

УДК 574.224:594.381

А.П. ГОЛУБЕВ<sup>1</sup>, О.А. БОДИЛОВСКАЯ<sup>1</sup>, Е.В. ГОДУН<sup>1</sup>, Л.Е. СЛЕСАРЕВА<sup>1</sup>,  
О.Б. СТОЛЯР<sup>2</sup><sup>1</sup>Международный государственный экологический университет имени А.Д.Сахарова  
ул. Долгобродская, 23, Минск 220009, Республика Беларусь<sup>2</sup>Тернопольский национальный педагогический университет им. Владимира Гнатюка  
ул. М.Кривоноса, 2, Тернополь 46027, Украина

## **СПОСОБНОСТЬ БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА *LYMNAEA STAGNALIS* (GASTROPODA, PULMONATA) К ДЛИТЕЛЬНОМУ САМООПЛОДОТВОРЕНИЮ КАК ФАКТОР ЕГО ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТАБИЛЬНОСТИ**

*L. stagnalis* способен размножаться самооплодотворением (СО) в десяти последовательных поколениях при сохранении достаточно высокой выживаемости и плодовитости потомства. Размножение посредством СО обеспечивает воспроизводство природных популяций данного вида в условиях постоянной и высокой элиминации.

*Ключевые слова:* легочные моллюски, популяции, перекрестное оплодотворение, самооплодотворение, рост, плодовитость, адаптация

Для природных популяций пресноводных легочных моллюсков характерны значительные сезонные и многолетние колебания численности. Основными их причинами являются колебания уровня воды, приводящие к высыханию значительных площадей прибрежных биотопов и массовой гибели в сообществах зообентоса, пресс многочисленных хищников, летнее повышение температуры воды до 30°C и выше. Наряду с этим, инвазированность легочных моллюсков промежуточными стадиями развития трематод существенно снижает их плодовитость, вплоть до полного прекращения размножения [8]. С другой стороны, у легочных моллюсков как гермафродитных видов, имеется ряд специфических механизмов поддержания устойчивости их популяций в нестабильной среде. В первую очередь, это наличие, наряду с перекрестным оплодотворением (ПО, норма полового размножения), его вынужденной формы – самооплодотворения (СО), которое имеет место при длительном отсутствии партнера по копуляции [2]. Способность к СО у легочных моллюсков имеет несомненное адаптивное значение, поскольку позволяет немногим выжившим особям быстро восстановить численность их популяций. Вместе с тем, СО приводит к гомозиготизации генома и снижению генотипического разнообразия популяций моллюсков, что может иметь негативные последствия [4]. Влияние СО в первом поколении на рост и размножение водных легочных изучено достаточно подробно. Исследования длительного (в ряду поколений) СО на эти процессы единичны, что обуславливает необходимость специальных исследований.

### **Материал и методы исследований**

В лабораторных условиях выполнены сравнительные исследования изменчивости важнейших параметров жизненного цикла в потомстве большого прудовика *Lymnaea stagnalis* Linne, 1758 от ПО и девяти последовательных поколений от СО. Моллюсков, отловленных в реке Припять и озере Персток (зона ЧАЭС) летом 2006 г., выдерживали в лаборатории группами по 7–10 особей для получения кладок от ПО. Кладки инкубировали поодиночке до выхода молоди и достижения ею возраста 2–3 недели. Затем из отдельных кладок отбирали по 15–20 особей, которых выращивали поодиночке до вымета ими кладок от СО в первом поколении (СО-1). Потомство от СО во втором (СО-2) и последующих поколениях, вплоть до девятого (СО-9), получали по аналогичной схеме.

Из каждого поколения обеих линий от ПО и СО отбирали по 10–18 моллюсков в возрасте 2–3 недели, которых выращивали поодиночке в сосудах объемом 250 мл. Очевидно, все особи в подобных условиях размножались посредством СО. У всех особей периодически определяли массу тела, произведенные ими кладки удаляли из сосудов для подсчета числа яйцевых капсул в них. При расчетах средней плодовитости в поколениях и линиях использованы данные для всех экспериментальных моллюсков, в том числе и не размножавшихся.

