

ЕКОЛОГІЯ

УДК 594.32

Н. В. ВИЧАЛКОВСЬКА

Миколаївський національний університет ім. В. О. Сухомлинського
вул. Нікольська, 24, Миколаїв, 54030

ХРОНОЛОГІЧНИЙ РІСТ ТА ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (BULIMINIDAE) У КОНТИНЕНТАЛЬНІЙ ЧАСТИНІ АРЕАЛУ

Детально проаналізовано особливості хронологічного росту наземного молюска *B. cylindrica* (Menke, 1828) на різних стадіях онтогенезу. Було встановлено, що інтенсивність хронологічного росту має мінливий характер. Терміни досягнення статевої зрілості складають від 26 до 34 місяців. Максимальна тривалість життя особин складає 51-52 місяці.

Ключові слова: наземні молюски, *Brephulopsis cylindrica*, хронологічний ріст, тривалість життя, континентальна частина ареалу

Біологічний ріст характеризується різноманітним властивостей та проявів, які підтримуються дією різних механізмів. Оскільки вивчення закономірностей росту та морфогенезу охоплює вельми різноманітні аспекти, ця проблема була та залишається однією з основних в біології, які приваблюють зацікавленість з боку суміжних наук [7]. Рісткові процеси мають зв'язок з генетичною конституцією особини, лінії, виду [2, 9]. Особливості хронологічного росту видів наземних гастропод є важливою складовою їх життєвих циклів, однак у літературних джерелах дуже рідко та уривчасто розглядаються ці питання. Хронологічний ріст *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) раніше не вивчався. Тому метою нашого дослідження було вивчення хронологічного росту *B. cylindrica* з метою формування більш повного розуміння особливостей життєвого циклу кримських вселенців в умовах континентальної частини України.

Матеріал і методи досліджень

Для вивчення хронологічного росту *B. cylindrica* було опрацьовано 1563 особини. З них - 1520 особин молюсків різного віку із локальної популяції, яка розташована на території парку Перемоги у місті Миколаєві та 43 новонароджені особини, які були інкубовані у лабораторних умовах. Для побудови кривої росту черепашки користувалися результатами досліджень методом когортного аналізу. Для цього на початку сезону активності у 2004 р. із природної популяції відібрали 1501 особину *B. cylindrica* трьох розмірно-вікових груп. Перша група - з висотою черепашки (ВЧ) 3,5–5,0 мм (1000 особин); друга - 5,1–10,0 мм (251 особина); третя - 10,1–15,0 мм (250 особин). Всі черепашки були виміряні за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм, а їх апікальні частини були мічені нітролаком різного кольору. Після цього молюсків повертали у природу на територію їх популяції [3] та щомісячно збирали з поверхні та із ґрунту, вимірювали і знов повертали у природу протягом сезону активності 2004 р. Двічі молюсків збирали та вимірювали у 2005 році. Для кожної вибірки визначали середні значення показників висоти черепашки з їх статистичною похибкою, фіксували факти досягнення молюсками статевої зрілості. У якості показника інтенсивності приросту визначали кут нахилу

(у градусах) дотичної у точках кривої росту за формулою $\alpha = \arctg(\Delta L / \Delta t)$, де ΔL – різниця між середніми показниками розмірів на момент часу $t+1$ і t , а Δt – тривалість відрізка часу, який відповідає періодичним зборам тварин, які були випущені для експерименту [1]. Визначався характер розподілу частот показників висоти черепашки для кожної з трьох розмірно-вікових груп у різні місяці періоду вивчення росту у природі. Щомісячно визначали показник вікової гетерогенності $\nabla = (\sum P_i^2)^{-1}$, де P_i – доля особин i -тої вікової групи [1]. Ступінь схожості між двома незалежними вибірками здійснювався за допомогою t -критерію Ст'юдента [6].

