



УДК 594.32:577.7

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И РОСТ НЕКОТОРЫХ ГРЕБНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA) В ВОДОЕМАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Г.В. Березкина¹ и Е.С. Аракелова^{2*}

¹Смоленский государственный университет, ул. Пржевальского 4, 214000 Смоленск, Россия;
e-mail: gvberyoz1950@mail.ru

²Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: gambar@ea3784.spb.edu

РЕЗЮМЕ

Скорость роста у трех видов пресноводных гребнежаберных гастропод – *Bithynia tentaculata*, *Contectiana listeri* и *Viviparus viviparus* (Gastropoda: Pectinibranchia) – из разных водоемов европейской части России определялась по линиям прироста на раковине. Продолжительность жизненных циклов у представителей подкласса Pectinibranchia заметно превышает время жизни легочных моллюсков близких размеров. У *Bithynia tentaculata* (сем. Bithyniidae) она может составлять 4 года, у моллюсков сем. Viviparidae (*Contectiana listeri* и *Viviparus viviparus*) – 5–6 лет. Структура жизненных циклов и скорость роста особей у разных популяций одного вида зависит от температурного режима водоемов.

Ключевые слова: пресноводные моллюски, рост, жизненные циклы, европейская часть России, Pectinibranchia

THE LIFE-CYCLES AND GROWTH OF SOME COMB-BRANCHIAL MOLLUSCS (GASTROPODA: PECTINIBRANCHIA) IN THE PONDS OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

G.V. Beryozkina¹ and E.S. Arakelova^{2*}

¹Smolensk State University, Przewalsky Str. 4, 214000 Smolensk, Russia; e-mail: gvberyoz1950@mail.ru

²Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: gambar@ea3784.spb.edu

ABSTRACT

The life-cycles of three mollusc species, *Bithynia tentaculata*, *Contectiana listeri*, and *Viviparus viviparus* (Gastropoda: Pectinibranchia), from the different freshwater bodies of the European part of Russia were studied. The growth rates were determined from the analysis of morphometric characteristics of their shell. The maximum duration of the life-history of comb-branchial molluscs is larger, than that of freshwater pulmonate snails. The life-cycle of *Bithynia tentaculata* (Bithyniidae) may last 4 years. The duration of life of large molluscs of the family Viviparidae (*Contectiana listeri* and *Viviparus viviparus*) is 5–6 years. The structure of the life-cycles of different populations of the same species depends on the temperature regime in the waterbody.

Key words: freshwater molluscs, growth, life-cycles, European part of Russia, Pectinibranchia

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшими характеристиками любого вида являются продолжительность жизни особей и структура жизненного цикла, позволяющие через репродуктивные процессы поддерживать численность популяций на оптимальном (в конкретных условиях) уровне. К настоящему времени наиболее подробно закономерности протекания жизненных циклов гастропод изучены у пресноводных легочных моллюсков (Pulmonata: Lymnaeiformes). Продолжительность жизни исследованных представителей пяти семейств в водоемах европейской части России составляет 1 год у мелких или 2 – у крупных форм (Березкина и Старобогатов 1984, 1988). Большинство видов приступает к размножению уже в конце первого или в самом начале второго года жизни, отдельные виды – в возрасте 2–3 месяцев (Березкина и Старобогатов 1984, 1988). Продолжительность их репродуктивного периода в естественных условиях – от 1 месяца до 1 года. В последнем случае она составляет 1.5–2 месяца в начале и 2–2.5 месяца – в конце второго года жизни.

По сравнению с легочными моллюсками сведения о жизненных циклах пресноводных гребнежаберных моллюсков (Pectinibranchia) немногочисленны и противоречивы. Так, например, продолжительность жизни *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (Bithyniidae) ряд авторов (Boycott 1936; Frömming 1956; Lilly 1953; Vincent and Letourneau 1985) определяет в 2–3 года, тогда как другие (Козминский 2003; Сербина 2005) оценивают ее не менее чем в 4 года и даже в 5 лет. Выводы относительно продолжительности жизни европейских представителей семейства Viviparidae также неоднозначны. Для видов из родов *Viviparus* (Montfort, 1810) и *Contectiana* (Bourguignat, 1880) она составляет по одним сведениям 8–10 и даже более лет (Nazaу 1881; Franz 1938), по другим – только 4–6 лет (Fretter and Graham 1962; Bernardi de et al. 1976; Павлюченкова 1995). В связи с этим необходимо отметить, во-первых, что при определении продолжительности жизни многих гребнежаберных моллюсков, в отличие от легочных гастропод, количественный учет особей разных размеров на протяжении длительного периода не дает четкой картины. В популяции при продолжительности жизни свыше 2 лет размножающиеся особи разного возраста составляют одну относительно

компактную размерную группу из-за значительного замедления роста животных с наступлением половой зрелости и значительной индивидуальной изменчивости скорости роста. Во-вторых, существующие различия в представлениях о максимальном возрасте моллюсков естественны, поскольку на длительность жизненных циклов могут оказывать влияние как географическое положение и климатические особенности среды обитания, так и множество биотических и антропогенных факторов, отражающихся на трофности водоема и степени его загрязнения. Различия в случае с упомянутыми видами достаточно велики, что служит поводом для более пристального внимания к данной теме исследования.

При определении наибольшей продолжительности жизни особи (t_{max}) в какой-либо популяции необходимо иметь в виду, что до этого времени доживает малое количество особей. Наиболее приемлемым является отождествление наибольшей продолжительности жизни особи с возрастом, при котором от поколения, родившегося t_{max} единиц времени тому назад, в популяции остается одна особь (Алимов и Казанцева 2004). Уточнение особенностей истории жизни вида и представление о реальных пределах изменения сроков достижения максимальных размеров в природе имеет большое значение для прогностических моделей, позволяющих оценить возможность поддержания биоразнообразия и продуктивность видов в условиях глобального изменения климата и прессы урбанизации. С этой целью авторами проведена работа, которая заключалась в изучении роста по морфометрическим показателям раковины нескольких видов из подкласса Pectinibranchia, структуры репродуктивных циклов в естественных условиях и продолжительности жизни моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования были моллюски – представители речной и озерной фауны *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758), *Contectiana listeri* (Forbes et Hanley, 1835) (Viviparidae) и *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (Bithyniidae). Моллюски были собраны на р. Днепр и на оз. Кривое в районе г. Смоленск (54°47' с.ш., 31°55' в.д.), на оз. Рытое (Демидовский район Смоленской области: 55°30' с.ш., 31°47' в.д.), а также на р. Шохонка в г. Плес (Ивановская об-

Таблица 1. Гидрохимическая характеристика воды в местах обитания моллюсков в прибрежной зоне озер и р. Днепр.
Table 1. Hydrochemical indices of water at the habitat of molluscs in shallow zone of lakes and Dnepr River.