По причине сезонной цикличности процессов роста и размножения *L. stagnalis*, сохраняющейся даже в относительно стабильных лабораторных условиях, все поколения от ПО и

СО были разделены на две серии. В зимнюю серию включены поколения, отрожденные в августе–сентябре и выращенные до апреля–мая, а в летнюю – отрожденные в конце апреле–мае и выращенные до конца сентября. Температура воды в зимней и летней сериях изменялась в пределах 14–18°C и 20–28°C соответственно. Корм (свежие листья одуванчика – летом и ботва салата – зимой) задавали с избытком. Статистические расчеты проведены с помощью программ STATISTICA 8.0.

### Результаты исследований и их обсуждение

При размножении посредством СО в потомстве *L. stagnalis*, начиная с СО-2, отмечены очевидные признаки инбредной депрессии. Так, средняя выживаемость эмбрионов в кладках от ПО и СО-1 достигала 95–99%, тогда как в кладках от СО-4 до СО-9 она снизилась до 50–60%. Еще более существенным было уменьшение доли размножающихся особей в группах моллюсков, достигших в эксперименте средних размеров половозрелых особей. Если в потомстве от ПО и СО-1 этот показатель составлял 90%–100%, то уже в потомстве от СО-2 он снизился до 35–55%. В поколении СО-7 он возрос до 50–70%, в поколении от СО-9 – вновь снизился до 10–40%. Вероятно, чистые линии, происходящий от отдельных самооплодотворяющихся особей, имеют разную потенциальную способность к размножению посредством СО в ряду поколений.

Во всех поколениях от СО зимней серии отмечено существенное, по сравнению с потомством от ПО, возрастание размеров половозрелых особей и удлинение ювенильного периода, что снижает возможности адаптации популяций *L. stagnalis* к существованию в холодных водоемах.

В летней серии установлены противоположные тенденции изменений этих показателей (табл.). Размножение посредством СО в обеих сериях приводит к существенному снижению (более чем в 2 раза) средней массы яйцевых капсул в кладках *L. stagnalis*, однако без существенного изменения средней массы новорожденных особей.

Выявленные в летней серии ускорение полового созревания и заметное измельчание особей являются характерными признаками г-отбора, типичного для популяций и видов, обитающих в нестабильных и непредсказуемых условиях среды.

В зимней серии не отмечено статистически значимых различий этого показателя в большинстве поколений от СО по сравнению с ПО. Однако потомство от СО-4 характеризовалось значительно более высокой средней плодовитостью, чем потомство от ПО из обеих серий. В летней серии средняя плодовитость особей в во всех поколениях от СО снижалась (в 2 раза и более) по сравнению с потомством от ПО. Однако плодовитость ряда особей в потомстве от СО-9 в линиях Перстка и Припяти достигала соответственно 841 и 40 яиц, а выживаемость эмбрионов в их кладках (потомство от СО-10) была весьма высокой.

Таким образом, большой прудовик потенциально способен размножаться посредством СО, по меньшей мере, в десяти последовательных поколениях. Это позволяет его природным популяциям, несмотря на очевидные признаки инбредной депрессии, переживать многолетние периоды неблагоприятных условий среды. Ранее среди пресноводных легочных моллюсков подобная способность в эксперименте была показана лишь у южноамериканского вида *Biomphalaria tenagophila*, но только в четырех последовательных поколениях [9].

В целом, воздействие СО на выживаемость, рост и размножение водных легочных моллюсков неоднозначно. У большинства видов отмечено существенное снижение этих параметров в потомстве от СО уже первом поколении [1, 3, 6], однако у *B. tenagophila* негативного воздействия не установлено даже в четырех последовательных поколениях от СО [9]. Возможно, причиной подобных различий является неодинаковая степень инбредной депрессии, вызванная СО, у разных видов.

Данные о сравнительной распространенности ПО и СО в природных популяциях пресноводных легочных моллюсков малочисленны. Установлено, что *L. stagnalis* даже в разреженных популяциях размножается преимущественно посредством ПО [7]. Напротив, у *Lymnaea truncatula* СО преобладает даже при высокой плотности популяций [5]. Очевидно, что СО у *L. stagnalis*, как, вероятно, и у других видов пресноводных легочных моллюсков хоть и вынужденный, но вполне обычный способ размножения. Оно, хоть и в меньшей степени, чем ПО, но достаточно эффективно обеспечивает воспроизводство их природных популяций в условиях постоянной и высокой элиминации.

