

## ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ РОДА *TURRICASPIA* (GASTROPODA, PYRGULIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Особливості розмноження молюсків роду *Turricaspia* (Gastropoda, Pyrgulidae) фауни України. Анистратенко В. В., Алексенко Т. Л.— Відомості про вік та розміри за яких молюски набувають статевої зрілості, зв'язок розмноження з умовами середовища, дані про морфологічні та морфометричні ознаки кладок 7 видів, опис їх розвитку.

Ключові слова: Gastropoda, *Turricaspia*, розмноження, розвиток, морфологічні ознаки, Дніпро, Україна.

Reproductive Peculiarities of the *Turricaspia* Mollusks (Gastropoda, Pyrgulidae) of the Fauna of Ukraine. Anistratenko V. V., Aleksenko T. L. — Information on age and body size of mollusks reached the puberty, relations between reproductivity and environment conditions, data on morphological and morphometric egg laying characters of 7 species, description of their development.

Key words: Gastropoda, *Turricaspia*, reproduction, development, morphological characters, Dnieper, Ukraine.

Род *Turricaspia* Dybowski et Grochmalicki, 1917 по результатам последних таксономических исследований (Алексенко, Старобогатов, 1987; Анистратенко, 1990) представлен в водоемах Украины 16 видами и подвидами, преобладающая часть которых эндемичны. Виды рода обитают в низовьях крупных рек Украины (Днепр, Ю. Буг, Дунай, Днестр) и их лиманах, не поднимаясь далеко вверх по руслу рек и не выходя в осолоненные участки взморья, то есть приурочены к водам, соленость которых не превышает 1—1,5 ‰.

Экология и биология размножения этих моллюсков изучена совершенно недостаточно. Насколько нам известно, в литературе отсутствуют сведения о размерах *Turricaspia*, при которых они становятся половозрелыми (приступают к спариванию), неизвестны также время нахождения оплодотворенных яиц в половых путях самок, их плодовитость, характер развития отложенных яиц, размеры, при которых «вылупляются» эмбрионы, сезонная зависимость этих показателей и т. п.

Литературные данные, касающиеся размножения *Turricaspia*, практически исчерпываются отрывочными сведениями о сроках размножения, форме и размерах кладок 1—2 видов. Как можно судить по описанию и изображению, приведенным, например, в работе В. Д. Чухчина (1984: 68, табл. V, рис. 4), кладки «*Clessiniola variabilis*» заметно отличаются от известных кладок моллюсков всех других подродов: «...кожистые, прозрачные, невысокие цилиндрические капсулы с закрученной вершиной...» (курсив наш). Этот текст и сопровождающее его изображение отражают, скорее, восприятие описываемых образований автором и вряд ли могут использоваться для опознания и определения видов. Если рисунок В. Д. Чухчина реалистичен и выполнен с натуры, то натура эта перед зарисовкой подверглась достаточно сильному усыханию (рис. 1, д).

Заметим также, что В. Д. Чухчин занимает отчетливо выраженную «объединительскую» позицию и подразумевает под одним видовым названием по меньшей мере 2—3 вида в нашем понимании. Такое расхождение делает приводимые этим автором данные «безадресными» или, по меньшей мере, малосопоставимыми, что усугубляется еще и тем, что рисунки кладок «*Micromelania caspia lincta*» и «*Clessiniola variabilis*» (Чухчин, 1984) не сопровождаются изображениями раковин моллюсков, хотя полезность таковых несомненна: любые таксономические затруднения (а при несоответствии систем исследователей разных школ они неизбежны) легко разрешались бы опубликованием достаточно качественных для идентификации изображений раковин. В настоящей работе изображения кладок *Turricaspia* сопровождаются рисунками раковин моллюсков, от которых эти кладки были получены.

В наших опытах использованы животные 7 видов и подвидов 3 подродов *Turricaspia*: *Caspiella* Thiele, 1928, *Laevicaspia* W. Dybowski et Grochmalicki, 1917 и *Clessiniola* Lindholm, 1924. Изучение морфологии и измерение кладок и их элементов проводили с помощью микроскопа МБС-9. Рисунки раковин и кладок выполнены при помощи рисовального аппарата типа «камера люцида». При описании кладок использована традиционная терминология с учетом поправок, внесенных Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатовым (1981) — см. рис. 1, г.

