

Л. Н. Янович, М. М. Пампура, Л. А. Васильева, С. В. Межжерин

Массовый гермафродитизм перловицевых (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) Центрального Полесья

(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)

Аналіз статевої належності шести видів родини перлівницеві Unionidae різних типів водойм Центрального Полісся, проведений на рівні постійних гістопрепаратів, виявив масовий гермафродитизм двостулкових моллюсків, які вважались двостатевими організмами. Середня частка двостатевих особин залежно від методу дослідження гонади варіювала від 11,8 до 37,7%, що в цілому відповідає рівню гермафродитизму популяцій перлівницевих Нового Світу. Отриманий результат можна пояснити насамперед детальним гістологічним дослідженням, що акцентоване на всю гонаду, хоча не виключено, що причиною масового гермафродитизму є деградація річкових систем Полісся та, як наслідок, мала трофічна забезпеченість, зниження щільності популяцій, інвазії паразитів.

Палеарктические пресноводные двустворчатые моллюски семейства перловицевых Unionidae считаются раздельнополыми организмами [1, 2]. Редкие находки обоеполых особей у европейских наяд [3–5] рассматриваются как случаи проявления факультативного гермафродитизма. Многочисленные гермафродиты описаны только среди британских популяций *Anodonta cygnea* [6]. В отличие от палеоарктических у неарктических представителей этого семейства явление гермафродитизма распространено гораздо шире и на сегодня три вида североамериканских перловицевых считаются облигатными и 14 — факультативными гермафродитами [7–9].

Вероятной причиной таких расхождений в данных американских и, прежде всего, отечественных исследователей следует считать применение разных методов определения пола. Отечественные малакологи обычно использовали для установления половой принадлежности временные препараты [1, 3, 10], изготовленные из капельки жидкости, полученной в результате разреза гонады или же пункцией из живого моллюска. При подобном подходе гермафродитизм установить невозможно в принципе, так как наличие яйцеклеток указывает на женскую природу особи, а отсутствие таковых — по умолчанию — на мужскую. Очевидно, в этом случае гермафродиты должны приниматься за самок. Реже анализировались постоянные гистопрепараты, изготовленные из центральной части гонады [2, 5]. В этом случае установление пола основано на определении мужских или женских ацинусов, которые идентифицируются по наличию в них гамет того или иного типа. В случае, если у одной особи находят женские и мужские железы, то делают вывод о ее гермафродитной природе. Настоящее исследование представляет собой сравнительный анализ разных методов определения пола двустворчатых пресноводных моллюсков и акцентировано на поиск гермафродитных особей. Целью работы стало определение половой принадлежности особей шести видов семейства Unionidae Центрального Полесья, которое проводилось разными методами.

Материалом послужили серии моллюсков шести видов перловицевых (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea*, *A. piscinalis*, *Pseudoanodonta complanata*) из рек

и водоемов Центрального Полесья, относящихся к бассейну Припяти и Днестра (табл. 1). Сбор моллюсков осуществляли в марте-октябре 2005–2009 гг. В работе принята широкая концепция вида [10–12], согласно которой и проводилось определение.

Половая принадлежность всех без исключения особей (325 экз.) была первоначально установлена на временных препаратах, т.е. по наличию яйцеклеток на мазке, полученном из жидкости, выделяющейся при разрезе гонады. Почти все особи этой же серии (323 экз.) проанализированы с помощью постоянных препаратов по классической схеме, когда исследуется только центральная часть гонады. В углубленном гистологическом исследовании, проведенном с помощью срезов по всей гонаде, использовано 135 моллюсков этой же выборки.

Как и ожидалось, при установлении половой принадлежности особей по временным препаратам было выявлено две группы моллюсков: с наличием яйцеклеток, которые определялись как “самки”, и без очевидных женских половых продуктов, принимавшиеся за “самцов”. Соотношение между этими двумя группами было сдвинуто в зависимости от вида от равновесного до некоторого преобладания “самок” (табл. 2).

