P. 116–186.
65. Bretschneider L. H. Insemination in *Lymnaea stagnalis* (L.) // Proc. Kon. nederl. acad. wetensch, 1948. Vol. 51. N 3. P. 358–363.

66. *Bretschneider L. H., Raven C. P.* Structural and topochemical changes in the egg cells of *Lymnaea stagnalis* L. during oogenesis // Arch. Néerl. zool. 1951. Vol. 10. P. 1–31.
67. *Brown K. M.* Effects of experimental manipulations on the life history patterns of *Lymnaea stagnalis* appressa Say (Pulmonata: Lymnaeidae) // Hydrobiol. 1979. Vol. 63. P. 165–176.
68. *Burch J. B., Lindsay G. K.* An immuno-cytological study of *Bulinus* s. s. (Basommatophora: Planorbidae) // Malac. rev. 1970. Vol. 3. P. 1–18.
69. *Cain G. L.* Studies on cross-fertilization and self-fertilization in *Lymnaea stagnalis* appressa Say // Biol. bull. 1956. Vol. 1111. N 1. P. 45–52.
70. *Campion M.* A survey of the green algae epiphytic on the shells of some fresh-water mollusks. // Hydrobiol. 1956. Vol. 8. N 1–2. P. 38–53.
71. *Clessin S.* Deutche Excursions-Mollusken-Fauna // Nürnberg, 1884. V+663 S.
72. *Colton H. S., Pennypacker M.* The results of twenty years of self-fertilization in the pond snail *Lymnaea columella* Say // Amer. Nat. 1934. Vol. 68. P. 129–136.
73. *Coster W., Persoone G.* Ecological study of the Gastropoda in a swamp in the neighbourhood of Ghen (Belgium) // Hydrobiol. 1970. Vol. 36. P. 65–80.
74. *Duncan C. J.* The anatomy and physiology of the reproductive system of the freshwater snail *Physa fontinalis* (L.) // Proc. Zool. Soc. London, 1958. Vol. 131. N 1. P. 55–84.
75. *Fraser L. A.* The embryology of the reproductive tract of *Lymnaea stagnalis* appressa Say // Trans. Amer. Microscop Soc. 1946. Vol. 65. P. 279–298.
76. *Frömmong E.* Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. Berlin, 1956. 313 S.
77. *Hazay J.* Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biologische Theil. Zur Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Land- und Süßwasser-Mollusken // Malak. Blatter, 1881. B. 4. S. 43–224.
78. *Hoffman H.* Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Limax maximus* L. // Z. Wiss. Zool. 1922. B. 119. S. 493–538.
79. *Holm L. W.* Histological and functional studies on the genital tract of *Lymnaea stagnalis* appressa Say // Trans. Amer. Microscop Soc. 1946. Vol. 65. N 1. P. 45–68.
80. *Holzfuß E.* Neue biologische Beobachtungen an unseren Süßwasserschnecken // Wochenschr. f. Aquar. u. Terrar.-kunde, Braunschweig, 1914. B. 11. S. 299–302.
81. *Horstmann H. J.* Untersuchungen zur Physiologie der Begattung und Befruchtung der Schlammschnecke *Lymnaea stagnalis* L. // Z. Morphol. Oecol. Tiere, 1955. B. 44. N 3. S. 222–268.
82. *Hubendick B.* Recent Lymnaeidae, their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. Kuggl. Svenska Vetensk – Acad. Handl., 1951. 223 p.
83. *Hunter W. R.* Studies on freshwater snails at Loch Lomond // Glasgow univ. publ., Stud. Loch Lomond. 1957. Vol. 1. P. 56–95.
84. *Jackiewicz M.* European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora) // Genus. 1998. Vol. 9. N 1. P. 27–30.
85. *Joosse J., Reitz D.* Functional anatomical aspect of the ovotestis of *Lymnaea stagnalis* // Malacologia, 1969. Vol. 9. N 1. P. 101–109.
86. *Kanwar U., Bhandal J.* Cytophysiological studies on the non-germinal component of the slug ovotestis // Res. bull. Panjab. univ., 1977. Vol. 28. N 3–4. P. 165–169.
87. *Klotz J.* Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von *Limnaeus* // Jenaische Z. f. Naturw., 1888. B. 23. S. 1–40.
88. *Künkel K.* Vermehrung und Lebensdauer der *Lymnaea stagnalis* L. // Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges., 1908. B. 40. S. 370–377.