Характеристики водоемов (Characteristics of water bodies)	Водоемы (Water bodies)		
	оз. Рытое (Lake Rytoe)	оз. Кривое (Lake Krivoe)	р. Днепр (Dnepr River)
Ca ⁺⁺ , мг-ион/л (mg-ion/l)	30.06–34.14	15.03–16.83	52.64–64.13
Mg ⁺⁺ , мг-ион/л (mg-ion/l)	7.29–10.24	3.34–4.74	13.97–23.09
Общая жесткость, мг-экв/л (The total hardness, mg-equiv/l)	2.10–2.52	1.07–1.17	3.78–5.10
Общая щелочность, мг-экв/л (The total alkalinity, mg-equiv/l)	1.64–2.40	1.00–1.20	3.7–4.5
Общая кислотность, мг-экв/л (The total acidity, mg-equiv/l)	0–0.10	0–0.10	0.03–0.10
Перманганатная окисляемость, мгO ₂ /л (Permanganate oxidability, mgO ₂ /l)	8.72–9.68	10.40–12.56	7.76–12.16
Концентрация O ₂ , мг/л (Concentration O ₂ , mg/l)	7.4–11.0*	2.06–2.60	4.95–9.57
pH	7.0–8.5	6.0–7.5	7.0–7.5
Площадь зеркала, км ² (The area of a water body, km ²)	1.78**	0.02***	
Максимальная глубина, м (The maximum depth, m)	21**	3	

* Steffens 1997. ** Кремень 2001. *** Шкалик 2005. Другие данные для озер (Other data for lakes): Березкина, Старобогатов, 1988. Химический состав воды р. Днепр определен Березкиной в августе 1979 г. (Chemical composition of water of the Dnepr River was determined by Berezkina in August 1979).

ласть: 57°27' с.ш., 41°30' в.д.). Озера различаются по трофности и гидрохимическим характеристикам (Табл. 1). Оз. Рытое отнесено к мезотрофным (Кремень 2001), характеризуется значительной минерализацией воды и высокой концентрацией ионов Ca⁺⁺, нейтральной и слабощелочной реакцией среды, насыщенностью воды кислородом, ее замедленным и умеренным прогреванием из-за крупных размеров и значительной глубины. Южный, восточный и северный берега озера заросли лесом. Расположенное на открытом участке мелководное озеро Кривое – дистрофицирующее (Шкалик и др. 2005), зарастающее, со значительными иловыми отложениями на дне, интенсивным развитием растительности и заболачиванием берегов, с признаками закисления, с невысокими минерализацией и содержанием

ионов Ca⁺⁺, быстрым и на всех глубинах значительным прогреванием, низким насыщением воды кислородом.

Моллюски из оз. Рытое – *Contectiana listeri* и *Bithynia tentaculata* – собраны с юго-восточных прибрежных (до 50 см глубиной) песчано-илистых участков в зоне смешанных растительных ассоциаций, состоящих главным образом из тростника обыкновенного *Phragmites communis* Trinius, камыша озерного *Scirpus lacustris* (Linnaeus), хвоща топяного *Equisetum iluviatile* (Linnaeus), кубышки желтой *Nuphar luteum* Smith, кувшинки белой *Nymphaea alba* (Linnaeus). Эти же виды моллюсков из оз. Кривое собраны на северо-западных мелководных, не заболоченных участках прибрежной зоны, на глубинах до 50 см. Доминирующим растением в зоне сбора являются

ся элодея канадская *Eloдея canadensis* Richard et Michaux, реже представлены сусак зонтичный *Butomus umbellatus* (Linnaeus), частуха подорожниковая *Alisma plantagoaquatica* (Linnaeus) и осоки *Carex* sp. Представители речной фауны (*Viviparus viviparus*) собраны на р. Днепр и на р. Шохонка на слабо заиленных и каменистых участках дна, защищенных от сильного течения, на глубинах до 70 см.

Для определения возраста моллюсков из достаточно многочисленных проб, собранных в течение нескольких лет, были отобраны животные с наиболее крупной раковиной. Их морфометрические параметры получены при измерении высоты и ширины раковины и крышечки, высоты завитка, высоты и ширины устья, а также диаметра оборотов, соответствующих каждой из меток зимовки. Последние характеристики разного возраста животных наиболее удобны для сравнения, поскольку точное определение высоты раковины в моменты всех зимовок невозможно из-за ее турбоспиральной конструкции и значительного перекрытия первых оборотов последующими. На некорродированных раковинах подсчитывали общее число их оборотов. Крупные раковины моллюсков измеряли штангенциркулем, мелкие – окуляр-микрометром микроскопа МБС-9 с точностью до 0.1 мм.

Оценка максимального возраста животных проведена на основании учета меток зимовок, присутствующих на раковинах в виде рельефных линий. Обоснованность применения этого метода в определении возраста животных подтверждена многочисленными исследованиями на двусторчатых моллюсках и обсуждалась в литературе ранее (Алимов 1981). Для расчета параметров роста был применен метод Валфорда (Walford 1946). Полученные данные послужили основой для расчета уравнений Бергаланфи и кривых роста в онтогенезе. В расчетах использованы уравнения и формулы:

$D_{t+1} = a + b \cdot D_t$; $D_{\infty} = a/(1 - b)$; $k = -\ln b/\tau$; $t_{\max} = [\ln D_{\infty} - \ln (D_{\infty} - D_{\max})] / k$; $D_t = D_{\infty}(1 - e^{-kt})$, где: t – время, годы; τ – интервал времени между двумя измерениями, равный в данном случае 1 году; D_t и D_{t+1} – диаметр раковины ко времени t и $t + \tau$; D_{∞} – предельная величина диаметра раковины, к которой стремится при росте моллюск; a и b – коэффициенты линейного уравнения; k – константа роста, год⁻¹; D_{\max} – максимальный диаметр раковины.

В редких случаях абсолютная максимальная величина диаметра отдельных раковин превышала среднюю максимальную величину для всей их совокупности. В связи с этим при определении по формуле максимальной длительности жизни в расчеты вводилось среднее максимальное значение.

Моллюски семейства Viviparidae – живородящие. Эмбриональный период развития длится в среднем около года, и ювенильные особи, покидающие выводковую камеру, имеют довольно крупные размеры раковины. Диаметр раковины, при котором молодь покидает тело матери, соответствует размеру в конце первого (эмбрионального) года жизни. Ювенильный рост в природе в течение первого сезона также близок к экспоненциальному и, следовательно, при расчете параметров уравнений роста методом Валфорда не учитывался.

