

УДК 574.55: 594.32

Е. И. Уваева¹, Н. М. Шурова²**ПРОДУКЦИЯ *VIVIPARUS VIVIPARUS* (MOLLUSCA, GASTROPODA) В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ УКРАИНСКОГО ПОЛЕСЬЯ**

Для пресноводного переднежаберного моллюска *Viviparus viviparus*, собранного в водоемах Украинского Полесья определены характеристики годовой продукции, основанные на различных показателях массы (общей, раковины, сырых, сухих и обеззоленных тканей) и *P/B*-коэффициента. Установлен вклад особей каждого возрастного класса в общую годовую продукцию. Получены уравнения множественной регрессии, позволяющие определять различные характеристики годовой продукции *V. viviparus* по стандартным гидробиологическим показателям — плотности поселения и биомассе.

Ключевые слова: моллюски, *Viviparus viviparus*, Украинское Полесье, продукция, *P/B*-коэффициент.

Представитель семейства Viviparidae — живородка речная *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) — распространен в реках, пойменных озерах и больших прудах Украинского Полесья, где может достигать значительной численности и биомассы [4]. Живородка речная играет большую роль в функционировании водных экосистем, входя в состав трофических цепей и принимая активное участие в круговороте минеральных веществ, в частности кальция, идущего на построение раковины. Также этот моллюск, благодаря фильтрационной и седиментационной работе, очищает водоемы от взвесей, осаждая их на дно [14].

Среди популяционных параметров, используемых при оценке состояния вида, особое место занимают продукционные показатели, характеризующие скорость образования биомассы [1]. Продукционным свойствам двустворчатых моллюсков посвящено много работ [1, 2, 13, 16]. В то же время данные о продукции семейства Viviparidae ограничены [8, 19, 20], а продукционные характеристики живородки речной, обитающей в водоемах Украины, ранее не изучались. Поэтому целью наших исследований было определение продукционных показателей *V. viviparus* в водоемах Украинского Полесья и установление их зависимости от различных популяционных характеристик.

Материал и методика исследований. Материалом для работы послужили выборки *V. viviparus* из десяти водоемов, расположенных в бассейне

© Е. И. Уваева, Н. М. Шурова, 2018

Среднего Днепра в пределах Украинского Полесья: 1) озеро (с. Раков Лес Волынской обл.), 2) р. Случь (г. Сарны Ровенской обл.), 3) озеро (с. Быстричи Ровенской обл.), 4) р. Жерев (с. Белокоровичи Житомирской обл.), 5) р. Уборть (с. Рудня-Ивановская Житомирской обл.), 6) р. Ирша (г. Хорошев Житомирской обл.), 7) р. Тетерев (г. Житомир), 8) р. Днепр (г. Киев), 9) р. Сейм (г. Батулин Черниговской обл.), 10) р. Десна (г. Новгород-Северский Черниговской обл.). Исследования были проведены в сжатые сроки (июнь 2017 г.). На каждой станции брали не менее трех проб на глубине 0,2—1,0 м. Моллюсков собирали по общепринятой методике [3] вручную, с помощью сачка и сита.

Плотность поселения (N) живородок определяли методом площадок на 1 м^2 дна. Видовую принадлежность моллюсков устанавливали по [21]. Возраст определяли по числу темных концентрических рельефных линий на крышечке раковины, маркирующих зимнее замедление роста. Общую массу особи (W), массу раковины (W_s) и сырых тканей (W_w) измеряли на электронных весах ТВЕ-0,3-0,01. У *V. viviparus* из р. Тетерев (г. Житомир) определяли массу сухих веществ (W_d), высушивая сырые ткани в сушильном шкафу при температуре 105°C до постоянного значения. Также измеряли массу сухого обеззоленного вещества (W_{AFDM}) как разницу между массой сухого вещества и золы, полученной прокаливанием тканей в муфельной печи при температуре около 600°C до постоянного значения. На основе полученных данных выведены зависимости: $W_d = 0,194W_w^{1,039}$; $W_{AFDM} = 0,174W_w^{1,034}$, где W_w , W_d , W_{AFDM} — соответственно масса сырых, сухих и обеззоленных тканей, г.

