

В. В. Анистратенко, Ю. С. Рябцева, З. В. Цегельник

## Репродуктивные характеристики моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) в зимний период на примере украинских популяций

(Представлено академиком НАН Украины В. И. Монченко)

*Анатомическое изучение половозрелых самок Viviparus viviparus и V. sphaeridius из трех популяций в Украине в период ноябрь–март 2010/2011 гг. показало наличие у них эмбрионов во все зимние месяцы. Этот факт трактуется нами как первое прямое свидетельство о круглогодичном (без зимней диапаузы) вынашивании молоди у моллюсков рода Viviparus. Присутствие эмбрионов на разных стадиях развития, а также динамика размеров их раковины позволяют предположить, что рост и развитие молоди зимой не прекращается. Отмечена некоторая разница между количеством и размерно-возрастными характеристиками молоди у двух изученных видов живородок.*

Сезонная динамика репродуктивной активности и особенности онтогенетических характеристик моллюсков рода *Viviparus* Montfort, 1810 изучаются давно и весьма продуктивно. Накоплены детальные сведения о продолжительности жизни живородок, количестве эмбрионов, вынашиваемых самками, их размерах, активности отрождения молоди и т. п. ([1–9] и др.).

В значительной мере этот интерес связан с тем, что представители семейства Viviparidae — практически космополитные животные и в бентосе континентальных водоемов различного типа играют зачастую ключевую роль. Знание биологии этих пресноводных моллюсков крайне важно для решения целого ряда прикладных задач рыбного хозяйства, акклиматизации и т. п. (см. [4] и др.).

Также решение вопросов видовой самостоятельности видов рода *Viviparus* требует привлечения дополнительных морфологических признаков или, например, онтогенетических характеристик [10–12]. Перспективными в этом отношении могут оказаться данные по размножению живородок в разные сезоны года. Сопоставление динамики количественных и качественных характеристик, возможно, позволит уловить специфику раннего онтогенеза каждого вида и более четко отличать близкие виды живородок, особенно при их совместном обитании.

Между тем, насколько можно судить по литературным данным, до сих пор остается совершенно не изученной биология размножения живородок в зимние месяцы. Во всяком случае, нам не удалось найти публикаций, где, помимо более или менее вероятных предположений, приведены сведения о наличии эмбрионов у зимующих самок *Viviparus* и хотя бы их самые общие характеристики. В итоге складывается представление, что цикл размножения в зимние месяцы у живородок “выключается” и моллюски пассивно перезимовывают без каких-либо репродуктивных усилий с тем, чтобы лишь с наступлением весны перейти к стадии бурного производства молоди.

В настоящем сообщении обсуждаются данные прямых наблюдений в зимние месяцы за динамикой количества и размеров эмбрионов у моллюсков двух видов рода *Viviparus* из трех популяций в Украине: *V. viviparus* (Linnaeus, 1758) и *V. sphaeridius* (Bourguignat, 1880). Всего за период с ноября 2010 г. по март 2011 г. собрано и вскрыто 154 половозрелые самки, собранные в р. Южный Буг (с. Баловное, Николаевская обл., 47°02'59.9" N, 31°52'29.3" E) и р. Буча (пос. Лесная Буча, Киевская обл., 50°32'33.5" N, 30°14'46.2" E). Мы регистрировали количество эмбрионов, отмечали стадию их зрелости и измеряли раковинки с точностью 0,01 мм; всего промерено 1331 эмбрион. Для сравнения данных из двух названных стационаров использованы материалы разовых проб из Кременчугского водохранилища (сборы за ноябрь и декабрь 2011 г.).

Известно, что переход молоди к самостоятельному существованию, сроки наступления половозрелости и способности выметывать эмбрионы у моллюсков рода *Viviparus* разделены определенными промежутками времени (см. [1]). Также не совпадают у живородок сроки созревания половой системы самцов и самок ([5, 6] и др.).