Изменения средних значений ряда параметров жизненного цикла в лабораторных линиях *Lymnaea stagnalis* при размножении посредством СО

Покло- ление	Зимняя серия		Летняя серия	
	Линия Перетка	Линия Припяти	Линия Перетка	Линия Припяти
Возраст вымета первой кладки, сутки				
ПО	170,5 ± 35,7*	205 ± 30,0	107,2 ± 12,7	102,8 ± 8,8
СО-1	187,2 ± 58,1	235 ± 20,5	–	–
СО-2	–	–	125,5 ± 27,5	86,0 ± 12,7*
СО-4	262,5 ± 55,3	193,0 ± 42,5	–	–
СО-5	–	–	79,4 ± 9,7	78,5 ± 4,0
СО-6	248,7 ± 14,3	255,6 ± 20,7	–	–
СО-7	–	–	84,0 ± 9,6	87,0 ± 11,6
СО-8	210,0 ± 37,8	241,6 ± 27,2	–	–
СО-9	–	–	117,3 ± 4,7	92***
Суммарная плодовитость за период эксперимента				
ПО	225 ± 386	161 ± 192	947 ± 496	882 ± 782
СО-1	116 ± 147	88 ± 225	–	–
СО-2	–	–	142 ± 280	171 ± 222
СО-4	705 ± 608	1250 ± 1115	–	–
СО-5	–	–	362 ± 185	458 ± 339
СО-6	439 ± 266	165 ± 220	–	–
СО-7	–	–	268 ± 253	473 ± 226
СО-8	482 ± 341	221 ± 211	–	–
СО-9	–	–	246 ± 339	5 ± 15,5****
Масса тела при вымете первой кладки, мг				
ПО	2446 ± 598	2160 ± 680	2271 ± 535	1949 ± 625
СО-1	2491 ± 755	3159 ± 842	–	–
СО-2	–	–	1116 ± 558	778 ± 287
СО-4	3114 ± 812	2854 ± 647	–	–
СО-5	–	–	866 ± 318	1362 ± 321
СО-6	3315 ± 889	2539 ± 804	–	–
СО-7	–	–	919 ± 238	1006 ± 257
СО-8	3254 ± 939	3131 ± 1081	–	–
СО-9	–	–	928 ± 315	611**
Дефинитивная масса особей, мг				
ПО	2919 ± 435	2450 ± 709	2948 ± 445	2420 ± 753
СО-1	3126 ± 679	2252 ± 1037	–	–
СО-2	–	–	1048 ± 728	1046 ± 415
СО-4	3936 ± 727	3844 ± 586	–	–
СО-5	–	–	2310 ± 665	2820 ± 473
СО-6	4118 ± 822	3095 ± 1397	–	–
СО-7	–	–	1491 ± 462	1573 ± 567
СО-8	3577 ± 728	3325 ± 931	–	–
СО-9	–	–	1709 ± 315	1059 ± 404

Примечания: \*среднее квадратичное отклонение; \*\* средние значения параметров в потомстве от СО в разных поколениях достоверно отличаются от таковых в потомстве от ПО (P < 0,05); \*\*\* данные для единственной размножавшейся особи; \*\*\*\* суммарная плодовитость за жизненный цикл у единственной размножавшейся особи – 40 яиц.

### Выводы

В эксперименте *L. stagnalis* размножается самооплодотворением (СО) в десяти последовательных поколениях при сохранении достаточно высокой выживаемости и плодовитости потомства. Размножение посредством СО обеспечивает воспроизводство природных популяций данного вида в условиях постоянной и высокой элиминации.

Робота виконувалась в рамках совместного міжнародного науко-технічного проекту «Оцінка антитресторного ответа пресноводных двустворчатых и легочных моллюсков в Украине и Республике Беларусь» («ДФФД – БРФФД – 2009» № Ф29/321-2009), финансируемого Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований и Фондом фундаментальных исследований Украины.