Материал (более 100 особей) собран моллюсковым тралом (глубина 2,5—3 м, грунт — заиленный песок) в р. Днепр возле Гидробиостанции Института гидробиологии НАН Украины (г. Херсон) Т. Л. Алексенко в мае—июне 1992 г., и в апреле—августе 1993 г.

2—3 дня после сбора моллюсков содержали вместе, а затем рассаживали по одному в химические стаканчики емкостью 0,06 л с водой и промытым песком из траловой пробы. Дно стаканчиков выстилалось кружочками из тонкой полиэтиленовой пленки. Температура в период опыта 18—20 °С. После обнаружения кладок моллюсков, часть их (вместе с кусочками полиэтилена) промывали водой, переносили в пенициллиновые флаконы и фиксировали 70 %-ным спиртом; в дальнейшем материал использовали для изучения морфологии кладок; моллюски, от которых были получены кладки, фиксировались и помещались по одному в отдельные емкости под тем же номером. Часть кладок оставляли для наблюдения за развитием эмбрионов вплоть до момента их выхода из яйцевых капсул, после чего материал также фиксировался. Видовая принадлежность моллюсков устанавливалась компаративным методом (Старобогатов, Толстикова, 1986).

**Результаты и обсуждение.** Поскольку в наших опытах самые ранние кладки получены от особей, собранных в первых числах апреля, можно предполагать, что спаривание у туррикаспий начинается не позднее конца марта при температуре воды 4 °С. Период размножения длится по меньшей мере до конца августа, составляя не менее 5 мес. Это не означает, конечно, что каждая взрослая особь туррикаспий размножается на протяжении указанного периода (для этого пока недостаточно данных), однако в течение всего весенне-летнего сезона в популяциях имеются оплодотворенные самки, готовые к откладке яиц.

Судя по результатам наших опытов, моллюски подродов *Caspiella* и *Laevicaspia* способны размножаться (откладывать яйцевые капсулы) при высоте раковины 7,5—8,0 мм (6,5—7 оборотов завитка), во всяком случае, более мелких особей среди тех, от которых кладки были получены, нет. Моллюски подрода *Clessiniola* (в опытах — *T. variabilis*) откладывали кладки при высоте раковин ок. 6 мм (6,1 оборота). Самки изученных видов откладывают не менее 2—3 групп яиц (кладок). Каждая кладка обычно содержит 3—7 яйцевых капсул (крайние варианты — от 1 до 30). Иногда кладок оказывалось значительно больше — у *T. grigorievi* мы наблюдали от 4 до 8 кладок, а количество яйцевых капсул в них колебалось от 2 до 12. Средняя индивидуальная плодовитость туррикаспий в эксперименте составляет от 6 до 32 яйцевых капсул. Никакой видовой (или подродовой) специфичности этих показателей не обнаружено.

Кладки изученных туррикаспий (рис. 2) представляют собой сравнительно крупные яйцевые капсулы, по форме напоминающие слегка сплюснутые горошины, обклеенные мелкими песчинками. При этом сторона, которой яйцевая капсула обращена к субстрату, обычно заметно уплощена (рис. 1, в) — тем сильнее, чем ближе к субстрату расположена капсула (т. е. чем тоньше слой песчинок, склеенных слизью, или самой слизи, отделяющий капсулу от поверхности субстрата). В тех случаях, когда яйцевая капсула не прикреплена непосредственно к субстрату, а свободно лежит в толще окружающих ее песчинок, форма капсулы почти правильно округлая (рис. 1, а).

