

**Морфологические особенности
эмбриональной раковины
моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae):
попытка разграничения близких видов,
обитающих в Украине**

Ю.С. Рябцева, В.В. Анистратенко

*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена,
Национальная академия наук Украины, Киев 01601, Украина
e-mail: anistrat@izan.kiev.ua*

Размерные характеристики или индексы взрослой раковины, как правило, мало показательны при дифференциации видов сем. Viviparidae. Для этих целей нами предлагается использовать некоторые пластические признаки эмбриональной раковины. В связи с этим, у двух видов семейства *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и *Viviparus sphaeridius* (Bourguignat, 1880) описаны главные отличительные признаки эмбриональной раковины, позволяющие дискриминировать эти виды. Обсуждаются характер и границы изменчивости данных признаков у исследованных видов.

Ключевые слова: пресноводные гастроподы, Viviparidae, эмбриональная раковина, морфология, таксономия.

**Morphological traits of embryonic shells
of the gastropod genus *Viviparus*
(Gastropoda: Viviparidae)
an attempt to discriminate closely related species
inhabiting Ukraine**

Yu.S. Ryabceva, V.V. Anistratenko

*I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine,
Kiev 01601, Ukraine
e-mail: anistrat@izan.kiev.ua*

Shell measurements, their combination and/or indices are usually not significant for species discrimination in viviparid gastropods. We suggest to use some characters of embryonic shell for species identification. Main discriminating features of the embryonic shell for *V. viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880) are described. Variability of these characteristics is discussed.

Key words: freshwater gastropods, Viviparidae, embryonic shell, morphology, taxonomy.

Несмотря на многочисленные работы, посвященные изучению морфологии, анатомии, экологии и таксономии

живородковых [Ситникова, Старобогатов, 1982; Черногоренко, 1988; Павлюченкова, 1997; Анистратенко, Анистра-

тенко, 2001; Kobelt, 1909; Thiele, 1929; Röhrbach, 1937; Zilch, 1955; Falniowski, 1996; и др.], до сих пор отсутствуют единые непротиворечивые представления о систематике и даже видовом составе сем. Viviparidae Gray, 1847 Европы.

В ряде случаев все европейские живородки рассматриваются в составе одного рода *Viviparus* Montfort, 1810, в пределах которого признается наличие четырех-пяти видов [Trüb, Ribi, 1997; Falkner et al., 2001; Soes et al., 2009; и др.]. Важно отметить, что подавляющее большинство видов, описанных Ж. Бургинья [Bourguignat, 1880] и некоторыми его последователями, сведены в синонимы к нескольким (немногим) видам [Старобогатов, 1977; Черногоренко, 1988; Анистратенко, Анистратенко, 2001; и др.].

Вместе с тем, достаточно давно показано, что «*viviparus*» и «*contectus*» – виды, которые заслуживают обособления в отдельные роды *Viviparus* Montfort, 1810 и *Contectiana* Bourguignat, 1880, поскольку отличаются по радуле [Черногоренко, 1988; Troschel, Thiele, 1866–1893], анатомии половой системы [Павлюченкова, 1995, 1997; и др.] и морфологии раковины [Franz, 1932; Gorthner, 1992; Riedel, 1993; Falniowski, 1996], а также характеризуются различным числом хромосом [Павлюченкова, 1997; Rainer, 1963], экологическими предпочтениями [Жадин, 1928, 1952] и особенностями жизненного цикла [Березкина, Аракелова, 2010; и др.]. Такому обособлению не препятствуют даже часто наблюдаемые случаи образования гибридов между этими видами, которые, однако, не приводят к «слиянию» их популяций в одну [Trüb, Ribi, 1997; и др.].

Разграничение видов живородок в совокупных выборках обычно довольно проблематично и выполняется, как правило, с использованием качественных и количественных характеристик раковины взрослых моллюсков; изредка также используются признаки крышечки. Между тем, широкая изменчивость практически всех параметров раковины живородок (в том числе из-за коррозии верхних оборотов завитка и изменения скорости нарастания раковины в онтогенезе) существенно затрудняет таксономическое применение этих признаков, особенно в случае близких видов. В то же время, диапазон конхологической изменчивости может быть оценен лишь в случаях точной видовой диагностики моллюсков.

Характерная особенность биологии Viviparidae состоит в яйцеживорождении, т.е. яйцевые капсулы у этих моллюсков не откладываются наружу, а остаются внутри половых путей самки до выхода из них молоди, имеющей вполне сформированную раковину; в результате чего, их, собственно, и называют живородками. Эта особенность наталкивает на мысль об использовании морфологии раковины эмбрионов для дифференциации видов живородок.