Оценка структуры репродуктивных циклов *Bithynia tentaculata* проведена на основе многолетних полевых наблюдений за временем появления кладок яиц и молоди в популяциях исследованных видов и по литературным данным (Березкина 1992; Козминский 2003). Статистическую обработку данных проводили стандартными биометрическими методами (Лакин 1973) и с использованием пакета анализа в программе Excel. Фотографии мелких раковин и крышечек сделаны с помощью фотоаппарата Canon Power Shot A520, объектив Canon Zoom Lens 4× (5.8–23.2 mm 1:2 6–5.5) в комплексе с микроскопом Leica MZ 7.5, крупных раковин – фотоаппаратом Sony Cyber-shot DSC-H50, объектив Carl Zeiss, Vario-Tessar (2.7–4.5 / 5.2–78). Для работы использовали также виды из малакологической коллекции ЗИН: *Viviparus duboisianus* Mousson, 1863: № 1 (5 экз., р. Оскол у Голубино, сборы Линдгольма, предположительно 1897–1898 гг.), № 36 (2 экз., р. Ока, затон Студенец; 27.02.1921); *V. viviparus* (Linnaeus, 1758): № 10 (3 экз., долина р. Голтва у дер. Михновка), № 66 (5 экз., река Волга, Курдюмский затон у г. Саратов, 12.08.1927, собрал предположительно Жадин), 84 (1 экз., р. Свислочь в окрестностях г. Минск, собрал Мотуз, июнь 1959); *V. pyramidatus* (Christophori et Jan, 1832): № 1 (1 экз., Швеция, коллекция Вестерлунда); *Contectiana contecta* (Millet, 1813): № 24 (3 экз., собрал Клессин у г. Могилев, 1880), № 45 (1 экз., р. Свяга у г. Симбирск, собрал Линдгольм, 06.05.1897?–1898?), № 59 (2 экз., г. Гдов Псковской области, коллек-

ция Линдгольма, 1902), № 63 (3 экз., собрал Исполатов в пойменном озере, окрестности г. Вятка, 11.07.1920); во всех случаях указано только число обследованных наиболее крупных раковин из пробы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост раковины у всех обсуждаемых видов моллюсков идет на протяжении почти всей жизни – интенсивно до наступления половой зрелости, медленнее в репродуктивный период, резко замедляется у старых животных и прекращается перед гибелью. Появление линий приостановки роста может быть результатом разных обстоятельств. Линии, обнаруженные на изученных раковинах, можно отнести к четырем видам: связанные с повреждением раковины, с колебаниями температуры на протяжении вегетационного сезона, с началом или интенсификацией размножения и обусловленные зимовкой. Травмы приводят к появлению неровных линий; ухудшение температурных условий летом и репродуктивные усилия вызывают развитие узких и неглубоких уплотнений. Линии, которые следует рассматривать как метки зимовок, разделяющие приросты разных вегетационных сезонов, – глубокие, четкие, обычно темные и хорошо различимые как на внешней поверхности тонкостенной раковины, так и изнутри при ее просвечивании (Рис. 1–3). Метки зимовок часто хорошо различимы и на крышечке (Рис. 4), хотя здесь при значительном

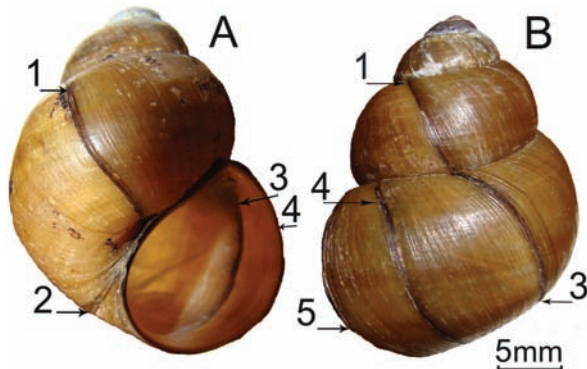


Рис. 1. Раковины *Viviparus viviparus*: А – вид спереди; В – вид сзади. 1, 2, 3, 4, 5 – метки зимовок.

Fig. 1. The shell of *Viviparus viviparus*: А – anterior view; В – posterior view. 1, 2, 3, 4, 5 – marks of winterings.

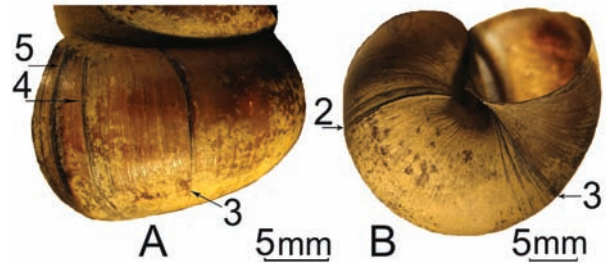


Рис. 2. Раковины *Contectiana listeri*: А – фрагмент последнего оборота раковины; В – вид снизу. 2, 3, 4, 5 – метки зимовок.

Fig. 2. The shells of *Contectiana listeri*: А – fragment of the last shell spire; В – ventral view. 2, 3, 4, 5 – marks of winterings.

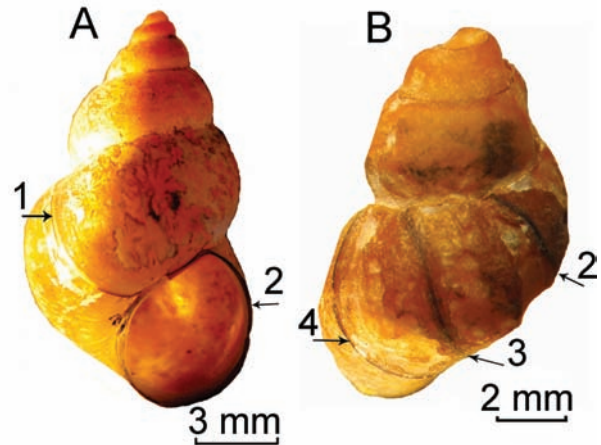


Рис. 3. Раковины *Bithynia tentaculata*: А – вид спереди; В – вид сзади. 1, 2, 3, 4 – метки зимовок.

Fig. 3. The shells of *Bithynia tentaculata*: А – anterior view; В – posterior view. 1, 2, 3, 4 – marks of winterings.

возрасте животных метки последних лет могут сливаться. Их количество и положение позволяет приблизительно определить возраст животного, и нередко, хотя и с долей ошибки, примерное время рождения особи или ее выхода из яйцевой капсулы. По результатам проведенных измерений раковин моллюсков из разных популяций были сделаны некоторые прогностические выводы относительно длительности жизни и количества зимовок (Табл. 2).