При гистологическом изучении гонады по методике, предполагавшей исследование центральной части гонады, были выявлены множественные случаи гермафродитизма. В 12 из 22 выборок обнаружены особи с женскими и мужскими ацинусами (см. табл. 2). Следует подчеркнуть, что гермафродиты не были обнаружены только в самых немногочисленных пробах. При этом выявлена определенная видоспецифичность уровня гермафродитизма (табл. 3). Так, доля гермафродитов колебалась от $(4,6 \pm 2,0)\%$ у *Unio tumidus* до $(31,7 \pm 7,3)\%$

Таблица 1. Места и объемы исследованных выборок моллюсков

Вид	Бассейн	Lat / Long	Объем выборок		
			n_1	n_2	n_3
<i>U. tumidus</i>	р. Случь, п. Барановка	50° 17' / 27° 40'	8	8	8
	р. Тетерев, г. Житомир	50° 16' / 28° 40'	20	20	20
	р. Норынь, с. Богдановка	50° 16' / 28° 25'	12	12	12
	г. Радомышль (пруд)	50° 29' / 29° 15'	5	5	5
	р. Гуйва, с. Заречаны	50° 13' / 28° 38'	64	64	0
<i>U. pictorum</i>	р. Случь, п. Барановка	50° 17' / 27° 40'	5	5	5
	р. Тетерев, г. Житомир	50° 16' / 28° 40'	33	31	23
	г. Радомышль (пруд)	50° 29' / 29° 15'	8	8	8
	р. Уж, с. Тартак	50° 22' / 27° 50'	3	3	3
	р. Норынь, с. Богдановка	50° 16' / 28° 25'	2	2	2
<i>U. crassus</i>	р. Случь, п. Барановка	50° 17' / 27° 40'	15	15	15
	р. Уборть, с. Кишин	51° 7' / 27° 40'	13	13	0
<i>A. cygnea</i>	г. Радомышль (пруд)	50° 29' / 29° 15'	2	2	2
	с. Гришковцы (пруд)	49° 56' / 28° 36'	39	39	0
<i>A. piscinalis</i>	р. Случь, п. Барановка	50° 17' / 27° 40'	5	5	5
	р. Тетерев, г. Житомир	50° 16' / 28° 40'	8	8	8
	г. Радомышль (пруд)	50° 29' / 29° 15'	9	9	9
	р. Уж, с. Тартак	50° 22' / 27° 50'	2	2	2
	р. Гуйва, с. Заречаны	50° 13' / 28° 38'	33	33	0
<i>P. complanata</i>	р. Случь, п. Барановка	50° 17' / 27° 40'	5	5	5
	р. Уж, с. Тартак	50° 22' / 27° 50'	3	3	3
	р. Уборть, с. Кишин	51° 7' / 27° 40'	31	31	0

Примечание. n_1 — количество моллюсков, исследованных по мазкам, n_2 — по традиционной гистологической методике, n_3 — по усложненной методике.

у *Anodonta cygnea*. В среднем по трем представителям подсемейства Unioninae процент гермафродитов составила $(5,9 \pm 1,7)\%$, тогда как у трех видов Anodontinae она была в три раза выше — $(19,7 \pm 3,4)\%$. В целом по семейству в исследованном регионе выявлено $(11,8 \pm 1,8)\%$ особей, у которых одновременно производились мужские и женские гаметы.