Сравнение морфологических особенностей протоконхов позволяет более точно определять границы между близкими видами у многих Gastropoda. В настоящее время использование набора признаков эмбриональной и/или личиночной раковины моллюсков получает все более широкое распространение, в том числе в применении к Viviparidae [Рябцева и др., 2010; Bandel, 1982; Riedel, 1993; Falniowski, 1996; и др.].

Цель настоящего исследования – выявить морфологические особенности эмбриональной раковины двух близких видов рода *Viviparus*, обитающих в Украине – *V. viviparus* (Linnaeus, 1758) и *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880), пригодные для их эффективного разгра-

ничения; уточнить характер и границы варьирования основных пластических признаков взрослой раковины у данных видов живородок и на основе этого рассмотреть возможности использования особенностей конхологии *Viviparus* в целях систематики.

Материал и методы

Материалом для работы послужили собственные сборы моллюсков рода *Viviparus* в течение лета 2010 г. из р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская р-н, Николаевская обл.) и р. Буча (пос. Лесная Буча, Киево-Святошинский район, Киевская обл.). Используются также пробы из р. Мо-

лочная (с. Терпенье, Мелитопольский район, Запорожская обл.), сделанные в июне–августе 2010 г. и любезно предоставленные в наше распоряжение Е.В. Дегтяренко.

Моллюсков собирали ежемесячно с июня по август в пределах стационарных пунктов сбора (рис. 1) с помощью

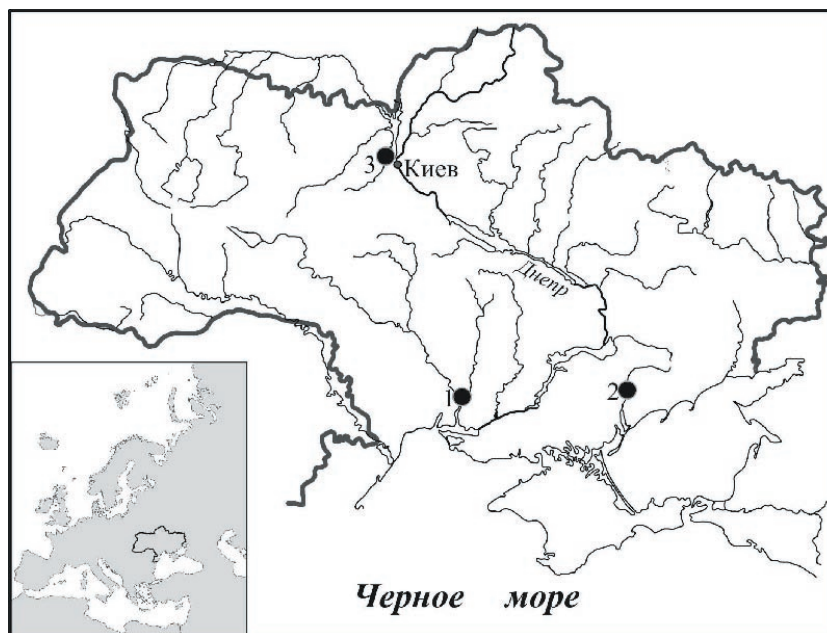


Рис. 1. Пункты сбора моллюсков: 1 – р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская обл.) (47°26'88" N, 31°53'32" E, сборы Ю.С. Рябцевой); 2 – р. Молочная (с. Терпенье, Запорожская обл.) (46°58'03" N, 35°26'29" E, сборы Е.В. Дегтяренко); 3 – р. Буча (пос. Лесная Буча, Киевская обл.) (50°32'55" N, 30°14'15" E, сборы Ю.С. Рябцевой).

Fig. 1. Localities where molluscs were collected: 1 – South Bug River (Balovnoe Village, Nikolaevskaya Oblast) (47°26'88" N, 31°53'32" E, coll. Yu.S. Ryabceva); 2 – Molochnaya River (Terpen'e Village, Zaporozhskaya Oblast) (46°58'03" N, 35°26'29" E, coll. E.V. Degtyarenko); 3 – Bucha River (Lesnaya Bucha Settlement, Kievskaya Oblast) (50°32'55" N, 30°14'15" E, coll. Yu.S. Ryabceva).

гидробиологического сачка. Каждый раз отбирали не менее 25–30 экз. Сразу после отбора пробы фиксировали 96% спиртом и затем хранили при температуре не выше 4–5°C.

Всего вскрыто и проанализировано 284 экз. взрослых моллюсков рода *Viviparus*; 260 эмбрионов были промерены с использованием разработанного нами методического подхода (см. ниже). В лаборатории для разграничения видов моллюсков, помимо традиционных конхологических признаков, также использовали компараторный метод Я.И. Старобогатова [Старобогатов, Толстикова, 1986].