Репродуктивный цикл представителей семейства Bithyniidae в исследованных водоемах отличается тем, что период интенсивной откладки яй-

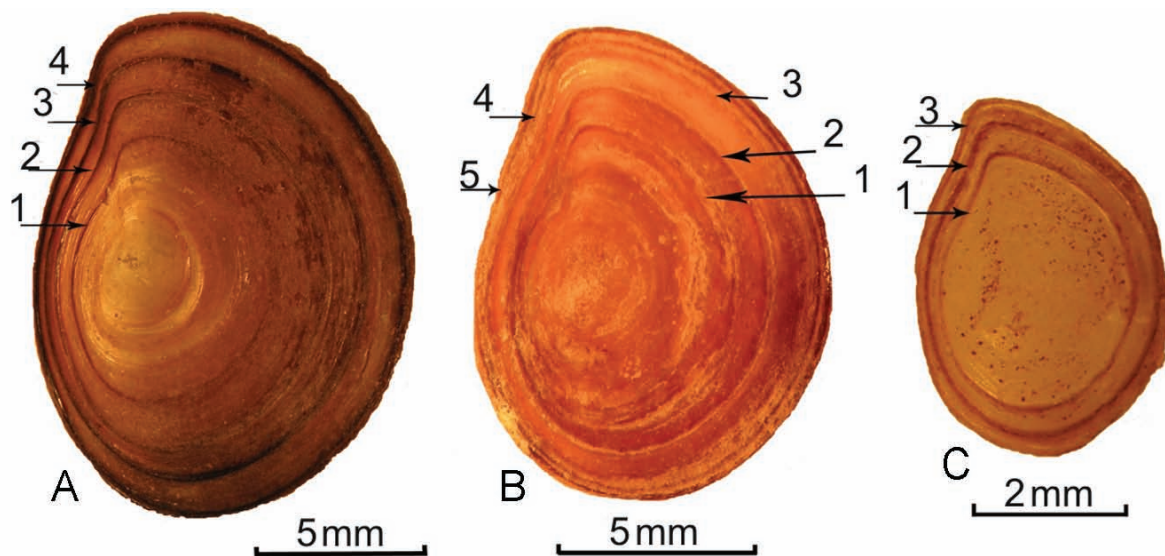


Рис. 4. Крышечки раковин: А – *Contectiana listeri*, В – *Viviparus viviparus*, С – *Bithynia tentaculata*. 1, 2, 3, 4, 5 – метки зимовок.
 Fig. 4. The shell lids: А – *Contectiana listeri*, В – *Viviparus viviparus*, С – *Bithynia tentaculata*. 1, 2, 3, 4, 5 – marks of winterings.

Таблица 2. Средняя высота раковины (L) и диаметры раковины после первой (D_1) и последней (D_{max}) зимовки у моллюсков из разных водоемов.

Table 2. Mean height of the shell (L) and shell diameters after the first (D_1) and the last (D_{max}) wintering in mollusks from different water bodies.

Вид (Species)	Место обитания (Habitat)	L, мм (mm)	Зимовки (Winterings)	$D_1 - D_{max}$, мм (mm)	n
<i>Bithynia tentaculata</i>	Оз. Кривое (Krivoe Lake)	10.72 ± 0.08	4	4.33–6.96	25
<i>Bithynia tentaculata</i>	Оз. Рытое (Rytoe Lake)	11.66 ± 0.34	4	3.16–8.25	11
<i>Contectiana listeri</i>	Оз. Кривое (Krivoe Lake)	30.88 ± 0.35	5	15.64–22.14	40
<i>Contectiana listeri</i>	Оз. Рытое (Rytoe Lake)	32.38 ± 0.80	6	13.35–22.9	17
<i>Viviparus viviparus</i>	Р. Днепр (Dnepr River)	24.06 ± 0.40	5–6	11.45–20.5	22
<i>Viviparus viviparus</i>	Р. Шохонка (Shokhonka River)	27.92 ± 0.40	5–6	11.51–20.3	18

цевых масс у половозрелых моллюсков, особенно в хорошо прогреваемом оз. Кривом, резко сдвинут на начало вегетационного сезона. Немногочисленные и мелкие кладки яиц во второй половине лета способны откладывать в основном молодые особи в возрасте чуть более года. Молодь, вышедшая из поздних кладок, до начала первой зимовки увеличивается в размере незначительно. Яйцекладка у таких подросших следующим летом моллюсков возможна, скорее всего, только в конце второго года жизни после второй зимовки. Примерно такую же картину наблюдали авторы в других пойменных водоемах в окрестностях г. Смоленск (Березкина 1992), а также Козминский (2003) в водоемах г. Санкт-Петербурга. Наибольший прирост раковины у животных обеих популяций *Bithynia tentaculata* имеет место в первый год их жизни – в теплый период после выхода молодых особей из яйцевых капсул, происходящего чаще в июне, и следующих после первой зимовки весны и начала лета. Возможно, торможение скорости роста во время завершения постэмбрионального ювенильного роста, близкого по типу к экспоненциальному, и отмечено линией, но у битиний она практически совмещена с линией первой зимовки. Последующее замедление темпов роста обусловлено завершением полового созревания и началом размножения. Следовательно, аппроксимация данных по росту раковины с момента выхода из кладки и до достижения максимальных размеров единым линейным уравнением невозможна. Поэтому для расчета графическим способом Валфорда максимальной продолжительности жизни *B. tentaculata* были использованы морфометрические данные, характеризующие возраст, а именно – количество линий приостановки роста, обозначенные нами как метки зимовок, и соответствующие им диаметры раковины.

Анализ структуры раковин и измерения диаметров оборотов, ограниченных линиями приостановки роста, использовались для расчета уравнений зависимости между линейными размерами в моменты времени t и $t + \tau$, где τ – шаг времени между измерениями, равный 1 году. Согласно полученным данным, уравнения для *B. tentaculata* из оз. Кривое: $D_{t+1} = (0.204 \pm 0.023)D_t + (5.645 \pm 0.14)$ ($r^2 = 0.55$, $n = 65$, $P = 0.05$) и озера Рытое: $D_{t+1} = (0.476 \pm 0.057)D_t + (4.11 \pm 0.34)$ ($r^2 = 0.72$, $n = 29$, $P = 0.05$) (Рис. 5). Средняя продолжительность жизни моллюсков равна соответственно 2.9

и 3.7 годам. Полученные результаты свидетельствуют о достоверных различиях в длительности жизненных циклов у двух популяций из разных водоемов.

Представители семейства Viviparidae отличаются от представителей предыдущего семейства как большими размерами, так и живорождением. Постэмбриональный рост моллюсков наиболее интенсивен в первые два вегетационных сезона – в первый год жизни и в начале второго, а в некоторых случаях может захватывать и третий теплый сезон. У большинства особей *Contectiana listeri*, как и у *Bithynia tentaculata*, размножение начинается весной, вследствие чего линия зимовки и линии приостановки роста из-за начала размножения совпадают. У *Viviparus viviparus* характер нарастания линий несколько отличается, поскольку закладка и рождение потомства растянуты на весь теплый сезон. Особенности прироста раковины свидетельствуют о завершении полового созревания к концу второго вегетационного сезона или в начале третьего (возраст 1+ или почти 2 года).