При использовании более сложной и трудоемкой методики, связанной с детальным препарированием гонады, доля гермафродитов возросла более чем в два раза, составив в сре-

Таблица 2. Соотношение самок (♀), самцов (♂) и гермафродитов (♂♀) в выборках перловицевых в зависимости от метода определения пола

Вид	Выборка	Методика определения пола								
		1			2			3		
		♀	♂	♂♀	♀	♂	♂♀	♀	♂	♂♀
<i>U. tumidus</i>	р. Случь	4	4	0	4	4	0	3	2	3
	р. Тетерев	6	14	0	6	12	2	1	12	7
	р. Норынь	5	7	0	5	7	0	4	6	2
	Радомышль	4	1	0	4	1	0	4	0	1
	р. Гуйва	37	27	0	35	26	3	—	—	—
<i>U. pictorum</i>	р. Случь	3	2	0	3	2	0	3	2	0
	р. Тетерев	22	11	0	19	9	3	11	6	6
	Радомышль	6	2	0	6	2	0	6	2	0
	р. Уж	1	2	0	1	2	0	1	2	0
<i>U. crassus</i>	р. Норынь	0	2	0	0	2	0	0	2	0
	р. Случь	9	6	0	6	8	1	6	3	6
<i>A. cygnea</i>	р. Уборть	10	3	0	8	3	2	—	—	—
	Радомышль	2	0	0	2	0	0	2	0	0
<i>A. piscinalis</i>	Гришковцы	18	21	0	18	8	13	—	—	—
	р. Случь	2	3	0	1	3	1	0	1	4
<i>P. complanata</i>	р. Тетерев	4	4	0	3	2	3	3	2	3
	Радомышль	7	2	0	7	1	1	7	0	2
	р. Уж	0	2	0	0	2	0	0	2	0
	р. Гуйва	22	11	0	18	11	4	—	—	—
<i>P. complanata</i>	р. Случь	3	2	0	3	1	1	2	0	3
	р. Уж	1	2	0	1	2	0	1	2	0
	р. Уборть	19	12	0	15	12	4	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 3: 1 — мазки, 2 — традиционная гистологическая методика, 3 — усложненная.

Таблица 3. Доля самок (♀, %) и гермафродитных особей (♂♀, %) у разных видов в зависимости от метода определения пола

Вид	Метод определения пола								
	1		2			3			
	♀, %	n	♀, %	♂, %	n	♀, %	♂, %	♂♀, %	n
<i>U. tumidus</i>	51,4 ± 4,8	109	49,5 ± 4,8	4,6 ± 2,0	109	26,7 ± 6,6	28,9 ± 6,7	—	45
<i>U. pictorum</i>	62,7 ± 6,8	51	59,2 ± 7,0	6,1 ± 3,4	49	51,2 ± 7,8	14,6 ± 5,5	—	41
<i>U. crassus</i>	67,9 ± 8,8	28	50,0 ± 9,4	10,7 ± 5,8	28	40,0 ± 12,6	40,0 ± 12,6	—	15
Unioninae	57,9 ± 3,6	188	52,1 ± 3,6	5,9 ± 1,7	186	38,6 ± 4,8	24,7 ± 4,2	—	101
<i>A. cygnea</i>	48,8 ± 7,8	41	48,8 ± 7,8	31,7 ± 7,3	41	100	0	—	2
<i>A. piscinalis</i>	61,4 ± 6,5	57	50,9 ± 6,6	15,8 ± 4,8	57	41,7 ± 10,1	37,5 ± 9,9	—	24
<i>P. complanata</i>	59,0 ± 7,9	39	48,7 ± 8,0	12,8 ± 5,4	39	37,5 ± 17,1	37,5 ± 17,1	—	8
Anodontinae	57,9 ± 4,2	137	49,6 ± 4,3	19,7 ± 3,4	137	44,1 ± 8,5	35,2 ± 8,2	—	34
Unionidae	57,9 ± 2,7	325	51,1 ± 2,8	11,8 ± 1,8	323	40,0 ± 4,2	27,4 ± 3,8	—	135

днем для шести видов ($27,4 \pm 3,8$)%. Особенно увеличилась доля гермафродитов среди видов рода *Unio*, достигнув ($24,7 \pm 4,2$)%, тогда как у представителей Anadontinae она увеличилась незначительно — до ($35,2 \pm 8,2$)%.