Кроме того, для оценки изменчивости и пригодности количественных характеристик в диагностических целях

каждая раковина взрослых моллюсков и эмбрионов была промерена по основным параметрам (рис. 2). Измерения раковин взрослых особей проводили с помощью штангенциркуля (с точностью 0.1 мм). Для изучения эмбриональной раковины из выводковой камеры взрослых самок извлекались все эмбрионы различной степени зрелости: яйцевые капсулы без ясно обособленных раковин, эмбрионы с хрупкими раковинками внутри яйцевых капсул и эмбрионы со сформированными раковинами, покинувшие яйцевые оболочки. После визуального осмотра эмбрионы очищали от мягких тканей и промеряли под стереоскопическим микроскопом МБС-9 с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм. При подсчете числа обо-

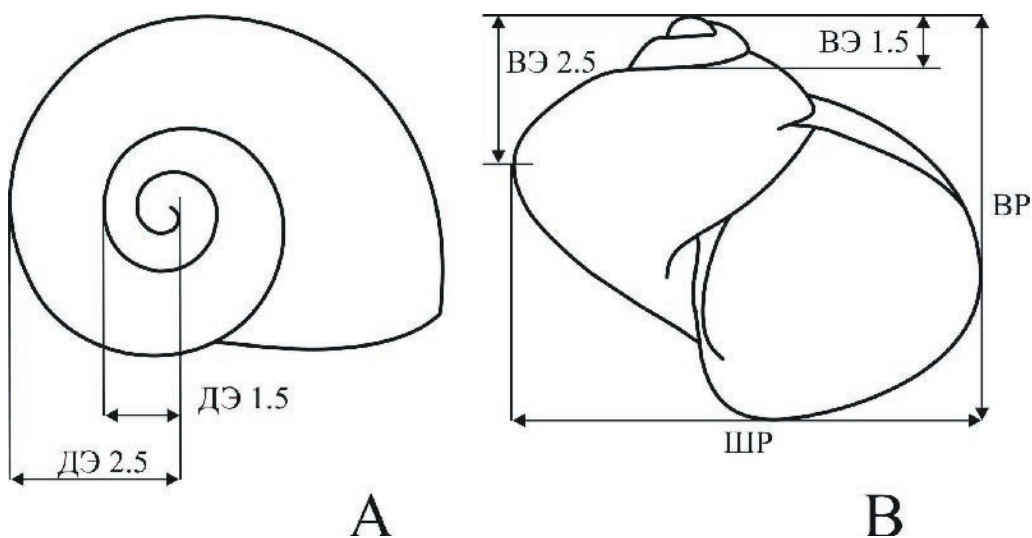


Рис. 2. Способ измерения параметров раковины взрослых особей, а также высоты и диаметра эмбриональных оборотов. ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины, Об – число оборотов, ДЭ 1.5 – диаметр 1.5 оборотов эмбриональной раковины, ВЭ 1.5 – высота 1.5 оборотов эмбриональной раковины, ДЭ 2.5 – диаметр 2.5 оборотов эмбриональной раковины, ВЭ 2.5 – высота 2.5 оборотов эмбриональной раковины. **А** – вид эмбриональной раковины сверху, **В** – вид с устья.

Fig. 2. Measuring of the shell parameters for adult individuals and for embryonic whorls height and diameter. ВР – height of shell, ШР – width of shell, Об – number of whorls, ДЭ 1.5 – diameter of 1.5 whorls of embryonic shell, ВЭ 1.5 – height of 1.5 whorls of embryonic shell, ДЭ 2.5 – diameter of 2.5 whorls of embryonic shell, ВЭ 2.5 – height of 2.5 whorls of embryonic shell. **A** – apical view of the embryonic shell, **B** – apertural view.

роты у эмбрионов и взрослых особей также использовали МБС-9. Для последующего измерения и изучения с помощью сканирующей электронной микроскопии были отобраны 10 эмбрионов на 2-х последних стадиях развития.

Для количественной оценки различий между эмбриональными раковинами двух конхологических форм (видов) рода *Viviparus*, выделенных с помощью компараторного метода [Рябцева и др., 2010], нами разработан специальный методический подход. Суть его заключается в измерении и сопоставлении высоты и диаметра строго фиксированных отрезков раковинной трубки у эмбрионов разных видов. Высоту и диаметр эмбриональной раковины изме-

ряли при 1.5 и 2.5 оборотах завитка. С помощью стандартного пакета программ Statistica 6.0 получены значения максимума, минимума (limits) и среднего со стандартной ошибкой ($\bar{X} \pm m$) для каждого из выполненных промеров взрослых и эмбриональных раковин живородок. Для выявления признаков эмбриональных раковин, которые разграничивают изучаемые виды, был применен дискриминантный анализ.

Все количественные данные получены и статистически обработаны Ю.С. Рябцевой. Также ею подготовлена основная часть иллюстраций. Концепция статьи, разработка методики, интерпретация данных и написание текста принадлежат В.В. Анистратенко.