У *Contectiana listeri* раковины крупных моллюсков, как и их крышечки, имеют максимально пять или шесть линий сезонных остановок роста. В выборке из оз. Кривое примерно 50% моллюсков от общего их количества имели максимальное количество линий, соответствующее пяти зимовкам, но шесть меток не обнаружены ни на одной раковине. Популяция в оз. Рытое, судя по 6 меткам зимовок на раковинах (30% наблюдавшихся случаев), живет на один год больше, чем в оз. Кривое, хотя на крышечке у многих из них последние две метки не разделены.

Расчеты показали, что линейные уравнения роста *C. listeri* из двух озер, выраженные в виде функциональной связи $D_{t+1} = f(D_t)$, различаются достоверно ($t = 3.06$, $df = 125$, $P < 0.01$) по значениям коэффициентов: озеро Кривое – $D_{t+1} = (0.498 \pm 0.024) D_t + (11.41 \pm 0.46)$ ($r^2 = 0.74$, $n = 158$); оз. Рытое – $D_{t+1} = (0.633 \pm 0.028) D_t + (8.48 \pm 0.54)$ ($r^2 = 0.86$, $n = 82$) (Рис. 6).

Максимальная длительность жизни по индивидуальным уравнениям у моллюсков из оз. Кривое равна 5.2, а из озера Рытое – 6.1 лет. Эти расчетные значения максимального возраста близки к наблюдаемым по меткам зимовок. Приросты раковины *C. listeri* у разных особей обеих популяций и в разные годы существенно варьируют, но во всех случаях наибольший прирост раковины и

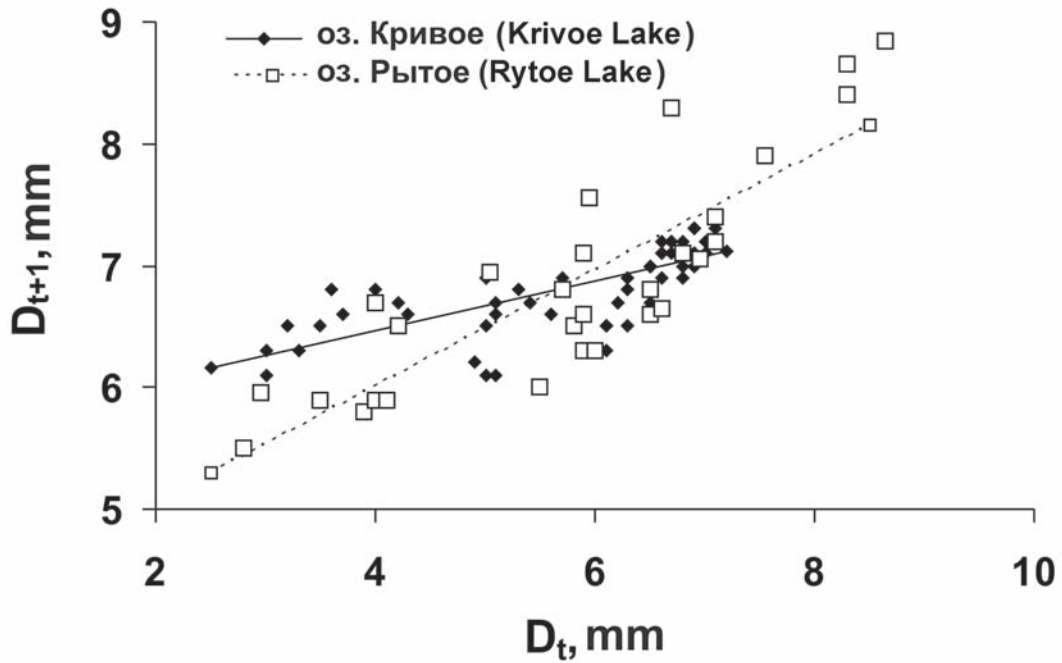


Рис. 5. Линейная связь между диаметрами раковин *Bithynia tentaculata* из разных популяций в моменты времени t и $t+1$.
 Fig. 5. The linear correlation between shell diameters of *Bithynia tentaculata* from different populations at time points t and $t+1$.

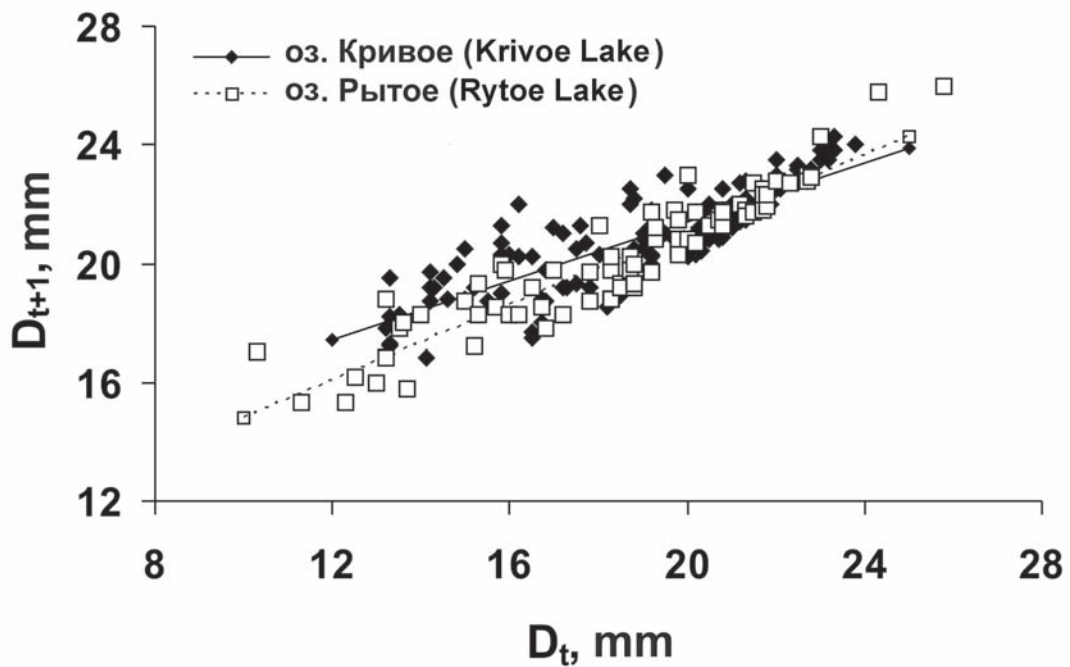


Рис. 6. Линейная связь между диаметрами раковин *Contectiana listeri* из разных популяций в моменты времени t и $t+1$.
 Fig. 6. The linear correlation between shell diameters of *Contectiana listeri* from different populations at time points t and $t+1$.