На матеріалі, який ми отримали у лабораторних умовах (новонароджені молюски), було простежено приріст висоти черепашки, який відбувся протягом перших 42 днів життя. Для експерименту використані новонароджені молюски, з 6 кладок. У межах кладок фіксували дати народження молюсків та розміри новонароджених. Їх поміщали у окремі чашки Петрі, утримували в умовах високого рівня вологості ($\approx 80\%$), годували сумішшю пшеничного борошна та крейди у пропорції 1:1, а також гранулами круто звареного яєчного жовтку. У межах окремих кладок, розглядали 7 розмірно-вікових груп: 15 діб (5 особин), 16 діб (6 особин), 17 діб (5 особин), 19 діб (6 особин), 29 діб (5 особин), 37 діб (5 особин) та 42 доби (5 особин). За даними середніх показників висоти черепашки у межах окремих вікових груп визначали величину та інтенсивність приросту протягом визначених часових відрізків. Окремо розглядали особливості росту молюсків з висотою черепашки до 3 мм. Для цього 20.06.2004 р. в природі було зібрано 19 особин з висотою черепашки 2,4–3 мм. Щотижнево їх вимірювали. Експеримент тривав 9 тижнів, до моменту досягнення особинами розмірів черепашок, які перевищують 4 мм.

Результати досліджень та їх обговорення

В результаті роботи визначені показники середніх розмірів черепашки групи новонароджених молюсків у різному віці (табл. 1).

Таблиця 1

Показники середніх розмірів черепашки новонароджених молюсків, що відповідають окремим відріzkам часу проведення експерименту

L0 (мм)	L1 (мм) (t0-1 =15діб)	L2 (мм) (t1-2 =1 доба)	L3 (мм) (t2-3 =1 доба)	L4 (мм) (t3-4 =2 доби)	L5 (мм) (t4-5 =10діб)	L6 (мм) (t5-6 =8 діб)	L7 (мм) (t6-7 =5 діб)
1,12	1,25	1,33	1,34	1,38	1,4	1,4	1,5

Інтенсивність приросту у новонароджених молюсків протягом перших 42 діб життя не перевищувала $1,2^\circ$ (табл. 2).

Таблиця 2

Величина приросту черепашки новонароджених молюсків протягом досліджених відрізків часу росту та його інтенсивність, мм

Величина приросту черепашки ($\Delta = \Delta L / \Delta t$)	Δ 0-1	Δ 1-2	Δ 2-3	Δ 3-4	Δ 4-5	Δ 5-6	Δ 6-7
		0,009	0,080	0,010	0,020	0,002	0,000
Розміри черепашки, які відповідають приросту	1,19	1,29	1,34	1,36	1,39	1,40	1,45
Інтенсивність приросту, $^\circ$	$0,5^\circ$	$0,5^\circ$	$0,6^\circ$	$1,2^\circ$	$0,1^\circ$	$0,0^\circ$	$1,2^\circ$

У новонароджених молюсків протягом перших 42 діб життя в лабораторних умовах найбільша інтенсивність приросту проявлялась на 19 і 42 доби життя, що відповідає розмірам черепашки 1,36 мм і 1,45 мм. Таким чином, для досягнення висоти черепашки 1,5 мм при кімнатній температурі та високому рівні вологості новонароджені потребують близько 42 діб.

Середні розміри черепашки, яких досягають особини молюсків із природи протягом 9 тижнів, подані у таблиці 3.

Таблиця 3

Показники середніх розмірів черепашки молюсків із природи (з початковою висотою черепашки 2,4 – 3,0 мм), яких вони досягають через кожні 7 діб, мм

L0	L1 (t0-1=7 діб)	L2 (t1-20=7 діб)	L3 (t2-3=7 діб)	L4 (t3-4=7 діб)
2,76	2,87	2,93	3,14	3,34
L5 (t4-5=7 діб)	L6 (t5-6=7 діб)	L7 (t6-7=7 діб)	L8 (t7-8=7 діб)	L9 (t8-9=7 діб)
3,46	3,55	3,73	3,93	4,14

У лабораторних умовах ці молюски протягом 63 діб досягали середніх розмірів 4,14 мм, які коливалися в межах 4,1-4,6 мм. При цьому інтенсивність приросту досягала найбільшого значення за період часу t1-2, тобто з 8 по 14 добу експерименту та складала 3,4° (табл. 4).