Результаты и обсуждение

Многочисленные исследования конхологических характеристик Viviparidae показывают их широкую изменчивость, что резко снижает ценность простых промеров, а также их соотношений (коэффициентов) для целей диагностики [Жадин, 1928, 1952; Рябцева и др., 2010; Franz, 1932; Falniowski, 1996].

В табл. 1 приведены статистически обработанные данные основных количественных характеристик раковины взрослых особей изученных видов живородок, идентифицированных нами как *V. sphaeridius* и *V. viviparus*. Первый вид имеет раковину с коротко-яйцевидным завитком и округлым устьем, второй характеризуется более вытянутой формой завитка и устья (табл. 1).

Наблюдения свидетельствуют о высокой морфологической изменчивости всех учтенных нами признаков раковины, что уменьшает их эффек-

тивность при дифференциации форм, отчетливо выявляемых, например, компараторным методом [Черногоренко, 1989; Павлюченкова, 1997; Рябцева и др., 2010]. Показано, что результаты статистического анализа промеров раковины взрослых моллюсков также не позволяют обнаружить надежный hiatus между видами, обсуждаемыми в настоящей работе [Рябцева, 2010].

Предлагаемый нами новый подход, основанный на промерах эмбриональных оборотов раковины, позволяет более четко разграничивать даже виды, крайне сходные конхологически. Данный метод позволяет сравнивать морфологические особенности эмбриональных оборотов раковины, которые формируются в относительно стабильных условиях материнского организма и таким образом устранить влияние постэмбриональной изменчивости ра-

Таблица 1
Некоторые размерные характеристики раковины взрослых живородок (в скобках – количество промеренных особей)
Table 1
Some morphometric characteristics of adult shell of viviparids (in brackets, number of specimens measured)

Параметры раковины	р. Буча		р. Молочная		р. Южный Буг					
	<i>V. viviparus</i> (69)	<i>V. sphaeridius</i> (46)	<i>V. viviparus</i> (83)	<i>V. viviparus</i> (46)	<i>V. sphaeridius</i> (40)					
	limits	Xc±m	limits	Xc±m	limits	Xc±m				
ВР	11.58–27.24	17.99±0.45	11.45–24.17	18.53±0.52	11.62–26.47	20.87±0.37	13.71–32.76	23.45±0.63	13.96–28.80	22.84±0.57
ШР	9.44–21.61	14.77±0.28	10.95–19.27	15.23±0.34	10.80–29.77	16.81±0.28	12.60–23.79	18.68±0.44	12.93–22.17	18.49±0.35
Об	4–5.75	4.74±0.04	3.75–5.5	4.69±0.062	4–5.5	4.89±0.04	4–5.5	4.83±0.05	4.25–5.25	4.81±0.04

Примечание. ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины, Об – число оборотов; limits – значения максимума и минимума, Xc±m – среднее со стандартной ошибкой.

Note. ВР – height of shell, ШР – width of shell, Об – number of whorls; limits – maximum and minimum values, Xc±m – the mean with standard error.

ковины на результат определения. В частности, можно избежать «наложения» на видовые характеристики постэмбрионального варьирования роста раковинной трубки у взрослых *Viviparus*, приводящего к изменениям пропорций раковины. Например, пропорции у взрослых раковин *V. viviparus* заметно отличаются от таковых у эмбриональных – шаровидная форма эмбриональных раковин плавно модифицируется в яйцевидную или овально-яйцевидную у взрослых.

По нашим наблюдениям, эмбрионы *V. viviparus* на стадии 1.5 оборота раковины имеют низко-овальную (или дисковидно-овальную) форму. По достижении ими 2.5 оборотов соотношение диаметра и высоты эмбриональной раковины данного вида изменяется, а форма ее становится более вытянутой, близкой яйцевидной. Напротив, раковины эмбрионов *V. sphaeridius*, вышедших из материнской особи, гораздо более сходны по форме с раковинами взрослых моллюсков [Павлюченкова, 1997; Рябцева и др., 2010]. То же примерно можно сказать и о динамике пропорций эмбриональных раковин *V. sphaeridius* при 1.5 и 2.5 оборотах (см. рис. 3).

Статистическая обработка данных измерений эмбриональных раковин живородок также свидетельствуют о наличии двух устойчиво обособленных форм (видов). При этом отличия одного вида от другого более отчетливо проявляются на стадии 1.5 оборотов, тогда как при 2.5 оборотах раковины становятся

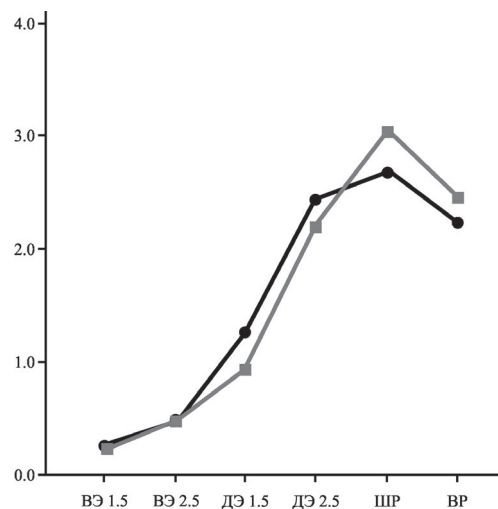


Рис. 3. Линейный рост эмбриональной раковины живородок из р. Южный Буг. Кругами обозначены *V. viviparus*, квадратиками – *V. sphaeridius*. Другие обозначения те же, что на рис. 2.