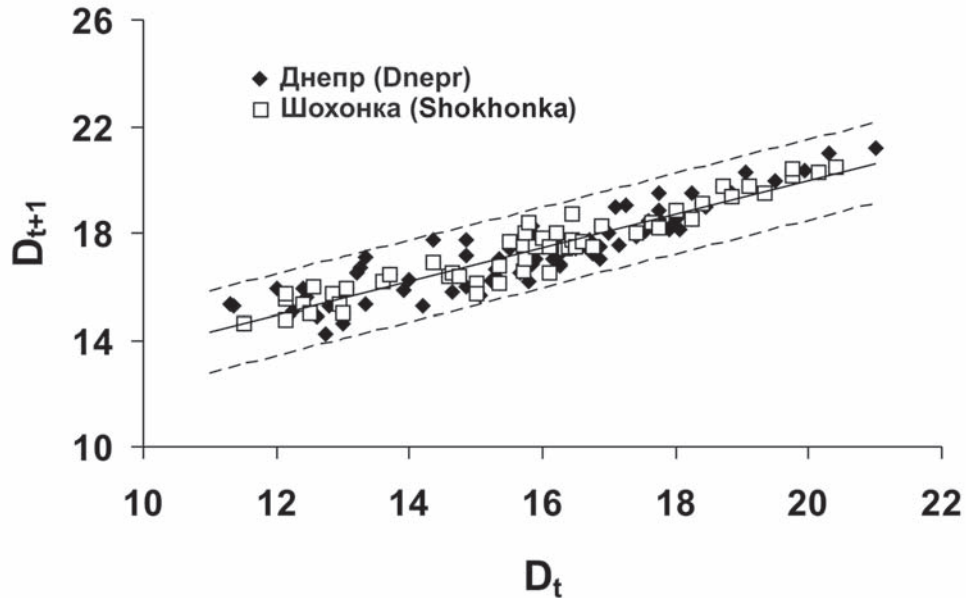


Рис. 7. Общая для двух популяций *Viviparus viviparus* линейная связь между диаметрами раковин в моменты времени t и $t+1$. Пунктиром проведены границы доверительного интервала ($P < 0.05$) для всей совокупности данных.

Fig. 7. The linear correlation between shell diameters at time points t and $t+1$ common for two populations of *Viviparus viviparus*. The dotted lines show the limits of the confidence interval ($P < 0.05$) for whole data set.

крышечки отмечен на протяжении всего первого года жизни независимо от пола моллюска. Вместе с тем в популяции оз. Кривое молодые моллюски в первый вегетационный сезон выросли намного больше по сравнению с популяцией оз. Рытое, что подтверждается различиями в достигнутых параметрах ($t_d = 3.909$). Это отражается на конечном среднем максимальном размере раковины – у *C. listeri* из оз. Рытое и из оз. Кривое, соответственно $D_{max} = 21.71 \pm 1.28$ ($n = 17$) и $D_{max} = 22.27 \pm 0.95$ ($n = 40$). Неодинаковую картину роста можно объяснить разным временем появления молоди в этих популяциях из-за температурных различий и разной продолжительностью роста в первое лето жизни. В оз. Кривое молодь появляется уже в конце апреля–начале мая, причем массово, тогда как в популяции оз. Рытое рождение молоди растянуто с мая по июнь, а иногда и по июль. Из-за этого во втором случае очень существенны вариации параметров раковины к началу первой зимовки. Однако в последующие вегетационные сезоны прироста раковины у животных из обеих выборок примерно одинаковые. В популяции оз. Рытое образование первых яйцевых капсул в теле самок половозрелых (двухлетних и старше) мол-

люсков длится главным образом с конца мая и по июль, тогда как у моллюсков из оз. Кривое оно завершается уже к концу июня (Березкина 2006). В целом для двух популяций тело матери молодые моллюски покидают при максимальном диаметре раковины 8.1 мм и числе оборотов 3.75–4.0. Максимально отмеченное число оборотов раковины у самых крупных животных – чуть более 6.0.

Как и для двух предыдущих видов, для живородки *Viviparus viviparus* длительность жизненного цикла визуальнo определена прежде всего по подсчету линий зимовок на раковине, где для большинства моллюсков обеих популяций удалось обнаружить 4 (реже 5), на единичных раковинах – максимум 6 меток зимовки (Табл. 2). Следовательно, судя по меткам зимовок в выборках моллюски могут доживать до 5–6 лет. Сравнение данных для двух популяций по t -критерию показало отсутствие достоверных различий в показателях роста ($t = 0.23$, $df = 114$, $P > 0.05$), что позволило объединить данные и аппроксимировать их единым уравнением: $D_{t+1} = (0.631 \pm 0.024) D_t + (7.33 \pm 0.39)$ ($r^2 = 0.85$, $n = 123$) (Рис. 7).

Максимальная продолжительность жизни, определенная из уравнения роста, общего для

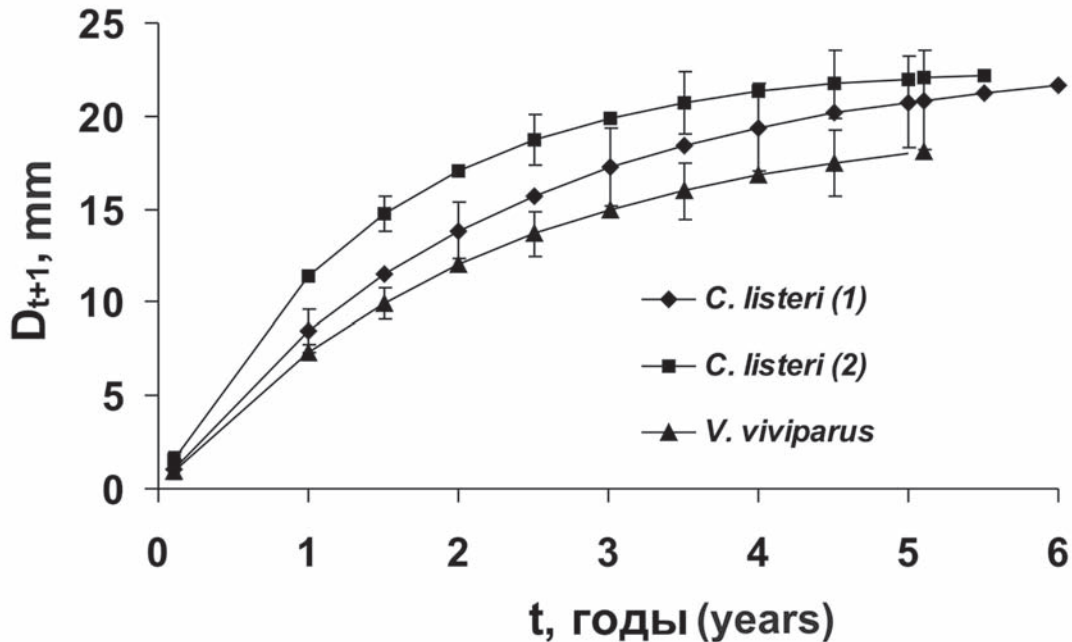


Рис. 8. Кривые роста диаметра раковины *Contectiana listeri* из озера Рытое (1) и озера Кривое (2) и *Viviparus viviparus*.
 Fig. 8. The growth curves of shell diameter of *Contectiana listeri* from the Rytoe Lake (1) and the Krivoe Lake (2) and *Viviparus viviparus*.