Таблиця 4

Величина приросту черепашки молюсків із природи з початковою висотою черепашки 2,4–3,0 мм у лабораторних умовах протягом 7-денних відрізків часу та його інтенсивність, мм

Величина приросту черепашки ($\Delta=\Delta L/\Delta t$)	$\Delta 0-1$	$\Delta 1-2$	$\Delta 2-3$	$\Delta 3-4$	$\Delta 4-5$	$\Delta 5-6$	$\Delta 6-7$	$\Delta 7-8$	$\Delta 8-9$
	0,180	0,060	0,030	0,029	0,017	0,019	0,028	0,029	0,030
ВЧ, яка відповідає величині приросту	2,82	2,90	3,04	3,24	3,4	3,51	3,64	3,83	4,04
Інтенсивність приросту, °	1,0	3,4	1,8	1,7	1,0	0,7	1,6	1,7	1,8

У розмірно-вікових груп, для вивчення росту яких використовували метод когортного аналізу, найвищі значення приросту черепашки проявляються при середніх значеннях її висоти 12,5 мм. На графіку хронологічного росту цей етап відповідає моменту, коли кут нахилу дотичної до кривої має найвищі значення. На більш ранніх та пізніх стадіях онтогенезу у межах трьох розмірно-вікових груп, які розглядаються, приріст черепашки виявляється значно нижчим (рис. 1).

В цілому для *B. cylindrica* найвищі показники інтенсивності приросту відмічаються на ранніх стадіях онтогенезу та характерні для молюсків з висотою черепашки 2,9 мм, 3,04 мм, 3,24 мм, 3,83 мм, 4,04 мм (3,4°; 1,8°; 1,7°; 1,6°; 1,7°; 1,8°, відповідно) (див. табл. 4). Нами встановлено, що масовий вихід на поверхню з ґрунту відбувається після досягнення молюсками висоти черепашки від 3,5 до 4,5 мм (це стало причиною для формування першої розмірно-вікової групи для когортного аналізу). Цей факт свідчить, що найінтенсивніший ріст відбувається у ґрунті, де молюски перебувають протягом від трьох до чотирьох місяців після народження. На пізніших етапах онтогенезу інтенсивність приросту рідко сягає 0,2°.

У межах кожної розмірно-вікової групи протягом росту спостерігається збільшення показників гетерогенності. У першій розмірно-віковій групі (3,5–4,0 мм) цей показник досягає своїх максимальних значень 22.05.2005 р. та складає 7,63, а на час масового досягнення статевої зрілості набуває значення 1,26. Показники вікової гетерогенності у другій групі у ході росту молюсків зростають від 7,38 до 10,88. У третій розмірно-віковій групі цей показник зростає з 7,38 до 13,56. Загальна тенденція зростання показника вікової гетерогенності у всіх групах під час росту пояснюється, у першу чергу його нерівномірністю. Рівень вікового різноманіття віддзеркалює реакцію популяції на прес відбору. Високе різноманіття сприяє стабільності популяції, оскільки різні стадії життєвого циклу мають різну стійкість до дії екологічних факторів. За нашими даними, найбільш висока смертність під час літньої діпаузи характерна для особин с висотою черепашки 3,5–5,0 мм (16,7%) та 5,1–7,0 мм (12,35%). Наприкінці періоду росту показник вікової гетерогенності різко знижується завдяки прискореному статевому визріванню з наближенням періодів репродукції. Це пояснюється підвищеним ступенем метаболізму у субадультних особин [8].