Fig. 3. Linear growth of viviparid embryonic shell from the South Bug River. Circles indicate *V. viviparus*, squares indicate *V. sphaeridius*. Other abbreviations are the same as in Fig. 2.

более сходными. Таким образом, для надежного определения конхологически близких видов *Viviparus* могут оказаться пригодными размерные характеристики их раковин на ранних стадиях формирования (табл. 2).

Соотношение численности особей *V. viviparus* и *V. sphaeridius* в р. Южный Буг и в р. Буча резко различается, при том, что в обоих водоемах численно преобладает первый вид. В Южном Буге это соотношение примерно 1:1, а в Буче – 1.5:1. В реке Молочная все обследованные популяции живородок представлены единственным видом – *V. viviparus*.

Феноменологическая основа использованной методики

Эмбриональная раковина или протоконх у представителей данного семейства – это часть раковины мол-

люска, сформированная в яйцевых оболочках до выхода эмбриона из выводковой сумки материнской особи во

Таблица 2

Некоторые размерные характеристики эмбриональной раковины живородок (в скобках – количество промеренных особей)

Table 2

Some morphometric characteristics of embryonic shell of viviparids (in brackets, number of specimens measured)

Параметры раковины	р. Буча			р. Молочная			р. Южный Буг		
	<i>V. viviparus</i> (53)			<i>V. viviparus</i> (71)			<i>V. viviparus</i> (56)		
	limits	Xc±m	limits	limits	Xc±m	limits	limits	Xc±m	limits
ВР	0.80–4.60	2.14±0.15	1.1–4.20	2.77±0.16	1.32–3.6	2.28±0.06	0.5–5.5	2.26±0.15	1–4.5
ШР	1.1–5	2.57±0.17	1.6–5.20	3.24±0.17	1.4–4.5	2.84±0.07	0.9–6.20	2.69±0.17	0.98–5.5
Об	1–3.25	2.04±0.08	1–3.25	2.39±0.11	1.5–3	2.37±0.04	1–3.25	2.01±0.08	1.5–3
ДЭ 1.5	1–1.75	1.24±0.02	0.7–1.05	0.92±0.02	1–1.75	1.24±0.02	1–1.6	1.25±0.02	0.5–1.3
ВЭ 1.5	0.15–0.40	0.28±0.01	0.15–0.3	0.21±0.01	0.15–0.35	0.19±0.006	0.2–0.3	0.25±0.006	0.15–0.3
ДЭ 2.5	2–3.10	2.27±0.07	1.25–2.45	2.06±0.08	1.75–2.60	2.19±0.04	1.9–2.8	2.43±0.058	1.25–2.70
ВЭ 2.5	0.4–0.7	0.47±0.02	0.35–0.6	0.46±0.01	0.2–0.7	0.47±0.01	0.4–0.7	0.5±0.02	0.40–0.6

Примечание. ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины, Об – число оборотов, ДЭ 1.5 – диаметр 1.5 оборотов эмбриональной раковины, ВЭ 1.5 – высота 1.5 оборотов эмбриональной раковины, ДЭ 2.5 – диаметр 2.5 оборотов эмбриональной раковины, ВЭ 2.5 – высота 2.5 оборотов эмбриональной раковины; limits – значения максимума и минимума, Xc±m – среднее со стандартной ошибкой.

Note. ВР – height of shell, ШР – width of shell, Об – number of whorls, ДЭ 1.5 – diameter of 1.5 whorls of embryonic shell, ВЭ 1.5 – height of 1.5 whorls of embryonic shell, ДЭ 2.5 – diameter of 2.5 whorls of embryonic shell, ВЭ 2.5 – height of 2.5 whorls of embryonic shell; limits – maximum and minimum values, Xc±m – the mean with standard error.

внешнюю среду. Таким образом, ее максимальный размер фиксируется в момент отрождения.