двух популяций, совпадает практически во всех случаях с количеством меток, по которым можно судить о жизненном цикле моллюсков, и составляет примерно 5 лет.

Таким образом, характер нарастания диаметра раковины у моллюсков в разных популяциях сходный (Рис. 8). Вместе с тем, сроки размножения различаются и отмечены в р. Днепр как более ранние. В популяции р. Шохонка моллюски приступают к размножению в начале третьего теплого сезона (2 метки зимовки на раковине), тогда как в популяции р. Днепр первые яйцевые капсулы можно обнаружить у некоторых самок уже в конце второго лета, т.е. в начале второго года жизни, а весной третьего сезона уже все лишённые паразитов самки имеют в матке небольшое число яйцевых капсул. В момент выхода из тела матери молодь *V. viviparus* в популяции р. Днепр имеет диаметр раковины около 5.1 мм, в популяции р. Шохонка – 5.6 мм; число оборотов в раковинах одинаковы в обеих популяциях и равно 2.75–3.0. Максимальное число оборотов раковины у наиболее крупных животных приближается к 6.0, но

чаще составляет 5.5–5.75. У обоих видов семейства Viviparidae после наступления половой зрелости рост раковины у самцов более выражен и на протяжении теплого сезона протекает равномернее, чем у самок, что, возможно, обусловлено меньшими пластическими и энергетическими тратами на размножение у особей мужского пола.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность жизни – одна из важнейших характеристик любого вида, определяющая его жизненную стратегию и продукционные возможности. В онтогенезе моллюсков максимальный возраст определяется внутренним биологическим временем, которое ограничено периодом от рождения до смерти и совпадает с физическим временем в момент завершения жизненного цикла (Алимов и Казанцева 2005). Проведенные исследования показали, что продолжительность постэмбриональной жизни у представителей разных видов подкласса Pectinibranchia неодинакова и во всех рассмотренных выше случаях достигает

у мелкого вида 3–4 года, а у крупных – 6, а возможно и более лет. Это намного превышает продолжительность жизни пресноводных легочных гастропод. Несколько длиннее у восточноевропейских видов подкласса *Pectinibranchia* и период полового созревания: он продолжается не менее года, вследствие чего весьма обычной является откладка яйцевых масс в начале, а нередко и в конце второго года жизни.

Рост моллюсков в значительной степени индивидуален, что особенно свойственно видам и популяциям с растянутым в пределах вегетационного сезона периодом размножения. Вместе с тем, общие закономерности роста раковины у изученных гастропод сходны и в главном совпадают с закономерностями роста многих других пойкилотермных животных. Как и во многих других случаях, независимо от дефинитивных размеров, он наиболее интенсивен в ювенильный период, который для исследованных моллюсков приходится на первый и второй вегетационный сезоны, соответствующие первым двум годам жизни. Далее, после достижения репродуктивного возраста, он замедляется, но не прекращается почти до конца жизни. Вместе с тем в естественных условиях ювенильный рост по длительности у *Pectinibranchia* более продолжителен, чем у *Lymnaeiformes* таких же размеров.

Удлинение жизненных циклов и периода ювенильного роста у гребнежаберных моллюсков в сравнении с легочными отчасти можно объяснить различиями в метаболизме, в том числе и в соотношении энергетического и пластического обмена. В настоящее время у моллюсков, как и других эктотермных организмов (Bulow 1970; Buckley et al. 1984), различия в скорости роста на каждом из этапов роста могут быть определены на молекулярном уровне по соотношению РНК/ДНК, которые, как известно, ответственны за синтез белка в клетке и генетическую информацию в ней. В целом несмотря на то, что в некоторых случаях скорость потребления кислорода у переднежаберных моллюсков уступает по величине таковой у легочных (von Brand et al. 1948; Аракелова 1986), энергетический обмен зависит от массы живого организма, а не от систематического положения или таксономических особенностей. В то же время, уровень обмена зависит от активности вида, связанной с движением и трофическим статусом. Пресноводные гребнежаберные как малопод-

вижные донные детритоидные менее активны по сравнению с приуроченными к воздушно-водной среде легочными, которые к тому же являются активными грейзерами. Вследствие различий в скорости онтогенеза *Pectinibranchia* приступают к размножению несколько позже по сравнению с *Lymnaeiformes* таких же размеров и имеют менее высокую относительную скорость репродукции. В результате гарантией воспроизводства популяций становится сохранение достаточно продолжительных жизненных и, соответственно, репродуктивных циклов.

Следует обратить внимание и на различия в структуре жизненных циклов у популяций, обитающих в водоемах с различным температурным режимом. Так, у *Contectiana listeri* и *Bithynia tentaculata* из оз. Рытое (крупное мезотрофное озеро с умеренным прогреванием воды) снижение температурного фона в вегетационные сезоны меняет сроки размножения и развития и удлиняет период полового созревания моллюсков по сравнению с моллюсками, обитающими в оз. Кривое – мелководном, рано и хорошо прогреваемом. Вследствие обитания в проточных водоемах с пониженной температурой воды репродуктивные процессы у *Viviparus viviparus* протекают несколько иначе, чем у *Contectiana listeri* – обитателей стоячих водоемов: у первых на протяжении теплого сезона формирование яйцевых капсул происходит несколькими (часто тремя) порциями, рождение молоди также растянуто на весь теплый сезон; у *C. listeri* закладка новой генерации происходит в конце весны – начале лета, как и рождение сформировавшегося потомства. Таким образом, анализ популяционных данных показал, что у *Pectinibranchia*, как и у *Lymnaeiformes*, снижение температурного фона в весенне-летний период существенно изменяет структуру репродуктивных циклов.