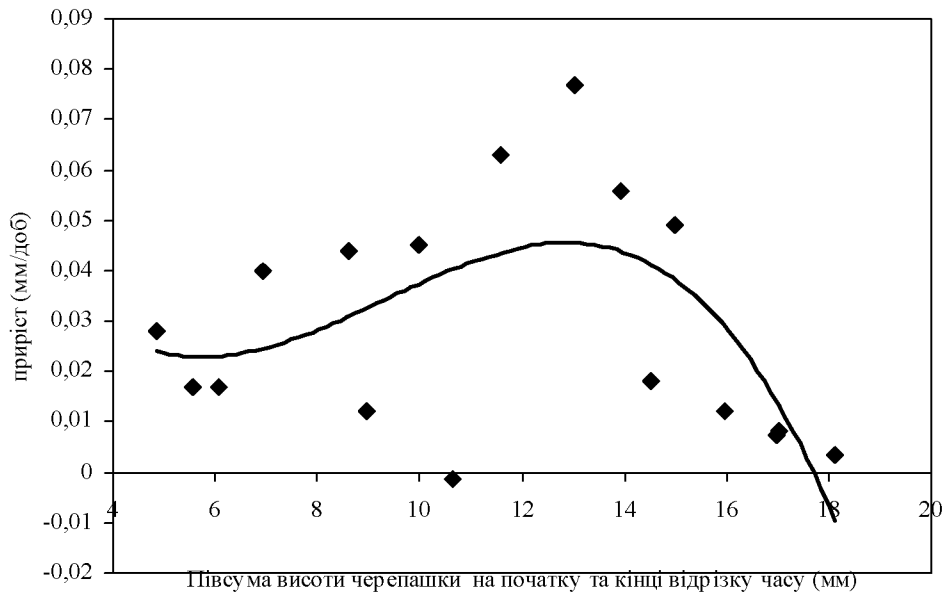


Рис. 1. Графік залежності приросту черепашок від їх висоти

Як показали наші попередні дослідження, у *B. cylindrica* відмічається 2 репродуктивних періоди [5] – початок червня та початок жовтня.

Спираючись на показники росту всіх розглянутих груп (див. табл. 1, 2, 3; 4), можна досить точно визначити період часу, необхідний для досягнення молоддю висоти черепашки від 3,5 до 4,5 мм. Черепашки з наведеними параметрами були використані для когортного аналізу росту першої розмірно-вікової групи. Цей період триває мінімум 108 днів. Якщо припустити, що у першу розмірно-вікову групу потрапили молюски осінньої генерації 2003 року, то їх ріст після народження тривав протягом незначного періоду часу (перша половина жовтня 2003 р., друга половина квітня 2004 р., травень 2004 р.) тобто, сприятливий для росту період складає не більш як 60 діб. Середня тривалість інкубаційного періоду *B. cylindrica* складає 37 діб [4]. Враховуючи цю складову, період, необхідний для розвитку особини з висотою черепашки до 4,5 мм, стає довшим мінімум до 145 діб. Більш реальним виглядає припущення, що молюски розглянутої розмірно-вікової групи представляють весінне покоління попереднього (2003) року. У такому разі для їх розвитку та росту використаний більш тривалий період (половина червня, липень, серпень, вересень, перша половина жовтня 2003 року, а також половина квітня та травень 2004 року), що складає приблизно 165 діб. Враховуючи період літньої діпаузи, який переживають молюски протягом липня та серпня, віднесення розмірно-вікової групи, яка розглядається, до осіннього покоління 2003 року виглядає реалістично.

Ріст молюсків першої розмірно-вікової групи простежено з 04.06.2004 р. по 25.09.2005 р. За цей період часу всі знайдені у природі молюски досягли статевої зрілості. Отже, для групи, що розглядається (весіння генерація), період, необхідний для досягнення статевої зрілості, складає у середньому 27 - 28 місяців (при цьому сприятливий для росту період складає протягом сезону активності - від 16 до 19 місяців). Окремі особини досягають статевої зрілості приблизно на півроку пізніше основної маси. Можливо, особини третьої розмірно-вікової групи є результатом генерації весни 2002 року. Якщо на графіку хронологічного росту (рис. 2) провести горизонтальну пряму від точки початку вивчення росту третьої розмірно-вікової групи (▲) до перетину з лінією росту особин першої розмірно-вікової групи (◆), то абсциса точки перетину вказуватиме терміни досягнення особинами першої групи середніх показників висоти черепашки, характерних для особин третьої групи (**) на початку експерименту ($\bar{X}=11,85\pm 0,07$ мм).