Раковина эмбриона, готового к отрождению, составлена 3.0–3.5 оборотами, имеет шаровидную форму послед-

него оборота, узкий завиток, пупок различной ширины, никогда не прикрытый полностью отворотом колумеллярного края (рис. 4А). Стенка протоконха тонкая, довольно хрупкая, слабо обызвествленная (иногда легко деформируется

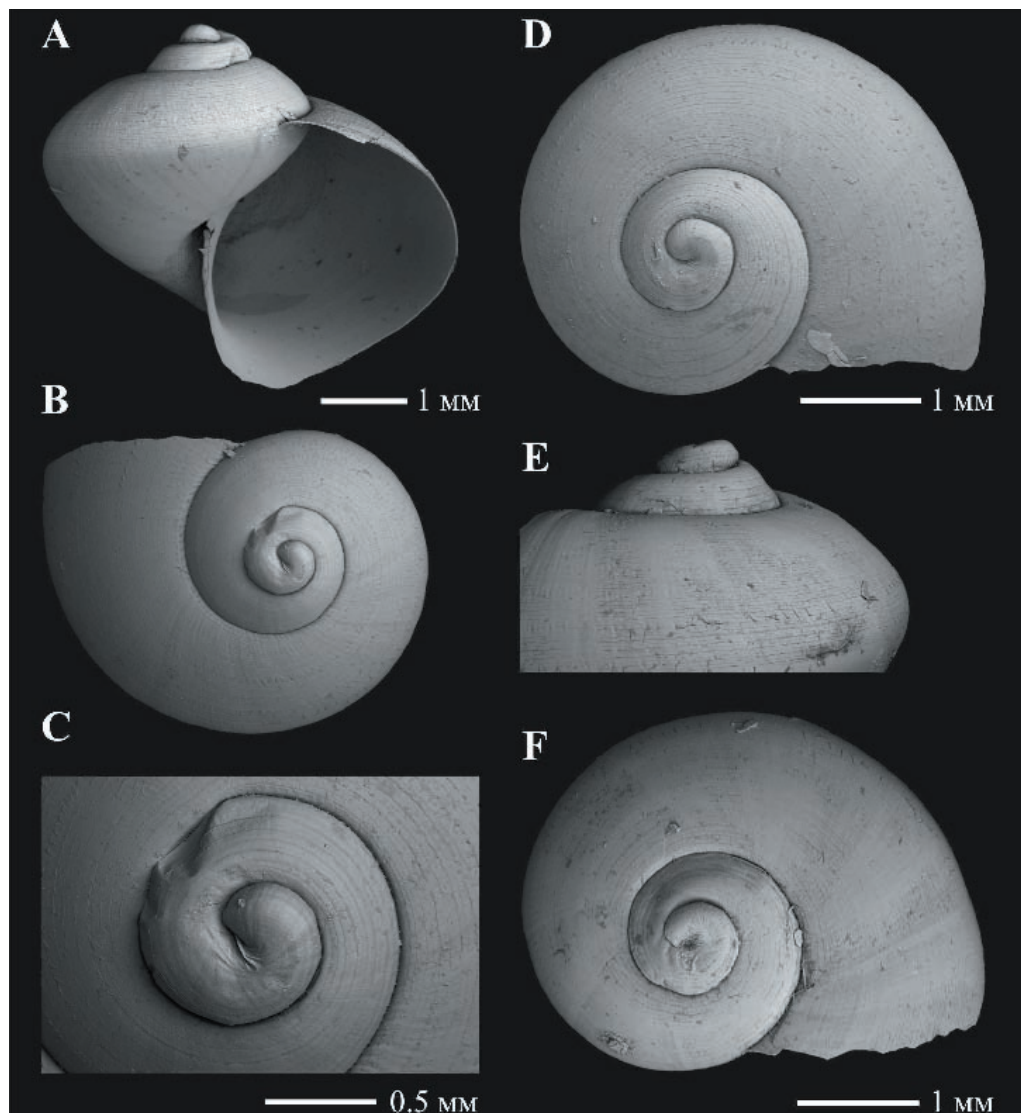


Рис. 4. Раковины эмбрионов живородок *Viviparus viviparus* (А–С и D) и *V. sphaeridius* (Е, F) из р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская обл., сбор Ю.С. Рябцевой, 11.06.2010 г.). А – вид с устья, В, С, D и F – вид сверху, Е – вид со стороны, противоположной устью.

Fig. 4. The shells of viviparid embryos of *Viviparus viviparus* (А–С и D) and *V. sphaeridius* (Е, F) from the South Bug River (Balovnoe Village, Nikolaevskaya Oblast, coll. Yu.S. Ryabceva, June 11, 2010). А – apertural view, В, С, D and F – apical view, Е – rear view.