89. *Lankester E. Ray.* Observations on the development of the pond-snail [*Lymnaeus (Limnaea) stagnalis*], and on the early stages of other Mollusca // *Quart. journ. microscop. sci., n. ser.*, 1874. Vol. 14. P. 365–391.
90. *Noland L. E., Carriker M. R.* Observations on the biology of the snail *Lymnaea stagnalis* appressa during twenty generations in laboratory culture // *Amer. Midland naturalist*, 1964. Vol. 36. P. 467–493.
91. *Pelseener P.* Evolution phylogénétique de la ponte chez les mollusques // *C. r. 2-me congr. sci. Bruxelles*, 1935. Vol. 2. P. 1077–1078.
92. *Piechocki A.* Mieczaki (Mollusca) ślimaki (Gastropoda). Fauna slodkowodna Polski. Z. 7, Warszawa, 1979. 187 S.
93. *Precht H.* Zur Kopulation und Eiablage einer Planorbiden // *Zool. Anz.*, 1936. B. 115. N 3–4. S. 80–89.
94. *Raven C. P.* The development of the egg of *Lymnaea stagnalis* L. from oviposition till first cleavage // *Arch. Néerl. Zool.*, 1946. T. 7. Livr. 1–2. P. 91–121.
95. *Riedel K.* Die Kopulation von *Limnaea stagnalis*. // *Blätter f. Aquar.-u. Terrar. – Kunde*, 1909. B. 20. S. 651–652.
96. *Schodduyn R.* Observation biologiqest en microaquarium // *Ann. boil. lacustre*, 1925. T. 14. P. 39–47.
97. *Sminia T.* Structure and function of blood and connective tissue cells of the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis* studied by electron microscopy and enzyme histochemistry // *Z. Zellforsch.*, 1972. B. 130. S. 497–526.
98. *Steen W. J. van der, Hoven N. P. van der, Jager J. C.* A method for breeding and studying of freshwater snails under continuous water change, with some remarks on growth and reproduction in *Lymnaea stagnalis* (L.) // *Netherl. Journ. Zool.* 1969. Vol. 19. N 1. P. 131–139.
99. *Wesenberg-Lund C.* Biologie der Süßwassertiere. Wirbellose Tiere. Wien. 1939. XII+818 S.
100. *Ziegler M.* Das Leben der Süßwasserschnecken. Braunschweig, 1908. 79 S.

Стаття: надійшла до редакції 01.07.10

доопрацьована 03.11.10

прийнята до друку 04.11.10

## LIFE CYCLES OF *LYMNAEA STAGNALIS* AND *PLANORBARIUS CORNEUS* (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA)

A. Stadnychenko, T. Skok

*Ivan Franko State University of Zhytomyr*  
40, V. Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine  
e-mail: stadnychenko@yandex.ru

It is generalised information about life cycles of *L. stagnalis* (L.) and *P. corneus* (L.) in the conditions of different natural-climatic zones. The structure of sexual system, sexual behaviour, a parity between processes of self-fertilisation and cross fertilisation in these organisms is considered. This is characterised their morphology of sincapsules and features of embriogenes in them.

*Key words:* *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, life cycle, a sexual cycle, sincapsules.



**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРУДОВИКА ОЗЕРНОГО И ВИТУШКИ РОГОВОЙ  
(MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA)**

**А. Стадниченко, Т. Скок**

*Житомирский государственный университет имени Ивана Франко  
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир 10008, Украина  
e-mail: stadnychenko@yandex.ru*

Обобщены данные литературы, касающиеся жизненных циклов *L. stagnalis* (L.) и *P. corneus* (L.) в условиях разных природно-климатических зон. Рассмотрено строение половой системы, половое поведение, соотношение между процессами самооплодотворения и перекрестного оплодотворения у этих организмов. Охарактеризованы морфология их синкапсул и особенности эмбриогенеза в них.

*Ключевые слова:* *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, жизненный цикл, половой цикл, синкапсулы.