Годовую продукцию (P , $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) живородок определяли по одноразовым выборкам как сумму продукции отдельных возрастных групп [2, 9]:

$$P = 0,5(N_1 + N_2)(W_2 - W_1), \quad (1)$$

где N_1 и N_2 — ретроспективная и фактическая численность моллюска, $\text{экз}\cdot\text{м}^{-2}$; W_1 и W_2 — ретроспективное и фактическое среднее значение одной из характеристик массы, г (W , W_s , W_w , W_d , W_{AFDM}). Ретроспективные значения N_1 и W_1 принимались равными численности и соответствующей массе моллюсков в предшествующей возрастной группе. Для каждого поселения живородок определяли пять показателей годовой продукции: по общей массе моллюсков (P), массе их раковины (P_s), сырых (P_w), сухих (P_d) и обеззоленных тканей (P_{AFDM}).

Для расчета P/B -коэффициента использовали значения биомассы (B , $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) во время отбора пробы (фактическое) [1]. Коэффициент смертности (Z) рассчитывали как угловой коэффициент линейной формы уравнения, характеризующего динамику численности животных со стабильной возрастной структурой [5]:

$$\ln N_t = \ln N_0 - Zt, \quad (2)$$

где N_t и N_0 — численность моллюсков возраста t и начального возрастного класса, экз·м⁻². Очень удобно рассчитывать коэффициент смертности с помощью программы Statgraphics Plus for Windows. Для этого проводится регрессионный анализ между возрастными классами моллюсков и логарифмированными значениями их численности. В полученном уравнении $y = a + bx$ угловой коэффициент регрессии b и является коэффициентом смертности Z .

При оценке изменчивости годовой продукции и P/B -коэффициента *V. viviparus* использовали корреляционный и регрессионный анализы на основе исходных данных, трансформированных логарифмированием. Статистическую обработку полученных данных выполняли с использованием пакета прикладных программ Statgraphics Plus for Windows и Microsoft Excel.

Результаты исследований и их обсуждение

В водоемах Украинского Полесья плотность поселения *V. viviparus* изменялась в пределах 20—87 экз·м⁻², биомасса — 41,2—184,1 г·м⁻² (табл. 1), что связано с разнообразием условий в исследуемом регионе.

Для расчета продукции необходимо точно определить индивидуальный возраст особи, что у Viviparidae можно сделать по количеству темных линий на крышечке их раковины. У живородок, которые родились в текущем сезоне (возраст 0+), нет темных колец на крышечке, поскольку у них еще не было зимнего замедления роста. Вместе с тем на крышечках моллюсков всех возрастных классов, в том числе и сеголетов, имеется так называемая эмбриональная метка — более-менее пигментированная структура, образовавшаяся еще во время эмбрионального развития особи в зимний период.

Поскольку в литературе нам не встречались примеры расчета продукции живородок, приводим его в данной работе. Согласно уравнению (1), на основании количественных характеристик поселения *V. viviparus* в р. Тетерев (табл. 2), рассчитана продукция возрастных классов:

$$1+ : P = 0,5 (27 + 15) (2,35 - 0,90) = 30,45 \text{ г·м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1};$$

$$2+ : P = 0,5 (15 + 12) (3,08 - 2,35) = 9,85 \text{ г·м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1};$$

$$3+ : P = 0,5 (12 + 7) (4,04 - 3,08) = 9,12 \text{ г·м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1};$$

$$4+ : P = 0,5 (7 + 4) (5,00 - 4,04) = 5,28 \text{ г·м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}.$$

$$5+ : P = 0,5 (4 + 2) (6,76 - 5,00) = 5,28 \text{ г·м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}.$$

Соответственно общая продукция поселения составляет 59,98 г·м⁻²·год⁻¹.

Продукционные характеристики *V. viviparus* в водоемах Украинского Полесья весьма изменчивы (см. табл. 1). Годовая продукция, рассчитанная по общей массе моллюсков, варьирует в широких пределах — от 12,7 до

1. Популяционные и продукционные характеристики *V. viviparus* в водоемах Украинского Полесья