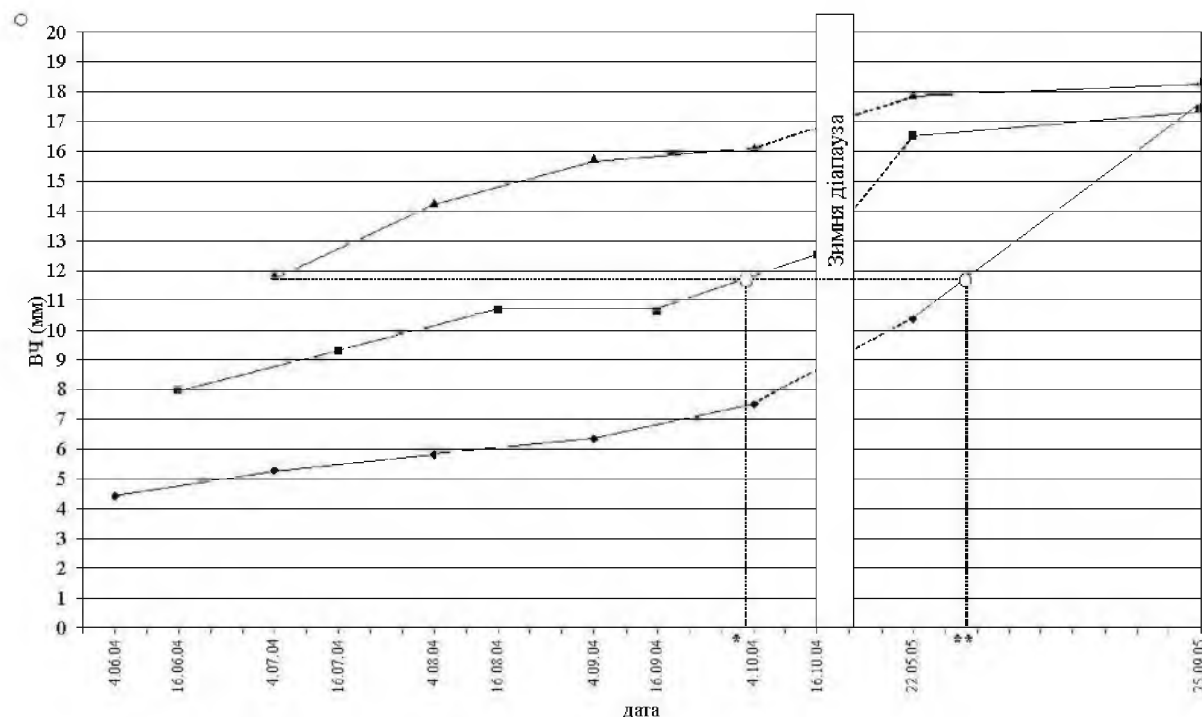


Рис. 2. Ріст моллюсків трьох розмірно-вікових груп (когортний аналіз)

Початок експерименту з вивчення росту особин третьої розмірно-вікової групи та час, коли вони досягли їхніх середніх показників висоти черепашки особинами першої групи припадають на кінець червня – початок липня (з різницею в один рік). У третій групі 04.09.2004 р. статевої зрілості досягли 13% особин з тих, що були знайдені. У межах цієї ж групи 04.10.2004 р. було знайдено 24% дорослих особин, а після закінчення зимньої діапаузи 22.05.2005 р. їх кількість досягла 52% від всіх знайдених моллюсків. Період досягнення статевої зрілості субадультними особинами третьої групи значно розтягнутий у часі та складає, щонайменше, 3–4 місяці періоду активності (від початку вересня до кінця червня).

При розгляді графіку росту моллюсків трьох розмірно-вікових груп складається враження, що всі три розмірно-вікові групи досягають статевої зрілості майже одночасно. З цього приводу слід зауважити, що 25.09.2005 нам вдалося виявити всього 5 особин із першої розмірно-вікової групи з 1000 особин, що були випущені у природу для експерименту. З них 4 особини досягли статевої зрілості. На ранніх етапах постембріонального розвитку виявляється високий рівень смертності моллюсків. Тому осінь 2005 року слід вважати початком досягнення статевої зрілості особинами з першої когорти, які є результатом репродукції весни 2003 р. за аналогією з термінами досягнення статевої зрілості особинами третьої розмірно-вікової групи, в якій статевозрілі особини з'являються восени 2004 р. (репродукція весни 2002 р). Незначна кількість особин з другої розмірно-вікової групи 22.05.2005 р. достигла статевої зрілості (13% знайдених). Ймовірно, до складу другої розмірно-вікової групи (■) потрапили особини осінньої генерації 2002 р., адже в цьому випадку терміни досягнення статевої зрілості зсуваються з осені на весну (див. рис. 2). Час досягнення особинами другої групи (*) середніх показників висоти черепашки третьої вікової групи (на початку експерименту) припадає на початок жовтня 2004 р. (абсциса точки перетину горизонтальної прямої, що відповідає середній висоті черепашки 11,85 мм, з кривою росту другої розмірно-вікової групи). Розміри черепашок третьої групи на початку експерименту (04.07.2004 р.) та черепашок другої групи на початку жовтня вірогідно не розрізнялися ($t=1,47$; $df=275$; $P>0,05$). Востаннє 28.10.2006 р було виявлено 8 особин живих моллюсків із третьої групи.