По нашим данным, формирование всех отделов половой системы у живородок украинских популяций полностью завершается при достижении примерно 4,5 оборотов и высоты раковины 16,5–17,0 мм. Именно такие размеры характерны для самых молодых моллюсков, имеющих в выводковых путях сформированные эмбрионы. Правда, количество таких моллюсков во всех исследованных популяциях в течение всего года невелико, число эмбрионов у них незначительно и высота раковинки последних не превышает 1,2–1,3 мм при 1–1,25 оборотах. Эти размерные характеристики практически не отличаются у обоих обсуждаемых видов живородок.

Важное биологическое свойство всех живородок состоит в том, что моллюски самого мелкого размерного класса не способны сразу же продуцировать молодь. Вынашивание первых эмбрионов, готовых к выходу из материнского организма, занимает время (от наступления половозрелости), за которое раковина материнской особи вырастает еще примерно на 0,5 оборота и достигает высоты около 22 мм. Так что готовая к выходу молодь у обоих видов имеет раковину не менее 3,25 оборота и высоту 4 мм [5, 6, 12].

Из табл. 1, показывающей количество молоди в материнских особях в интервале ноябрь–март, видно, что во все без исключения месяцы в половых путях самок живородок имеется достаточно большой набор эмбрионов. Важно отметить наличие у них молоди всех размерно-возрастных классов, характерных для видов рода *Viviparus*. Среди них есть молодые моллюски со вполне сформированной раковинкой от 3,0 вплоть до 3,5 оборотов, без остатков белковой оболочки и, по сути, готовые к выходу в воду. Количество этой молоди колеблется по месяцам, но в изученных местообитаниях составляет обычно около 15–20% от общего количества эмбрионов. Примерно такую же часть составляют “пакеты”, т. е. эмбрионы на ранних стадиях развития (до 2 оборотов раковинки). Доля среднеразмерных эмбрионов, имеющих раковинку от 2,25 до 2,75 оборотов, составляет 50–75% и даже более от общего количества молоди в течение всех месяцев зимних наблюдений (см. табл. 1).

Известный интерес представляет сравнение данных по двум изученным видам в отдельности. К сожалению, ограниченный во времени года материал не позволяет отметить четких трендов в динамике количества и размерно-возрастных характеристик молоди *V. viviparus* и *V. sphaeridius*, но известная специфика этих показателей все-таки существует (см. табл. 1).

Также важно отметить, что живородки из трех исследованных популяций совпадают в основных репродуктивных свойствах, однако заметно различаются в конкретных коли-

Таблица 1. Количественный и размерно-возрастной состав молоди *V. viviparus* и *V. sphaeridius* из рек Южный Буг и Буча

Дата сбора	<i>Viviparus viviparus</i>								<i>Viviparus sphaeridius</i>							
	N	Количество эмбрионов на одну самку	Возрастные классы эмбрионов						N	Количество эмбрионов на одну самку	Возрастные классы эмбрионов					
			I размерный класс (до 2 оборотов)		II размерный класс (2,25–2,75 оборота)		III размерный класс (3 оборота и более)				I размерный класс (до 2 оборотов)		II размерный класс (2,25–2,75 оборота)		III размерный класс (3 оборота и более)	
			n	%	n	%	n	%			n	%	n	%	n	%
		min-max (среднее)								min-max (среднее)						
р. Южный Буг																
07.11.2010	9	5–13 (8,44)	4	5,33	56	74,67	15	20	7	0–16 (5,71)	6	14,34	24	58,54	11	26,83
10.12.2010	9	2–21 (14)	23	18,25	78	61,90	25	19,84	9	4–26 (12,67)	25	21,93	62	54,38	27	23,68
18.01.2011	9	5–24 (13,22)	23	19,16	62	51,67	35	29,16	5	1–16 (6,8)	1	2,94	14	41,18	19	55,88
17.02.2011	2	9–10 (9,5)	5	26,32	10	52,63	5	21,05	2	0–20 (10)	2	10	18	90		0
30.03.2011	13	0–20 (8,31)	17	15,89	72	67,29	18	16,82	5	0–15 (9)	11	24,44	30	66,67	4	8,88
р. Буча																
20.11.2010	5	0–9 (6)	15	50	10	33,33	5	16,67	4	0–5 (1,25)	0		4	80	1	20
11.12.2010	9	0–8 (1)	1	11,11	8	88,89	0	0								
29.01.2011	7	0–21 (4)	7	25	20	71,43	1	3,57	6	0–19 (5,17)	11	35,48	18	58,06	2	6,45
27.02.2011	14	0–15 (4,43)	13	20,97	42	67,74	7	16,67	3	0–9 (3)			7	87,51	1	12,5
31.03.2011	8	0–21 (7,25)	16	27,59	35	60,34	7	12,07	2	0						