Места сбора	N _i экз·м ⁻²	V _i , г·м ⁻²	Средняя масса, г	Средний возраст, годы	Максимальный возраст, годы	Z	Годовая продукция, г·м ⁻² ·год ⁻¹					P/B-коэффи- циент, год ⁻¹
							P	P _s	P _w	P _d	P _{АФДМ}	
озеро (с. Раков Лес)	33	106,9	3,2	1,9	4	0,19	31,4	12,5	13,5	2,7	2,4	0,29
р. Случь (г. Сарны)	87	184,1	2,1	1,3	4	0,47	82,0	32,2	33,9	7,1	6,1	0,44
озеро (с. Быстричи)	23	41,2	1,8	1,6	3	0,15	12,7	4,4	5,2	1,0	0,9	0,30
р. Жерев (с. Бело- коровичи)	26	77,6	3,0	1,6	4	0,36	23,7	7,6	9,9	1,9	1,7	0,30
р. Уборть (с. Руд- ня-Ивановская)	20	52,9	2,6	2,0	3	0,47	13,8	4,4	5,5	1,1	0,9	0,26
р. Ирша (г. Хоро- шев)	29	109,5	3,8	2,4	5	0,28	28,7	12,0	13,1	2,8	2,4	0,27
р. Тетерев (г. Жи- томир)	67	158,7	2,4	1,4	5	0,53	59,8	26,3	22,7	4,5	3,9	0,37
р. Днепр (г. Киев)	43	100,3	2,3	1,5	4	0,41	43,4	16,5	15,6	3,1	2,7	0,43
р. Сейм (г. Бату- рин)	42	100,7	2,4	1,7	4	0,30	41,2	15,2	13,2	2,8	2,4	0,40
р. Десна (г. Новго- род-Северский)	54	146,7	2,7	1,7	5	0,53	55,8	23,0	19,2	4,5	4,0	0,38

2. Количественные характеристики *V. viviparus* (р. Тетерев, г. Житомир, июнь 2017 г.)

Возрастной класс, годы	N , экз·м ⁻²	B , г·м ⁻²	Средняя масса, г	P , г·м ⁻² ·год ⁻¹
0+	27	24,54	0,90	—
1+	15	35,29	2,35	30,45
2+	12	37,02	3,08	9,85
3+	7	28,31	4,04	9,12
4+	4	20,01	5,00	5,28
5+	2	13,52	6,76	5,28
0—5+	67	158,69	—	59,98

82,0 г·м⁻²·год⁻¹. Максимальные значения P характерны для поселений с высокой долей молодежи, где средний возраст моллюсков 1,3—1,4 года (реки Случь и Тетерев). Эти же поселения характеризуются высоким уровнем смертности ($Z = 0,47—0,53$). Уменьшение среднего возраста особей может быть обусловлено двумя причинами — повышением смертности моллюсков старших возрастных групп либо увеличением пополнения популяции молодью.

Другие продукционные характеристики *V. viviparus* (P_s , P_w , P_d , P_{AFDM}) имеют высокую степень корреляции (0,98—0,99) со значениями продукции, рассчитанной по общей массе моллюсков. Особый интерес представляет годовая продукция вещества раковины, включающей карбонат кальция и органическую матрицу. Количественный анализ процесса образования биогенного карбоната достаточно широко используется при оценках баланса вещества и энергии [17]. Продукция раковинного вещества живородок различных водоемов Украинского Полесья проанализирована впервые. Доля раковины в ее общей биомассе довольно велика: в среднем 32—42%, в то время как сырых тканей — 32—46, внутриполостной жидкости — 17—22%. В разных водоемах доля P_s колеблется от 32 до 44% годового увеличения общей массы.

Годовая продукция в единицах массы сырых тканей живородки в рассматриваемом регионе колеблется от 5,2 до 33,9 г·м⁻²·год⁻¹ (см. табл. 1). Годовая продукция сухого вещества составляет от 1,0 до 7,1 г·м⁻²·год⁻¹ (от 7 до 10% общей продукции). Максимальные значения P_d приходятся на поселения, в которых высока доля молодых моллюсков. Годовая продукция сухого обеззоленного вещества варьирует от 0,9 до 6,1 г·м⁻²·год⁻¹ и составляет в исследованных водоемах от 5,8 (р. Сейм) до 8,3% (р. Ирша) общей продукции.