при извлечении из выводковой сумки – рис. 4В, С), прозрачная, не пигментированная, светло-розового цвета. Поверхность раковины, непосредственно прилегающая к первому обороту, покрыта тонкой скульптурой, составленной из плотно расположенных спиральных и осевых струек. Последующие обороты скульптурированы более грубыми линиями нарастания, спиральными ребрышками и периостракальными выростами. Спиральная и осевая скульптура обычно выражена более или менее ясно, но на некоторых участках может быть редуцирована (рис. 4С–F). При отрождении у вивипарид из материнской особи выходит молодой моллюск со вполне сформированной эмбриональной раковиной – протоконхом. Отрожденные особи сразу же переходят к бентосному образу жизни, характерному для взрослых моллюсков. Вся последующая часть раковины данного моллюска представляет собой телеоконх. Взрослые моллюски прибавляют к эмбриональной раковине еще 1–1.5 оборота, достигая в сумме 4.5–5 оборотов. Пропорции раковины у взрослых *Viviparus* обычно меняются с возрастом (см. выше).

Ранее детали морфологии протоконхов для разграничения видов живородок рода *Viviparus* почти не использовались [Рябцева и др., 2010; Bandel, 1982; Riedel, 1993]. Мы предприняли анализ некоторых количественных параметров эмбриональной раковины и установили границы ее изменчивости у двух видов живородок по всем анализируемым признакам (табл. 2). Судя по результатам, сравнение эмбриональных раковин позволяет надежно разделить две конхологические формы, встречающиеся совместно.

С помощью дискриминантного анализа были выделены признаки эмбриональных раковин, играющие наибольшую роль в разграничении данных видов: ДЭ 1.5 ($r=0.97$, $p<0.01$, $n=117$) – функция 1 на рис. 5) и ВЭ 2.5 ($r=0.70$, $p<0.01$, $n=117$) – функция 2 на рис. 5). Результаты этого анализа свидетельствуют о наличии надежного хиатуса между изучаемыми группами (рис. 5) – более 82% успешных классификаций.

Поскольку у живородок рода *Viviparus* половой диморфизм по раковине не выражен, мы интерпретируем обнаруженные различия обсуждаемых конхологических форм как доказательство их принадлежности к двум видам – *V. viviparus* и *V. sphaeridius*.

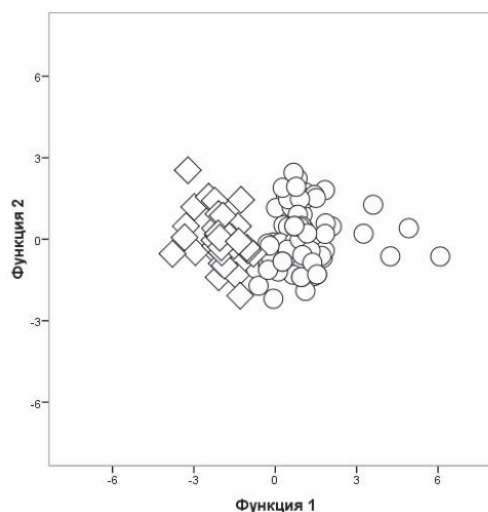


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа; показан хиатус между двумя изученными формами. Кружками обозначены эмбриональные раковины *V. viviparus*, квадратами – *V. sphaeridius*.

Fig. 5. Results of discriminate analysis show the presence of a hiatus between studied forms. Circles indicate the embryonic shells of *V. viviparus*, squares indicate the embryonic shells of *V. sphaeridius*.

Выводы

Нами установлено, что в пределах двух стационаров (р. Буча в Киевской обл. и р. Южный Буг в Николаевской обл.) совместно обитают два вида живородок – *V. viviparus* и *V. sphaeridius*. Эти моллюски трудно дифференцировать по размерным признакам и/или индексам взрослой раковины, однако, они устойчиво различаются между собой по некоторым геометрическим характеристикам раковин эмбрионов.

Сравнение морфологических особенностей эмбриональных раковин позволяет более точно различать близкие виды у живородок. На примере двух видов рода *Viviparus* нами показана

эффективность использования в данных целях размерных характеристик эмбриональных раковин, в частности, признаков, характеризующих возрастную динамику пропорций раковинной трубки. С помощью компараторного метода также возможно различать близкие виды живородок, если анализировать начальные обороты раковин, которые относительно стабильны в пределах вида. Предпочтительное использование для видовой идентификации эмбриональных раковин позволяет устранить влияние постэмбриональной изменчивости раковины на результат определения.

Благодарности

Авторы признательны С.Б. Шехуновой и В.А. Подобе (Лаборатория физических методов исследования Института геологических наук НАН Украины, Киев) за любезное содействие в получении снимков с использованием СЭМ. Мы также благодарны Е.В. Дегтяренко (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины,

Киев) за сбор моллюсков из р. Молочная. При подготовке рукописи к печати нам существенно помогли критические замечания и правки Л.А. Прозоровой (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток). Работа выполнена при финансовой поддержке Программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, грант № 08-04-12 (У).