чественных их характеристиках. Так, моллюски из Кременчугского водохранилища имеют молодь синхронных стадий при несколько меньших размерах материнских особей. Кроме того, среди молодежи в этой популяции доминируют представители одного размерного класса (не двух, как в других популяциях), причем в ноябре — среднего, а в декабре — третьего, т. е. самые крупные, практически готовые к рождению.

Наблюдения в период ноябрь–март показывают, что плодовитость (т. е. суммарное количество вынашиваемой молодежи) у обоих обсуждаемых видов *V. viviparus* и *V. sphaeridius* с увеличением размеров раковины материнской особи постепенно возрастает. При этом количество молодежи не остается постоянным и сильно варьирует (см. табл. 1), что соответствует наблюдениям в другие сезоны [4, 5, 9] (также наши неопубликованные данные).

На наш взгляд, особый интерес для оценки динамики онтогенеза (размеров и количества эмбрионов) в течение зимних месяцев имеет такой показатель, как количество молодежи синхронных стадий развития. Мы классифицировали молодь со сформированной раковинкой на три размерные группы (см. табл. 1), изменения в которых по месяцам наблюдений принимаются за отражение процессов роста эмбрионов. Видно, что в зимние месяцы (от декабря к февралю) соотношение количества эмбрионов разных возрастных классов заметно меняется. Вероятно, это означает, что в зимний период происходит подрожждение молодежи, т. е. ее выход в воду. Косвенным свидетельством служит наличие в изученных популяциях во все зимние месяцы особей с высотой раковины 4,25 и 4,5 оборота, т. е. сравнительно недавно перешедших к самостоятельному существованию. К сожалению, более молодые моллюски в выборках за декабрь–февраль нами не зарегистрированы и прямых доказательств их рождения зимой пока нет. Правда, следует отметить, что облов площади в зимующих популяциях был небольшой и, возможно, только что родившиеся особи просто не попали в пробы.

Таким образом, итоги наблюдений за состоянием репродуктивной активности живородок в зимние месяцы убеждают в наличии у них значительного количества молодежи всех размерно-возрастных классов. Это первые прямые доказательства круглогодичного (без зимней диапаузы) вынашивания молодежи у моллюсков рода *Viviparus*.

Известно, что у *Viviparus* молодь из половых путей материнской особи выходит в воду постепенно, с достижением соответствующих размерно-возрастных характеристик. Зимняя динамика численности молодежи на синхронных стадиях развития рассматривается нами как возможное свидетельство роста и порционного рождения молодежи и, следовательно, доказательство круглогодичного цикла размножения. Однако, происходит ли пополнение популяций живородок молодежью в зимние месяцы, пока сказать уверенно нельзя. Для этого потребуются сравнительный анализ сопоставимых данных по всем остальным сегментам жизненного цикла живородок.

*Авторы выражают благодарность Н. Н. Барцевской (Институт зоологии НАН Украины, Киев) и Е. В. Дегтяренко (НУБиП Украины, Киев) за содействие при сборе моллюсков в зимние месяцы 2010/2011 гг.*

*Работа выполнена при финансовой поддержке Программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, грант № 08-04-12 (У).*

1. Березкина Г. В., Аракелова Е. С. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоемах европейской части России // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2010. – 314. – № 1. – С. 80–92.