Важной продукционной характеристикой популяций или сообществ водных организмов является относительная величина, показывающая соотношение между продукцией животных и их биомассой — P/B -коэффициент [1]. Значения этого показателя у *V. viviparus* различных водоемов Украинского Полесья варьировали от 0,26 (р. Уборть) до 0,44 год⁻¹ (р. Случь). Корреляционным анализом установлена отрицательная связь P/B -коэффициента

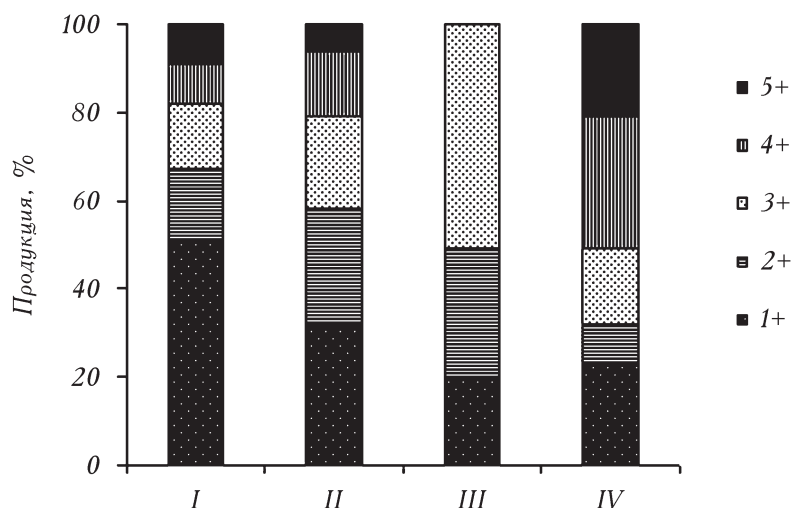
со средним возрастом особи ($r = -0,73$; $p < 0,05$) и положительная — с биомассой ($r = 0,96$; $p < 0,05$). Максимальные значения P/B -коэффициента характерны для поселений живородки с наибольшей биомассой, где средний возраст особи не превышает 1,7 года. Максимальный возраст *V. viviparus* в исследуемых поселениях составлял пять лет.

Очень информативным было бы сравнение P/B -коэффициента поселений живородки в современных экологических условиях с ретроспективными данными. Но, к сожалению, в литературе прошлого столетия такого рода информация отсутствует, хотя имеются данные относительно других групп моллюсков, например в 1970-х годах в Киевском водохранилище P/B -коэффициент *Lymnaea stagnalis* составлял $2,5 \text{ год}^{-1}$, *Radix ovata* — $8,0 \text{ год}^{-1}$ [6]. В 1992—1993 гг. у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* P/B -коэффициент варьировал от 0,44 до $5,93 \text{ год}^{-1}$ при плотности поселения $44—6337 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$ и биомассе $20,5—4234,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [16]. Эти значения значительно выше, чем у живородки речной, что объясняется ее относительно небольшими биомассами в современных водоемах Украинского Полесья (см. табл. 1). Вместе с тем в литературе XX в. имеется информация о значительном количественном развитии *V. viviparus* в бассейне Днепра. Так, в 1948 г. в пойменных водоемах Днепра численность *V. viviparus* была в пределах $100—870 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$, биомасса — до $2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ [10]. В 1985—1988 гг. в водохранилищах Днепровского каскада численность составляла от $10—20$ до $1,0—1,8 \text{ тыс. экз} \cdot \text{м}^{-2}$, биомасса — от $40—60$ до $1400—2600 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [7]. В отдельных биотопах бассейна р. Припяти в 1989—1992 гг. отмечены скопления *V. viviparus* численностью до $3,5 \text{ тыс. экз} \cdot \text{м}^{-2}$ и биомассой до $2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ [15].

Как уже упоминалось, P/B -коэффициент тесно коррелирует с биомассой и, соответственно, в современных поселениях при ее сравнительно низких значениях этот показатель ниже, чем несколько десятков лет тому назад. В целом, отмечена тенденция к уменьшению количественных показателей малакофауны Полесья [12]. По-видимому, демэкологические сдвиги у пресноводных моллюсков связаны, в первую очередь, со значительным антропогенным воздействием на внутренние водоемы [11].

На некоторых станциях был проанализирован вклад каждого возрастного класса в общую годовую продукцию (рисунок). Оказалось, что в реках Тетерев и Десна в большинстве случаев наибольшую долю вносят одно- и двухлетние особи *V. viviparus* — $58—67\%$. В реках Уборть и Ирша основной вклад в годовую продукцию вносят особи старших возрастных классов — $51—68\%$. Такие результаты объясняются отклонениями возрастной структуры этих поселений от стабильного состояния, связанными с дефицитом молодежи.