Яйцевые капсулы откладываются моллюсками либо поодиночке (свободной россыпью) либо, чаще, группами (кладки) по 2—12 штук. В этих группах, однако, каждая капсула самостоятельна (отделена от других обклеивающими ее песчинками) и не связана с соседними специальными образованиями. Иными словами, формирования синкапсул, характерных для многих гастропод (например, всех пресноводных Pul-

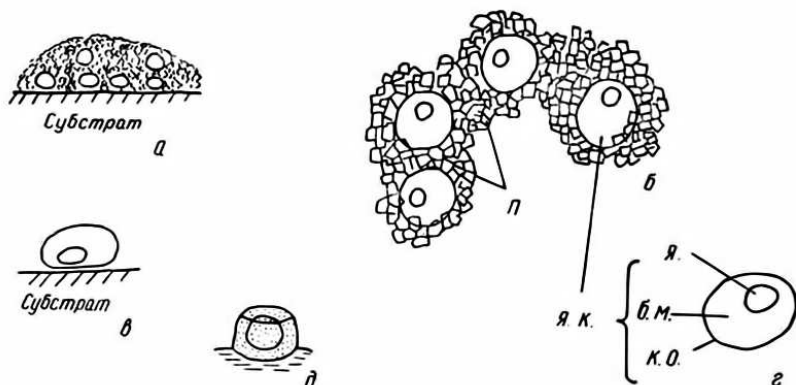


Рис. 1. Устройство кладок *Turricaspia*: а б — расположение яйцевых капсул в кладке (а — вид сбоку, б — вид сверху, часть песчинок удалена); в — яйцевая капсула, прикрепленная к субстрату, песчинки не показаны; г — структурные элементы яйцевой капсулы (по Березкиной и Старобогатову, 1981); д — кладка «*Clessiniola variabilis*» (по Чухчину, 1984). Б. м. — белковый матрикс яйцевой капсулы; к. о. — наружная капсульная оболочка; п — песчинки; я — яйцо; я. к. — яйцевая капсула.

Fig. 1. Oviposition structure of *Turricaspia*: а, б — a-rangement of oothecas in oviposition (а — side view, б — top view, a share of sand grains is removed); в — ootheca attached to the substrate, sand grains are not shown; г — structure elements of the ootheca (according to Berezkina and Starobogatov, 1981); д — oviposition «*Clessiniola variabilis*» (according to Chukhchin, 1984). Б. м. — protein matrix of ootheca; к. о. — outer capsula shell; п — sand grains; я — egg; я. к. — ootheca.

monata — Г. В. Березкина и Я. И. Старобогатов, 1988), у данных моллюсков не наблюдается. Яйцевые капсулы погружены в пологий холмик из песчинок и располагаются, как правило, на одном горизонтальном уровне (почти касаясь субстрата) или, в некоторых случаях, на разных уровнях, наподобие изюминок в кексах (рис. 1, а). Снаружи каждая капсула покрыта довольно плотной и упругой капсульной оболочкой, которая даже при легком подсыхании сморщивается. Крышечный шов на поверхности яйцевых капсул отсутствует.

При достаточном увеличении микроскопа удается рассмотреть, что белковый матрикс внутри яйцевой капсулы почти непрозрачный, серовато-белый. В центральной части капсулы (а чаще субцентрально) располагается относительно крупное соломенно-желтое или розоватое яйцо. Вокруг яйца матрикс обычно концентрируется менее плотно (более жидкий?), поэтому часто хорошо заметен почти прозрачный неширокий (около 1/10 диаметра яйца) слой жидкого белкового матрикса, окружающий яйцо по периферии и отделяющий его от значительно более вязкой (и непрозрачной) беловатой части матрикса, заполняющей остальную часть яйцевой капсулы. Иногда наблюдается обратная картина — матрикс вокруг яйца более плотный (и, соответственно, непрозрачный), а ближе к капсульной оболочке — менее плотный и полупрозрачный. Такие состояния плотности матрикса яйцевых капсул, вероятно, не случайны и связаны с разными стадиями развития яйца (неравномерная оптическая плотность белкового матрикса отмечена во всем изученном материале — более 200 яйцевых капсул).