Висновки

1. Найбільші показники інтенсивності приросту черепашки особин *B. cylindrica* у континентальній частині ареалу характерні для ранніх стадій онтогенезу у моллюсків з

висотою черепашки 2,9 мм; 3,04 мм; 3,24 мм; 3,83 мм; 4,04 мм (3,4°; 1,8°; 1,7°; 1,6°; 1,7°; 1,8°, відповідно).

2. Найбільш інтенсивний ріст відбувається у ґрунті перед масовим виходом молоді на поверхню. Ріст молюсків у всіх розмірно-вікових групах відбувається нерівномірно, внаслідок чого, терміни досягнення статевої зрілості у кожній з двох генерацій тривають від 26 до 34 місяців.
3. Період реального росту значно коротший внаслідок наявності зимової та літньої діапauзу у життєвому циклі. Молюски весняних генерацій починають досягати статевої зрілості у вересні (26-27-й місяць життя) та молюски осінніх генерацій - у травні (у такому ж віці). Максимальна тривалість життя *B. cylindrica* на території проведення дослідів складає 51–52 місяці (4,25–4,33 роки).

Подальші дослідження особливостей росту особин *B. cylindrica* та інших видів наземних молюсків на тлі тенденції до значних змін клімату дозволять прогнозувати перспективи їх розселення та можливі зміни у життєвих циклах.

1. *Аналіз структури популяцій*. Навчальний посібник. / В.С. Шебанін, С.І. Мельник, С.С. Крамаренко, В.М. Ганганов. — Миколаїв: МДАУ, 2008. — 240 с.
2. *Бодемер У.* Современная эмбриология: Пер. с англ. / У. Бодемер. — М.: Мир, 1971. — 446 с.
3. *Вичалковська Н. В.* Сучасні проблеми та методи досліджень наземних молюсків // Мат-ли Всеукр. наук.-практ. конф. “Природничі науки в закладах освіти України: дослідження, впровадження та перспективи”. — Умань: Алмі, 2005. — С. 21—23.
4. *Вичалковська Н. В.* Репродуктивна стратегія наземного молюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) Північно-Західного Причорномор'я / Н.В. Вичалковська, С.С. Крамаренко // Вісн. Львів. ун-ту. Біол. — 2006. — Вип. 42. — С. 89—96.
5. *Вичалковская Н. В.* Сезонная изменчивость состояния половой системы наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) // VII Міжнар. біологічні читання: Зб. наук. праць. — Вип. 7. — Миколаїв: Вид-во МДУ. — 2007. — С. 144—150.
6. *Лакин Г.Ф.* Биометрия / Г.Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
7. *Мажуга П. М.* Проблемы биологии человека / П. М. Мажуга, Е. Н. Хрисанфова. — К.: Наук. думка, 1980. — 328 с.
8. *Cain A. J.* Ecology and ecogenetics of terrestrial mollusc populations // *Mollusca. Ecology.* — L.: Academic Press, 1983. — Vol. 6. — P. 597—647.
9. *Goss R.* Unsolved problems of growth. // In: *Regulat. Organ and tissue growth.* — New York; London, 1972. — P. 337—339.

N.V. Vychalkovskaya

Nikolaev National University, Ukraine

CHRONOLOGICAL GROWTH AND THE LIFE-SPAN OF THE LAND SNAIL *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (BULIMINIDAE) IN THE CONTINENTAL PART OF THE RANGE.

The peculiarities of chronological growth of the land snail *B. cylindrica* (Menke, 1828) are investigated in details at various stages of ontogenesis. It was determined that the chronological growth rapidity has a changeable character. Sexual maturity is attained at the age of 26 to 34 months. The maximum life-span of individuals is defined as 51-52 months.

Key words: land snails, *Brephulopsis cylindrica*, chronological growth, life-span, continental part of the range

Н. В. Вичалковская

Николаевский национальный университет, Украина

ХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ РОСТ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (BULIMINIDAE) В КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА.

Проведен детальний аналіз особливостей хронологічного росту наземного моллюска *B. cylindrica* (Menke, 1828) на різних стадіях онтогенеза. Було встановлено, що інтенсивність хронологічного росту носить змінливий характер. Полової зрілості моллюски досягають в