Заметные различия в максимально достигаемом возрасте моллюсками двух популяций (как *Bithynia tentaculata*, так и *Contectiana listeri*) в разных водоемах можно объяснить также различиями температурного режима в местах обитания. Более продолжительное и интенсивное прогревание воды в оз. Кривое удлиняет ежегодный активный период у моллюсков и ускоряет их рост, что в итоге приводит к укорочению общего времени жизни особей. Наоборот, популяция в оз. Рытое использует более короткий теплый период с

умеренными фоновыми температурами, что сдерживает процессы обмена веществ и рост особей и приводит к удлинению их жизни.

Основываясь на различиях между максимальными размерами раковин *Bithynia tentaculata* и *Contectiana listeri* из озер Кривое и Рытое, можно предположить, что, кроме температуры, непосредственное влияние на рост оказывает гидрохимический режим озер и, в частности, содержание ионов Ca^{++} . Очевидно, что оз. Рытое по сравнению с оз. Кривое в экологическом отношении более благоприятно сказывается на состоянии популяций гидробионтов благодаря большей минерализации воды, что имеет особое значение для моллюсков, раковина которых содержит в своем составе значительное количество кальция.

Результаты изучения структуры самых крупных раковин европейских популяций Viviparidae из отдельных проб малакологической коллекции ЗИН (*Contectiana contecta* – пробы 24, 45, 59, 63; *Viviparus viviparus* – пробы 10 и 84; *V. pyramidatus* – проба № 1) в целом совпадают с нашими данными, подтвердившими присутствие на раковинах моллюсков максимального количества меток, соответствующего шести зимовкам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность академику А.Ф. Алимову (ЗИН) за ценные советы при обсуждении материалов работы. Авторы благодарны также двум анонимным рецензентам за критические замечания по содержанию и оформлению статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. 1981.** Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **96**: 1–248.
- Алимов А.Ф. и Казанцева Т.И. 2004.** Основные количественные характеристики популяции и связь между ними. *Журнал общей биологии*, **65**: 3–18.
- Алимов А.Ф. и Казанцева Т.И. 2005.** Некоторые представления о соотношении между физическим и биологическим временем у животных. *Журнал общей биологии*, **65**: 3–12.
- Аракелова Е.С. 1986.** Интенсивность обмена у брюхоногих моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **148**: 71–85.
- Березкина Г.В. 1992.** Некоторые особенности размножения моллюсков семейства Vithyniidae (Gastropoda: Prosobranchia). Рукопись депонирована в ВИНТИ 14.10.92, № 2969–В92: 1–9.
- Березкина Г.В. 2006.** Размножение некоторых Viviparidae в условиях европейской части России // А.П. Стадниченко и др. (ред.). Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища, **2**. ЖДУ ім. І. Франка, Житомир: 23–26.
- Березкина Г.В. и Старобогатов Я.И. 1984.** Жизненные циклы некоторых пресноводных пульмонат в центральных районах европейской части СССР // Н.М. Чернова и др. (ред.). Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза, **2**. Витебский государственный педагогический институт им. С.М. Кирова, Витебск: 203–205.
- Березкина Г.В. и Старобогатов Я.И. 1988.** Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **174**: 1–306.
- Козминский Е.В. 2003.** Сезонная динамика размножения и репродуктивные показатели *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Зоологический журнал*, **82**: 325–331.
- Кремень А.С. 2001.** Озера // В.А.Шкалик (ред.). Природа Смоленской области. Смоленск, Универсум: 159–169.
- Лакин Г. Ф. 1973.** Биометрия. М. Высшая школа, 344 с.
- Павлюченкова О.В. 1995.** Физиология размножения и жизненные циклы моллюсков семейства Viviparidae (Gastropoda Pectinibranchia) // Н.Д. Круглов и др. (ред.). Чтения памяти проф. В.В. Станчинского, **2**. Смоленский государственный педагогический институт, Смоленск: 175–178.
- Сербина Е.А. 2005.** Особенности размножения битиний (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae). *Сибирский экологический журнал*, **2**: 267–278.
- Шкалик В.А., Ерашов М.А. и Борисовская И.А. 2005.** Особо охраняемые природные территории Смоленской области. Смоленск, Универсум: 464 с.
- Brand von T., Nolan M.O. and Mann E.R. 1948.** Observations on the respiration of *Australorbis glabratus* and some other aquatic snails. *The Biological Bulletin*, **95**: 199–213.
- Bernardi R. de, Ravera O. and Oregioni B. 1976.** Demographic structure and biometric characteristics of *Viviparus ater* Cristofori and Jan (Gastropoda: Prosobranchia) from lake Alserio (Northern Italy). *The Journal of Molluscan Studies*, **42**: 310–318.
- Boycott A. E. 1936.** The habitats of fresh-water Mollusca in Britain. *The Journal of Animal Ecology*, **5**: 116–186.
- Buckley L.J., Turner S.I., Halavik T.A., Smigielski A.S., Drew S.M. and Laurence G.C. 1984.** Effects of temperature and food availability on growth, survival and RNA-DNA ratio of larval sand lance (*Ammodytes americanus*). *Marine Ecology Progress Series*, **15**: 91–97.

- Bulow F.G. 1970.** RNA-DNA ratios as indicators of recent growth rates of a fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **27**: 2343–2349.
- Franz V. 1938.** Die europäische Flußdeckelschnecke (*Viviparus fasciatus*) in starkem Strom des Njemen. *Archiv für Molluskenkunde*, **70**: 9–30.
- Fretter V. and Graham A. 1962.** British prosobranch mollusks. Their functional anatomy and ecology. Ray Society, London, 757 p.
- Frömming E. 1956.** Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. Duncker & Humboldt, Berlin, 313 p.
- Hazay J. 1881.** Die Molluskenfauna von Budapest mit besonderer Rücksichtnahme auf die embryonalen und biologischen Verhältnisse ihrer Vorkommnisse. II. Biologischer Theil. Zur Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Land- und Süßwasser Mollusken. *Malakozoologische Blätter*, **4**: 1–187.
- Lilly M.M. 1953.** The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). *Proceedings of the Malacological Society of London*, **30**: 87–110.
- Steffens E. 1997.** Water quality analysis of the lakes of the national park Smolensk Lakeland. В кн.: Н.Д. Круглов и др. (Ред.). Проблемы разработки региональной модели устойчивого развития. (К 5-летию создания национального парка «Смоленское Поозерье»). 1. Смоленский государственный педагогический институт, Смоленск: 430–435.
- Vincent B. and Letourneau C. 1985.** Variations inter-populations de la structure d'âge et de la croissance du Prosobranch *Bithynia tentaculata* L. *Canadian Journal of Zoology*, **63**: 1345–1353.
- Walford L.A. 1946.** A new graphic method of describing growth of animals. *Biological Bulletin*, **90**: 141–147.

Представлена 9 ноября 2009; принята 3 февраля 2010.