В отличие от кладок легочных моллюсков, форма, размеры и другие характеристики строения кладок изученных видов *Turricaspia* (рис. 2) столь сходны, что не позволяют выделить признаки, по которым возможно было бы надежно определить вид моллюска. Такие характеристики затруднительно обозначить даже для разграничения подродов *Caspiella*, *Laevicaspia* и *Clessiniola*. Только лишь для видов последнего подрода можно отметить несколько более мелкие яйцевые капсулы, чем для остальных изученных турриказпий. Поэтому, приведа

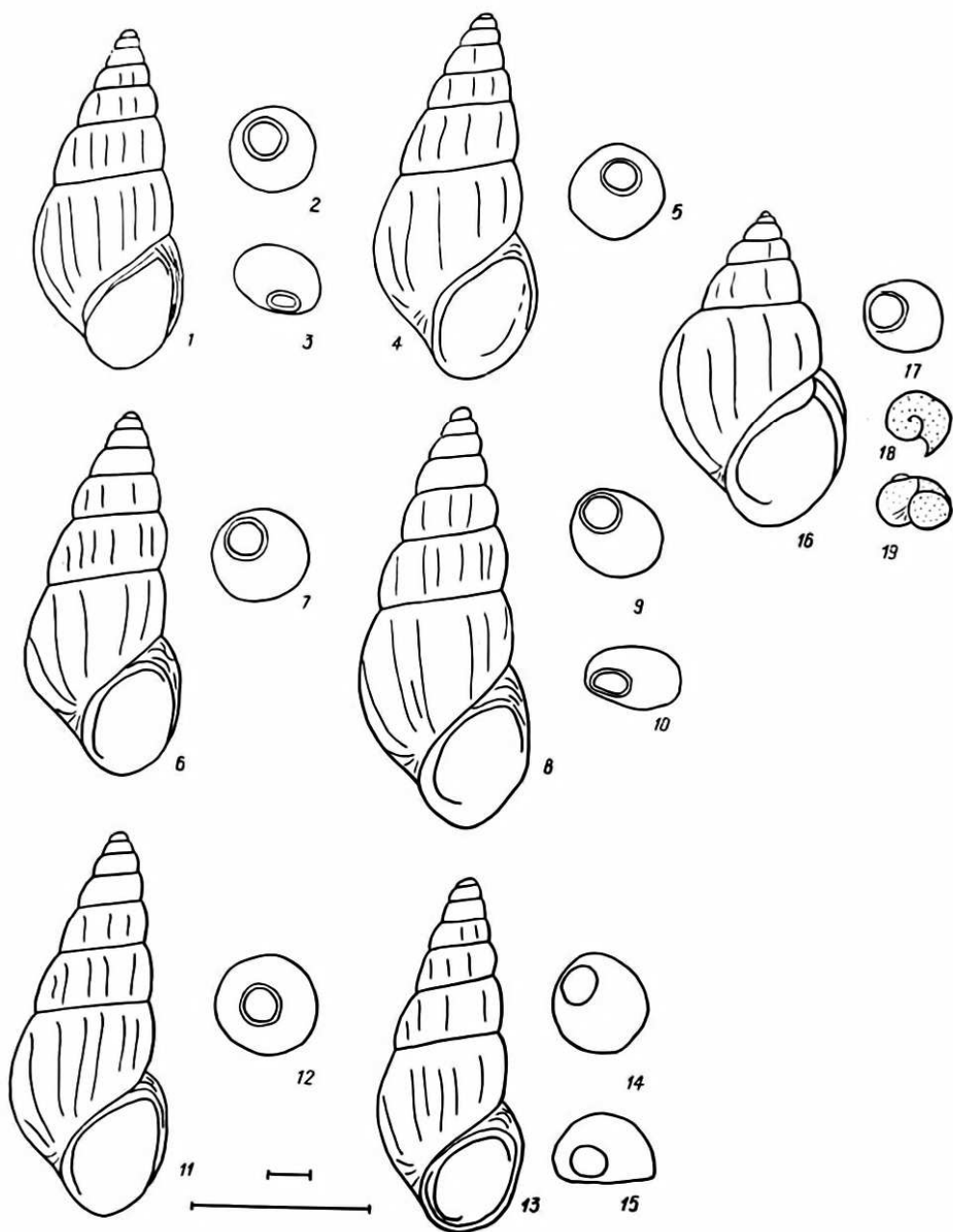


Рис. 2. Раковины и яйцевые капсулы видов рода *Turricaspia*: 1-3 — *T. a. azovica*; 4, 5 — *T. derbentina borysthenica*; 6, 7 — *T. conus lindholmiana*; 8-10 — *T. ostroumovi*; 11, 12 — *T. grigorievi*; 13-15 — *T. meneghiniana ukrainica*; 16-19 — *T. variabilis*; 1, 4, 6, 8, 11, 13, 16 — раковина; 2, 5, 7, 9, 12, 14, 17 — яйцевая капсула, вид сверху; 3, 10, 15 — яйцевая капсула, вид сбоку; 18, 19 — эмбрион, покинувший яйцевую капсулу, вид с верхушки (18) и с устья (19).

Fig. 2. Shells and oothecae of the species of *Turricaspia* genus: 1-3 — *T. a. azovica*; 4, 5 — *T. derbentina borysthenica*; 6, 7 — *T. conus lindholmiana*; 8-10 — *T. ostroumovi*; 11, 12 — *T. grigorievi*; 13-15 — *T. meneghiniana ukrainica*; 16-19 — *T. variabilis*; 1, 4, 6, 8, 11, 13, 16 — shell; 2, 5, 7, 9, 12, 14, 17 — ootheca, top view; 3, 10, 15 — ootheca, side view; 18, 19 — embryo that has left the ootheca, top view (18) and mouth view (19).

Размерные характеристики яйцевых капсул кладок изученных *Turricaspia*  
 Size characteristics of *Turricaspia* egg capsules

Вид (подвид)	N	Б. Д.	М. Д.	Д. Я.
Подрод <i>Caspiella</i>				
<i>T. a. azovica</i>	11 (5)	0,52—0,55	0,37—0,40	0,17
<i>T. derbentina borysthena</i>	53 (5)	0,55—0,60	0,40	0,16
<i>T. conus lindholmiana</i>	51 (5)	0,52—0,55	0,41	0,22
Подрод <i>Laevicaspia</i>				
<i>T. ostroumovi</i>	18 (5)	0,57—0,60	0,37—0,40	0,20
<i>T. grigorievi</i>	55 (5)	0,57—0,60	0,43—0,45	0,21
<i>T. meneghiniana ukrainica</i>	7 (5)	0,60	0,42	0,20
Подрод <i>Clessiniola</i>				