Следует подчеркнуть, что женские и мужские гаметы развиваются в строго соответствующих ацинусах и их развитие происходит синхронно, что предполагает возможность самооплодотворения. Таким образом можно объяснить известный эффект избытка гомозигот в популяциях ювенильных особей морских двустворчатых моллюсков, а также пониженную приспособленность носителей гомозиготных генотипов [13]. Очевидно, большая часть гомозиготных слабоприспособленных особей у двустворчатых моллюсков — потомки инбредных скрещиваний.

Причиной неоднозначных результатов, полученных при использовании стандартной и более сложной методики, является, прежде всего, различная локализация мужских и женских ацинусов в гонаде, а также неравное соотношение количества мужской и женской ткани в железе. При этом не выявлено определенной закономерности распределения мужских и женских долек в железе. Например, женские ацинусы у особей *U. tumidus* в выборке из р. Тетерев находились в дорзальной, вентральной, центральной частях гонады или размещались по всему органу. Этот выявленный у полесских моллюсков характер размещения женских и мужских ацинусов по гонаде не согласуется с результатами аналогичных исследований североамериканских видов моллюсков, полученными в 70-х гг. XX ст. [7, 8]. Согласно этим данным, у гермафродитов мужская ткань сосредоточена в дорзальной, а женская — соответственно, в вентральной части гонады. Хотя более поздние исследования начала XXI ст., проведенные на этих и близких видах уже другими авторами [9], показали, что все же ацинусы размещаются достаточно хаотично.

Значительной изменчивости подвержено и соотношение между мужской и женскими частями гонады, оно может меняться в широких пределах от 10 до 90%.

Априори предполагалось, что гермафродитные особи маскируются под “самок”, выявляемых по мазкам. Тем не менее оказалось, что это не совсем так, поскольку соотношение между полами остается постоянным вне зависимости от числа обнаруженных гермафродитов. Так, соотношение самок и самцов, установленное по мазку и по упрощенной процедуре получения гистопрепаратов, было одно и то же — 1,4 : 1, а при использовании более сложной процедуры незначительно изменилось — 1,2 : 1 при том же численном превосходстве особей женского пола.

Вероятнее всего, что каждая четвертая исследованная гермафродитная особь, выявленная при более тщательном исследовании гистологической структуры, — не предел. Нельзя исключить, что еще более кропотливое исследование приведет к увеличению числа гермафродитных особей. Более того, напрашивается вопрос, а не являются ли все моллюски в той или иной степени гермафродитами, или гермафродитизм — строгая индивидуальная особенность конкретного организма, обусловленная его генетическими особенностями. Другими словами, в данном случае гермафродитизм относится к разряду облигатных или факультативных явлений. Ведь если у каждой особи в течение жизни происходит перерождение пусть даже очень незначительного количества женской ткани в мужскую или наоборот, то это типичный облигатный гермафродитизм. На возможность этого указывают обнаруженные нами особи с зачаточными ацинусами, в которых содержались половые продукты пола, противоположного данной особи. Поэтому предположение, что у двустворчатых моллюсков каждая особь в какой-то период жизни продуцирует одновременно мужские и женские половые продукты, выглядит достаточно убедительной. Более того, у североамериканских моллюсков

риканских наяд выявлен гермафродитизм именно протандрического типа [14], при котором в течение жизни происходит смена пола и все старые особи оказываются самками. У полесских моллюсков такой четкой тенденции не выявлено: гермафродиты, самцы и самки более или менее равномерно встречаются у представителей всех возрастных групп. Причем самая старая исследованная особь *A. piscinalis* (Радомышль) восьми лет содержала только мужские ацинусы.