Литература

- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю. 2001. Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 1. Кн. 2. Киев: Велес. 240 с.
- Березкина Г.В., Аракелова Е.С. 2010. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоемах европейской части России // Труды Зоологического института РАН. Т. 314, № 1. С. 80–92.
- Жадин В.И. 1928. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. // Монографии Волжской биологической станции, Саратов. № 3. С. 1–94.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. С. 1–376.
- Павлюченкова О.В. 1995. Физиология размножения и жизненные циклы моллюсков семейства Viviparidae (Gastropoda Pectinibranchia) // Сборник докладов по материалам Второй научной конференции «Чтения памяти проф. В.В. Станчинского». Смоленск: Смоленский государственный педагогический университет. С. 175–178.
- Павлюченкова О.В. 1997. Морфо-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства Viviparoidea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны России и сопредельных территорий. Автореферат диссертации ...

- кандидата биологических наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 19 с.
- Рябцева Ю.С. 2010. Изменчивость раковины некоторых видов рода *Viviparus* (Mollusca: Gastropoda) фауны Украины // Тезисы доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів Інституту зоології НАН України, 20–21.04.2010 р.: Зоологічний кур'єр, Київ. № 4. С. 43–44.
- Рябцева Ю.С., Аністратенко О.Ю., Аністратенко В.В. 2010. Морфологія ембріональної черепашки та мінливість телеоконха червоногих молюсків роду *Viviparus* фауни України // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: Біологія. № 2(43). С. 430–434.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И. 1982. Объем и систематический статус группы Architaenioglossa (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Зоологический журнал. Т. 61, № 6. С. 831–842.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски Bivalvia. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 123–174.
- Старобогатов Я.И., Толстикова Н.В. 1986. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Серия «История озер СССР». Л.: Наука. С. 156–165.
- Черногоренко Е.В. 1988. О видовом составе вивипарид (Gastropoda, Viviparidae) Европы и Западной Азии // Зоологический журнал. Т. 67, № 5. С. 645–655.
- Черногоренко Е.В. 1989. Моллюски семейств Valvatidae и Viviparidae фауны Украины. Диссертация ... кандидата биологических наук. Киев: Институт зоологии АН УССР. 165 с.
- Bandel K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken // Facies (Erlangen). Bd. 7. S. 1–198.
- Bourguignat J.R. 1880. Recensement des *Vivipara* du Système Européen. Paris: Imp. Bouchard-Huzard. 52 p.
- Falkner G., Bank R.A., Proschwitz T., von. 2001. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of northern, Atlantic and central Europe (CLECOM I) // Helderia. N 4(1/2). P. 1–76.
- Falniowski A. 1996. Embryonic shells of *Viviparus* – what they may tell us about taxonomy and phylogeny? (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae) // Malacologische Abhandlungen. Bd. 18, N 3. P. 35–42.
- Franz V. 1932. *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographic der europäischen, fossilen und rezenten Paludinen // Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. B.18, Lief. 1. S. 1–160.
- Fretter V., Graham A. 1963 (1962). British Prosobranch Mollusca: their Functional Anatomy and Ecology. London: Ray Society. 755 p.
- Görthner A. 1992. Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen, mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus «multiformis»* im Steinheimer Becken // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Seite B). Bd. 190. S. 1–173.
- Kobelt W.A. 1909. Die Gattung *Paludina* Lam. (*Vivipara* Montfort). Neue Folge // Küster H.C. Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini F. und Chemnitz J. Nürnberg. S. 313–430.
- Rainer M. 1963. Vergleichende Chromosomenmessungen an *Viviparus*-Arten (Prosobranchia). 23 // Jahresbericht der Schweizerischen Gesellschaft für Vererbungs-forschung: Société Suisse de génétique (S.S.G.). T. 38. S. 61–68.
- Riedel F. 1993. Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch // Limnologia. V. 23, N 4. P. 349–368.
- Röhrbach F. 1937. Ökologische und morphologische Untersuchungen an *Viviparus* (*Bellamya*) *capillatus* Frauenfeld und *Viviparus* (*Bellamya*) *unicolor* Olivier unter Berücksichtigung anderer tropischer Formen und am Hinblick auf phyletische Beziehungen // Archiv für Molluskenkunde. Bd. 69, N 5/6. S. 177–218.
- Soes D.M., Glöer P., de Winter A.J. 2009. *Viviparus acerosus* (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna // Aquatic Invasions. V. 4, N 2. P. 373–375.
- Thiele J. 1929. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Jena. Bd. 1, T. 1. S. 1–376.
- Troschel F.H., Thiele J. 1866–1893. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer Natürlichen Classification. Bd. 2. Berlin: Nicolaische Verlags-Buchhandlung. 409 S.
- Trüb H., Ribi G. 1997. High fecundity of hybrids between the sympatric snail species *Viviparus ater* and *V. contectus* (Gastropoda: Prosobranchia) // Heredity. V. 79. P. 418–423.
- Zilch A. 1955. Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 14: Mollusca, Viviparidae // Archiv für Molluskenkunde. V. 84, N 1/3. S. 45–87.