<i>T. variabilis</i>	24 (5)	0,48—0,50	0,38—0,40	0,20

Примечание: N — число изученных (в скобках — число измеренных) яйцевых капсул; Б. Д. — большой диаметр яйцевой капсулы; М. Д. — малый диаметр яйцевой капсулы; Д. Я. — диаметр яйца (все в мм). Измерения Б. Д. и Д. Я. производились при рассмотрении капсулы сверху, измерение М. Д. — сбоку.

общее описание и иллюстрации устройства кладок изученных видов (рис. 2), мы воздерживаемся от отдельного описания кладок каждого вида и все полученные количественные данные сводим в таблицу.

Исходя из результатов лабораторных наблюдений, можно утверждать, что продолжительность периода от рассадки моллюсков поидночке до появления первых кладок находится в обратной зависимости от температуры воды, при которой они были собраны. Так, кладки от моллюсков, собранных 1.04 при температуре воды 4 °С, были получены по истечении 7—8 сут; от моллюсков, собранных 26.05 (13,5 °С), кладки получены на 6-е сут, а в конце августа (18—20 °С) кладки появлялись уже на следующий день (рис. 3).

Срок наступления яйцекладки определяется возрастом особи и временем года. Известно, что низкая (или очень высокая) температура среды подавляет гамето- и эмбриогенез у моллюсков, чем и объясняется существование температурных порогов этих процессов (Richards, 1965; Joosse, Veld, 1972). В таком случае следует допустить (прямых данных пока нет), что моллюски, собранные нами при температуре воды 4 °С, оказались способными к откладке яиц благодаря тому, что имели зрелые гаметы (и успели спариться?) еще до наступления осеннего понижения температуры в предыдущем году. Вероятно, туррикаспии, рождающиеся в апреле — мае, успевают в теплые летние месяцы, когда наблюдается наиболее интенсивный рост, достичь половозрелости (6—8 мм) и перезимовывают с уже зрелыми (возможно, и оплодотворенными) яйцеклетками (совершенно исключается созревание гамет в зимний и ранневесенний период (Joosse, Veld, 1972). В середине весны следующего года эти особи приступают к размножению. Особи, рождающиеся позже (особенно к концу лета — началу осени), по-видимому, достигают половозрелости