Таким образом, как европейские, так и североамериканские перловицевые — это моллюски с высоким уровнем гермафродитизма, хотя ранее считалось, что европейские виды двуполы и гермафродитизм у них — явление исключительное. Причиной пересмотра этого положения прежде всего является использование более сложных методик и тщательного гистологического анализа всей гонады. Вместе с тем нельзя исключить и того обстоятельства, что причиной массового появления гермафродитов стали негативные изменения в речных экосистемах, которые привели к резкому снижению численности моллюсков и, соответственно, плотности популяций. Вполне возможно и влияние других факторов, среди которых недостаточность пищи, инвазии трематодами. Неоднократно отмечалось, что гермафродитные особи чаще встречаются в популяциях искусственных водоемов. Однако данные, имеющиеся в настоящий момент, пока не подтверждают последнего обстоятельства.

1. Стадниченко А. П. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae, Cycladidae). — Київ: Наук. думка, 1984. — 384 с. — (Фауна України, Т. 29, вип. 29).
2. Антонова Л. А. Связь репродуктивных циклов унионид дельты Волги с факторами внешней среды // Размножение и кладки яиц моллюсков. — Ленинград, 1991. — С. 12–30.
3. Строганова Н. С. Особенности сперматогенеза у некоторых двустворчатых моллюсков (*Unio*, *Anodonta*, *Mya*) // Вестн. Моск. ун-та. — 1963. — № 6. — С. 25–34.
4. Pekkarinen M. Reproduction and condition of unionid mussels in the Vanta River, South Finland // Arch. Hydrobiol. — 1993. — **127**, No 3. — P. 357–375.
5. Янович Л. Н. Размножение моллюсков рода *Unio* в условиях Центрального Полесья // Вестн. зоол. — 1997. — № 4. — С. 55–61.
6. Bloomer H. H. A note on the sex of *Pseudanodonta* Bourguignat and *Anodonta* Lamarck // Proc. Malacol. Soc. London. — 1939. — **23**, No 5. — P. 285–297.
7. Schalie H. Hermaphroditism among North American Freshwater mussels // Malacologia. — 1970. — **10**, No 1. — P. 93–112.
8. Kat P. V. Sexual selection and hermaphroditism among the Unionidae (Bivalvia: Mollusca) // J. Zool. — 1983. — **201**, No 3. — P. 395–416.
9. Henley W. F. Evaluation of diet, gametogenesis, and hermaphroditism in freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) // Diss. ... Doctor of Philosophy in fisheries and wildlife sciences. — Blacksburg, Virginia, 2002. — 135 p.
10. Жадин В. И. Сем. Unionidae. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1938. — 169 с. — (Фауна СССР; Т. 4, вып. 1: Моллюски).
11. Glouer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. — Hamburg: DJN, 1998. — 136 s.
12. Корнюшин А. В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков и стратегии их охраны // Вестн. зоол. — 2002. — **36**, № 1. — С. 9–23.
13. Zouros E., Romero-Dorey M., Mallet A. L. Heterozygosity and growth in marine bivalves: further data and possible explanations // Evolution. — 1988. — **42**. — P. 1332–1341.
14. Downing J. A., Amyot J. P., Perusse M. et al. Visceral sex, hermaphroditism, and protandry in a population of the freshwater bivalve *Elliptio complanata* // J. North Amer. Benthol. Soc. — 1989. — **8**, No 1. — P. 92–99.

Житомирский государственный университет
им. Ивана Франко
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 19.11.2009

L. M. Yanovych, M. M. Pampura, L. A. Vasilieva, S. V. Mezherin

Mass hermaphroditism of Unionidae (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) in the Central Polissya region

The analysis of the sex affiliation in six species of Unionidae family in different types of water reservoirs in the Central Polissya region at the level of constant histological preparations discovered the mass hermaphroditism in bivalve mollusks which were considered strictly bisexual organisms. The average part of hermaphroditic specimens varied from 11.8 to 37.7% depending on the accuracy of gonad investigations and, on the whole, corresponds to the hermaphroditism level in Unionidae populations in the New World. The result might be firstly explained by the accurate histological investigation of the whole gonad. Hence, the possible reason of mass hermaphroditism is the degradation of river systems in the Polissya region and, as a result, the poor trophic provision, lowering of population density, and parasite invasions.