1. Байчоров В.М. Влияние автогамии и гетерогамии на репродуктивные характеристики брюхоногого моллюска *Costatella integra* / В.М. Байчоров, Т.М. Лаенко, Л.Л. Нагорская // ДАН Беларуси. – 1994. – Т. 38, № 4. – С. 75–78.
2. Березкина Г.В. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / Березкина Г.В., Старобогатов Я.В. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1988. – Т. 174. – 306 с.
3. Голубев А.П. Разнокачественность роста и воспроизводства в семьях *Physella integra* (Pulmonata, Physidae) в зависимости от способа оплодотворения и очередности выхода из кладок / А.П. Голубев, Н.Н. Рощина, Н.С. Борисова // Экология. – 1996. – № 1. – С. 65–71.
4. Agrawal A.F. Parasites and evolution of self-fertilization / Agrawal A.F., Lively C.M. // Evolution Int. J. Org. Evolution. – 2001. – Vol. 55, N 5. – P. 869–879.
5. Field and experimental evidence of preferential selfing in the freshwater mollusk *Lymnaea truncatula* (Gastropoda, Pulmonata) / C. Meunier, S. Hurtrez-Boussès, R. Jabbour-Zahab [et al.] // Heredity. – 2004. – Vol. 92. – P. 316–322.
6. Jarne P. Inbreeding depression and self-fertilization in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata) / Jarne P., Delay B. // Heredity. – 1990. – Vol. 64, N 2. – P. 169–175.
7. Predominance of outcrossing in *Lymnaea stagnalis* despite low apparent fitness cost of self-fertilization / M. Puurtinen, K. Emily Knott, S. Suonpää [et al.] // J. Evol. Biol. – 2007. – Vol. 20, N 3. – P. 901–912.
8. The effect of *Schistosoma haematobium* infection on the growth and fecundity of three sympatric species of bulinid snails / S. E. Fryer, R. C. Oswald, A. J. Probert, N. W. Runham // J. Parasitol. – 1990. – Vol. 76, N 4. – P. 557–563.
9. Tuan R. Effect of self-fertilization on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Pulmonata: Planorbidae) / Tuan R., Simões L.C.G. // Genet. Mol. Biol. – 1998. – Vol. 21, N 4.

О.П. Голубев<sup>1</sup>, О.О. Бодиловська<sup>1</sup>, Е.В. Годун<sup>1</sup>, Л.Е. Слесарева<sup>1</sup>, О.Б. Столяр<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Міжнародний державний екологічний університет ім. А.Д.Сахарова, Республіка Білорусь

<sup>2</sup>Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна

#### ЗДАТНІСТЬ СТАВКОВИКА *LYMNAEA STAGNALIS* (GASTROPODA, PULMONATA) ДО ТРИВАЛОГО САМОЗАПЛІДНЕННЯ ЯК ФАКТОР ЙОГО ПОПУЛЯЦІЙНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ

У експерименті *L. stagnalis* розмножується самозаплідненням (СЗ) у десяти послідовних поколіннях при збереженні достатньо високого виживання та плодючості потомства. Розмноження шляхом СЗ забезпечує відтворення природних популяцій даного виду за умов постійної та високої елімінації.

Ключові слова: легеневі моллюски, популяції, перехрестне запліднення, самозапліднення, ріст, плодючість

A. Golubev<sup>1</sup>, O. Bodilovska<sup>1</sup>, K. Godun<sup>1</sup>, L. Slesareva<sup>1</sup>, O. B. Stolyar<sup>2</sup>

<sup>1</sup>International state ecological university is the name of A.D.Sakharov, Republic Belarus<sup>1</sup>

<sup>2</sup>Ternopil National Volodymir Hnatiuk Pedagogical University, Ukraine

#### THE ABILITY OF POND SNAIL *LYMNAEA STAGNALIS* (GASTROPODA, PULMONATA) TO PROLONGED SELF-FERTILIZATION AS THE FACTOR OF STABILITY OF THEIR POPULATIONS

In experiment *L. stagnalis* is capable to reproduce by self-fertilization (SF) through ten successive generations with retaining of rather high survival and fecundity in progeny. Reproduction by SF ensures reproduction of natural populations of their species at conditions of permanent and high elimination.

Key words: pulmonary mollusks, populations, cross fertilization, self-fertilization, growth, fertility, adaptations