Для установления зависимости продукционных показателей *V. viviparus* от различных популяционных характеристик был проведен корреляционный анализ. Он показал, что общая годовая продукция наиболее тесно коррелирует с плотностью поселения ($r = 0,98$) и биомассой ($r = 0,96$). Корреляция со средней массой и средним возрастом особи выражена слабо (соответственно $r = -0,24$ и $-0,58$). Корреляция других видов годовой продукции



Вклад возрастных классов в годовую продукцию *V. viviparus*: I — р. Тетерев (г. Житомир); II — р. Десна (г. Новгород-Северский); III — р. Уборзь (с. Рудня-Ивановская); IV — р. Ирша (г. Хорошев).

(P_s , P_w , P_d , P_{AFDM}) характеризуется высокой корреляцией с продукцией, рассчитанной по общей массе моллюсков.

Поскольку прямой метод расчета продукции по одноразовым выборкам является довольно трудоемким, то особый интерес вызывают поиски эмпирических соотношений, позволяющих оценить продуктивность животных по легко определяемым популяционным характеристикам, таким, как плотность поселения и биомасса. На основе модели множественной регрессии, которая используется при анализе продуктивности беспозвоночных макробентоса Мирового Океана [18], и установленных популяционных характеристик *V. viviparus* — плотности поселения (N , экз·м⁻²) и биомассы (B , г·м⁻²) были получены пять эмпирических уравнений для расчета различных продукционных характеристик (P , P_s , P_w , P_d , P_{AFDM} , г·м⁻²·год⁻¹) этого моллюска в водоемах Украинского Полесья:

$$\ln P = -1,89 + 0,66 \ln B + 0,64 \ln N; R^2 = 0,98; SE = 0,10;$$

$$\ln P_s = -3,71 + 0,86 \ln B + 0,63 \ln N; R^2 = 0,98; SE = 0,10;$$

$$\ln P_w = -2,76 + 0,82 \ln B + 0,42 \ln N; R^2 = 0,98; SE = 0,08;$$

$$\ln P_d = -4,69 + 0,93 \ln B + 0,38 \ln N; R^2 = 0,98; SE = 0,07;$$

$$\ln P_{AFDM} = -4,84 + 0,92 \ln B + 0,39 \ln N; R^2 = 0,98; SE = 0,09.$$

Коэффициенты детерминации полученных уравнений высоки (0,98), стандартные ошибки небольшие (0,07—0,10), поэтому эти зависимости можно использовать для расчетов годовой продукции *V. viviparus* на основе

обычных гидробиологических характеристик (плотности поселения и биомассы) с достаточно высокой точностью.

Заклучение

Впервые установлены продукционные характеристики *V. viviparus* в водоемах Украинского Полесья. Продукция, определенная на основе общей массы моллюсков, массы их раковины, сырых, сухих и обеззоленных тканей, характеризуется высокой пространственной изменчивостью. Ее максимальные значения приходятся на поселения с высокой долей молодых особей. В поселениях *V. viviparus* с упрощенной возрастной структурой, связанной с дефицитом молодежи, основной вклад в годовую продукцию вносят трех–пятiletние особи. Установлена зависимость продукции и *P/B*-коэффициента от популяционных характеристик (численности, биомассы поселения, среднего возраста).

Обоснованные для *V. viviparus* эмпирические уравнения, характеризующиеся высоким коэффициентом детерминации, позволяют определять различные виды годовой продукции моллюсков по плотности их поселения и биомассе. Эти уравнения могут найти применение для получения экспрессных прогнозных продукционных характеристик, в том числе в системах экологического мониторинга рек Украинского Полесья.

**

Для прісноводного передньозяберного моллюска Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758), з водойм Українського Полісся встановлені характеристики річної продукції на основі різних показників маси (загальної, черепашки, сирих, сухих і обеззолених тканин) і P/B-коефіцієнт. Проаналізовано вклад особин кожного вікового класу в загальну продукцію V. viviparus. Річна продукція тісно корелює з щільністю поселення ($r = 0,98$) і біомасою ($r = 0,96$), P/B-коефіцієнт — із середнім віком ($r = -0,73$) і біомасою ($r = 0,96$). Отримано рівняння багатовимірної регресії, які дозволяють визначити різні характеристики річної продукції V. viviparus за стандартними гідробіологічними показниками — щільністю поселення і біомасою.