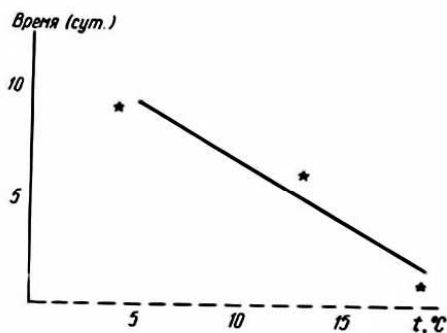


Рис. 3. Зависимость периода инкубации *Turricaspia* от температуры воды.

Fig. 3. Dependence of incubation period of *Turricaspia* on water temperature.



не в текущем году, а по наступлении теплого периода следующего года, и размножаются значительно позже первых. Предлагаемая схема жизненного цикла туррикаспий, безусловно, требует детализации и уточнения, однако ее косвенно подтверждает сходство жизненного цикла у сходных по размерам и экологии размножения пресноводных пульмонат (Березкина, Старобогатов, 1988).

Развитие у видов рода *Turricaspia* прямое (непелагическое), без метаморфоза, т. е. из яйцевой капсулы выходит молодой моллюск, имеющий вполне сформированную раковинку. По нашим наблюдениям, через 10 сут после откладки яиц у эмбрионов отчетливо просматривается завиток примерно в 1—1,2 оборота; эмбриональная раковина совершает круговые движения по и против часовой стрелки примерно на 0,4—0,5 оборота в каждую сторону. На 13-е сут эмбриональная раковина больше (примерно 1,5 оборота), и у моллюсков хорошо видна морда, оболочка яйцевых капсул упругая и прочная, при смене воды не разрушается. В среднем через 20,5 сут (при 20—23 °С) после откладки яиц эмбрионы покидают яйцевую капсулу (прогрызая ее оболочку в апикальной части) и оживленно ползают по субстрату. При 23—27 °С эмбрионы выходят через 19 сут.

Ход описанных событий практически совпадает у представителей всех 3 подродов. Некоторые различия наблюдаются только в размерах «вылупляющихся» молодых моллюсков: высота раковинки у *Caspiella* и *Laevicaspia* составляет при этом 0,5, ширина — 0,6 мм, у *Clessiniola* — 0,45 и 0,5 мм соответственно.

Алексенко Т. Л., Старобогатов Я. И. Виды *Caspia* и *Turricaspia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Pyrgulidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии.— 1987.— 3.— С. 32—39.

Анистратенко В. В. Гребнежаберные моллюски отрядов Trochiformes, Littoriniformes, Rissoiformes и Coniiformes Черного и Азовского морей (фауна, систематика, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1990.— 18 с.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн.— 1981.— 60, вып. 12.— С. 1756—1768.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. (Под ред. И. М. Лихарева).— Труды ЗИН АН СССР.— Т. 174.— Ленинград, 1988.— 307 с.

Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В. Моллюски.— Общие закономерности возникновения и развития озер: Методы изучения истории озер. (Сер.: История озер СССР).— Л.: Наука, 1986.— С. 156—165.

Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря.— Киев: Наук. думка, 1984.— 176 с.

Joosse J., Veld C. J. Endocrinology of reproduction in the hermaphrodite gastropod *Lymnaea stagnalis* // Gen. comp. endocrinol.— 1972.— 18.— P. 599—600.

Richards A. The development rate and oxygen consumption of snail eggs at various temperatures // Z. Naturforsch.— 1965.— 20.— P. 347—349.

Институт зоологии НАН Украины  
252601 Киев  
Херсонская б-ностанция  
Института гидробиологии НАН Украины  
(325000 Херсон)

Получено 01.09.93