2. Жадін В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. – Монографии Волжской биологической станции. – № 3. – Саратов, 1928. – 94 с.
3. Левина О. В. Биотопическое распределение и возрастная структура речной живородки в Киевском водохранилище // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. VII Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков: Автореф. докл. – Ленинград: Наука, 1983. – С. 200–201.
4. Мирошниченко А. З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. // Зоол. журн. – 1958. – **37**, вып. 11. – С. 1635–1644.
5. Павлюченкова О. В. Физиология размножения и жизненные циклы моллюсков семейства Viviparidae (Gastropoda Pectinibranchia) // Сб. докл. по материалам II науч. конф. “Чтения памяти проф. В. В. Станчинского”. – Смоленск: Смоленск. гос. педагогич. ун-т, 1995. – С. 175–178.
6. Павлюченкова О. В. Морфо-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства Viviparoidea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / ЗИН РАН. – Ст.-Петербург, 1997. – 19 с.
7. Bernardi R. de, Ravera O., Oregioni B. Demographic structure and biometric characteristics of *Viviparus ater* Cristofori and Jan (Gastropoda: Prosobranchia) from Lake Alserio (Northern Italy) // J. Molluscan Studies. – 1976. – **42**, No 3. – P. 310–318.
8. Calow P. The relationship between fecundity, phenology and longevity: a systems approach // Amer. Natur. – 1973. – **107**. – No 956. – P. 559–574.
9. Jakubik B. Reproductive pattern of *Viviparus viviparus* (Linnaeus 1758) (Gastropoda, Viviparidae) from littoral aggregations in a through-flow reservoir (Central Poland) // Polish J. Ecol. – 2006. – **54**, No 1. – P. 39–55.
10. Bandel K. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken // Facies (Erlangen). – 1982. – **7**. – S. 1–198.
11. Riedel F. Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch // Limnologia. – 1993. – **23**. – P. 349–368.
12. Рябцева Ю. С., Аністратенко О. Ю., Аністратенко В. В. Морфологія ембріональної черепашки та мінливість телеоконха черевонігих молюсків роду *Viviparus* фауни України // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2010. – № 2(43). – С. 430–434.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
НАН Украины, Киев  
Черкасский национальный университет  
им. Богдана Хмельницкого

Поступило в редакцию 29.02.2012

**В. В. Аністратенко, Ю. С. Рябцева, З. В. Цегельник**

### **Репродуктивні характеристики моллюсків роду *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) в зимовий період на прикладі українських популяцій**

*Анатомічне вивчення статевозрілих самок *Viviparus viviparus* та *V. sphaeridius* з трьох популяцій в Україні в період листопад–березень 2010/2011 рр. продемонструвало наявність у них ембріонів в усі зимові місяці. Цей факт трактується нами як перше пряме свідчення про цілорічне (без зимової діапаузи) виношування молоді у моллюсків роду *Viviparus*. Наявність ембріонів на різних стадіях розвитку, а також динаміка розмірів їхньої черепашки дозволяють припустити, що ріст та розвиток молоді взимку не припиняється. Виявлено певну різницю між кількістю та розмірно-віковими характеристиками молоді у двох вивчених видів живородок.*

V. V. Anistratenko, Yu. S. Ryabceva, Z. V. Tsehelnik

**Reproductive characteristics of *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) in winter time exemplified on the Ukrainian populations**

*Anatomical study of mature females of *Viviparus viviparus* and *V. sphaeridius* from three populations in Ukraine during November–March of 2010/2011 reveals that they had the embryos all over winter time. This is treated here as a first direct evidence of the all-year brooding period without a winter break in *Viviparus* snails. The presence of embryos at different stages of development, as well as their shell size dynamics, suggests that the youth is still growing and developing in winter time. Some differences on the quantitative and age-size characteristics between the youth of two species studied are discovered.*