**

Annual production of the freshwater snail Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758) of the water bodies of Ukrainian Polissya was estimated on the basis of total weight, shell weight, weight of raw, dry and de-ashed tissues, and P/B-coefficient. Each age class is analyzed in terms its contribution to the total production. The annual production of V. viviparus closely correlates with its population density ($r = 0,98$) and biomass ($r = 0,96$), P/B coefficient correlates with the mean age ($r = -0,73$) and biomass ($r = 0,96$). The obtained multivariate regression equations allow determination of various characteristics of V. viviparus annual production by standard hydrobiological indicators, such as population density and biomass.

**

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеоздат, 1989. — 152 с.
2. Алимов А.Ф., Макарова Г.Е., Максимович Н.В. Методы расчета продукции // Методы изучения двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1990. — С. 179—195.

3. Жагин В.И. Методы гидробиологических исследований. — М.: Высш. шк., 1960. — 189 с.
4. Жморщук М.В., Андрийчук Т.В., Гарбар О.В. Поширення моллюсків роду *Viviparus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Viviparidae) на території України // Біологічні дослідження — 2014: Мат. V наук.-практ. Всеукр. конф. молод. учен. та студ., 4—5 бер. 2014 р. — Житомир, 2014. — С. 140—141.
5. Золотарев В.Н., Шурова Н.М. Методы оценки смертности животных по продолжительности их жизни // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений: мат. междунар. науч. конф., 26—29 августа 2008 г. — Херсон, 2008. — С. 11—16.
6. Левина О.В. Биология и продукция *Lymnaea stagnalis* L. и *Radix ovata* Drar. в Киевском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1975. — 26 с.
7. Левина О.В. Моллюски семейства Viviparidae водохранилищ Днепровского каскада // Гидробиол. журн. — 1992. — Т. 28, № 1. — С. 60—65.
8. Лешко Г.А. Экология лужанки речной (*Viviparus viviparus* L.) в Западной Двине // Весн. Віцебск. дзярж. ўн-та. — 2005. — № 4. — С. 134—139.
9. Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материалов. — Л., 1986. — 97 с.
10. Мирошниченко А.З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. // Зоол. журн. — 1958. — Т. 37, № 11. — С. 1635—1644.
11. Стагниченко А.П., Иваненко Л.Д. Малакобіота Українського Полісся та її зміни за умов антропогенного пресу // Вісн. Житомир. держ. ун-ту. — 2006. — Вип. 26. — С. 221—224.
12. Стагниченко А.П., Богачова А.М., Шубрат Ю.В. Вплив антропогенної трансформації навколишнього середовища на стан прісноводної малакофауни України // Вісн. ЖНАЕУ. — 2008. — № 1. — С. 139—147.
13. Стагниченко С.В. Продукционные свойства массовых видов двустворчатых моллюсков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 2005. — 21 с.
14. Увасва О.І., Стагниченко А.П. Седиментаційна активність *Viviparus viviparus* (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) у водосховищі Відсічному // Гидробиол. журн. — 2016. — Т. 52, № 3. — С. 19—25.
15. Хмелева Н.Н., Голубев А.П., Леванговски К. Динамика популяций живородки *Viviparus viviparus* (Gastropoda, Prosobranchia) в водоемах зоны Чернобыльской АЭС (Беларусь) и Зегжиньском водохранилище (Польша) // Там же. — 1995. — Т. 31, № 5. — С. 11—21.
16. Шурова Н.М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря. — Киев: Наук. думка, 2013. — 207 с.
17. Bosence D. Biogenic carbonate production in Florida Bay // Bul. Mar. Sci. — 1989. — Vol. 44, N 1. — P. 419—433.
18. Brey T. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight // Meeresforschung. — 1990. — Vol. 32, N 4. — P. 329—343.

19. Browne R.A. Growth, mortality, fecundity, biomass and productivity of four lake populations of the prosobranch snail, *Viviparus georgianus* // Ecology. — 1978. — Vol. 59. — P. 742—750.
20. Eleutheriadis N., Lazaridou-Dimitriadou M. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Viviparus contectus* (Millet) (Gastropoda, Prosobranchia) in the marshes of the river Strymonas (Serres, Macedonia, Northern Greece) // Malacologia. — 1995. — Vol. 37. — P. 41—52.
21. Glöer P. Sübwassergastropoden. Mollusca I. Nord-und Mitteleuropas. — Hackenheim: ConchBooks, 2002. — 327 s.

Житомирский государственный университет
Институт морской биологии
НАН Украины, Одесса

Поступила 05.02.18