

Значение перекрестного оплодотворения и самооплодотворения для сохранения стабильности популяций доминирующего (*Lymnaea stagnalis*) и редкого (*Stagnicola corvus*) видов пресноводных легочных моллюсков

А. П. ГОЛУБЕВ¹, А. С. ХОМИЧ¹, Д. В. АКСЕНОВ-ГРИБАНОВ^{2, 3}, Ю. А. ЛУБЯГА²,
Ж. М. ШАТИЛИНА^{2, 3}, Ю. А. ШИРОКОВА², О. А. БОДИЛОВСКАЯ¹

¹Международный государственный экологический институт
им. А. Д. Сахарова Белорусского государственного университета
220070, г. Минск, ул. Долгобродская, 23/1
E-mail: algiv@rambler.ru

²НИИ биологии ФГБОУ ВО «ИГУ»
664003, Иркутск, ул. Ленина, 3
E-mail: zhshatilina@gmail.com

³Байкальский исследовательский центр
664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 21
E-mail: brc@contact@gmail.com

Статья поступила 16.10.2018

После доработки 08.02.2019

Принята к печати 12.02.2019

АННОТАЦИЯ

В лабораторном потомстве *Lymnaea stagnalis* и *Stagnicola corvus*, происходящем от особей из водоемов с разными уровнями антропогенного загрязнения, определены параметры роста и размножения посредством перекрестного оплодотворения (ПО) и самооплодотворения (СО). Размножение посредством СО приводит к увеличению предрепродуктивного возраста, снижению плодовитости, доли размножающихся особей и скорости роста численности популяций. С увеличением уровня загрязнения материнских водоемов способность к СО у *L. stagnalis* значительно снижается. *S. corvus* по сравнению с *L. stagnalis* отличается пониженной способностью к СО, что может являться одной из важнейших причин его низкой численности в природных водоемах.

Ключевые слова: перекрестное оплодотворение, самооплодотворение, *Lymnaea stagnalis*, *Stagnicola corvus*, рост и воспроизводство, загрязнение водоемов, адаптации.

Легочные моллюски – один из доминирующих таксонов макрозообентоса в биоте большинства континентальных водоемов. От со- стояния их сообществ во многом зависит стабильность и устойчивость всей экосистемы водоемов. Однако возрастающее антропогенное

загрязнение континентальных водоемов негативно сказывается на состоянии сообществ малакофауны. В настоящее время до 25 % видов пресноводных легочных моллюсков европейской фауны находится в списках редких и исчезающих видов тех или иных стран [Голубев, Мищенко, 2011]. В большинстве случаев – это стенобионтные виды со специфическими требованиями к среде обитания. В то же время ряд эврибионтных видов легочных моллюсков успешно адаптируется к существованию в неблагоприятных условиях среды.

Одним из важнейших факторов адаптации легочных моллюсков как гермафродитных видов к существованию в условиях значительных колебаний численности их популяций является наличие у них наряду с перекрестным оплодотворением (ПО, норма размножения у большинства видов) его вынужденной формы – самооплодотворения (СО), которое имеет место при длительном отсутствии партнера по копуляции [Jarne, Charlesworth, 1993]. Благодаря СО, даже небольшое число выживших моллюсков способно достаточно быстро (за 1–2 поколения) восстановить численность популяции.

Влияние способа размножения на параметры роста и воспроизводства у пресноводных легочных моллюсков, определяющие скорость роста численности их природных популяций (выживаемость, возраст начала размножения, плодовитость), изучено достаточно подробно; однако полученные результаты достаточно противоречивы. У большинства видов в потомстве от СО по сравнению с потомством от ПО отмечено существенное снижение плодовитости и выживаемости особей, а также увеличение возраста начала размножения [Jarne, Delay, 1990; Golubev et al., 1996; Escobar et al., 2011]. Поскольку СО у легочных моллюсков – аналог близкородственного скрещивания у двуполовых видов, это является проявлением инбредной депрессии [Escobar et al., 2008]. У других видов определенного негативного воздействия СО на перечисленные показатели не выявлено [Doums et al., 1998; Tian-Bi et al., 2008], причем даже в нескольких последовательных поколениях от СО [Tuan, Simões, 1998].

Логично предположить, что различия в проявлениях инбредной депрессии в потомстве от СО у разных видов легочных мол-

люсков являются возможными причинами разной степени их адаптивного потенциала и возможности массового широкого распространения. Для проверки этой гипотезы нами проведены сравнительные исследования параметров роста и размножения особей при ПО и СО у двух близкородственных видов из семейства Lymnaeidae – большого прудовике *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), широко распространенном и доминирующем в сообществах малакофауны многих водоемов, и сравнительно редком болотном прудовике *Stagnicola corvus* (Gmelin, 1791).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемые виды. *Lymnaea stagnalis* – эврибионтный космополитный вид, распространенный во всей Евразии и Северной Америке, за исключением арктических регионов, в Карибском бассейне (Венесуэла) и Австралии [Budha et al., 2010]. Обитает преимущественно в литоральной зоне стоячих или медленно текущих водоемов, на илисто-песчаных грунтах и зарослях полупогруженной растительности, где часто является доминирующим по биомассе видом в сообществах малакофауны. Способен существовать в водоемах с высокими уровнями индустриально-бытового, теплового и радиационного загрязнения [Golubev et al., 2011].

Напротив, *Stagnicola corvus* имеет достаточно ограниченный ареал, простирающийся от Британских островов и атлантического побережья Европы до бассейнов рек Черного и Балтийского морей и от юга Скандинавского полуострова до Передней Азии. Встречается в ограниченном числе водоемов, преимущественно на литорали озер и в зарастающих речных старицах. Его численность повсеместно очень низка по сравнению с *L. stagnalis* [Jakubic et al., 2014]. По критериям Международного союза охраны природы *S. corvus* имеет охранный статус LC (Least Concern, т. е. вызывающий наименьшие опасения). Тем не менее этот вид включен в Красную книгу Чехии [Prie et al., 2011].

Водоемы вылова моллюсков. Исследования проведены на лабораторных популяциях исследуемых видов, происходящих из особей природных популяций, отобранных из ряда водоемов Беларуси и Российской Федерации

с разными формами и уровнями антропогенного загрязнения.

В их числе: водоемы в белорусском секторе ближней (15-километровой) зоны радиационного загрязнения Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) – озеро Персток (сбор *L. stagnalis*), Борщевское затопление (сбор *S. corvus*) и затока Припяти (сбор *L. stagnalis*), с очень высоким, средним и низким уровнями радиационного загрязнения соответственно [Golubev et al., 2011]. В зоне ЧАЭС с момента аварии (26.04.1986) не ведется никакой хозяйственной деятельности, поэтому другие формы антропогенного загрязнения исследованных водоемов в настоящее время отсутствуют.

Теплый сбросной канал (сбор *L. stagnalis*) водоема-охладителя Березовской ГРЭС (Беларусь). Температура воды в канале в летний период достигает 30–33 °С, что близко к верхнему критическому уровню для пресноводных беспозвоночных [Nguyen et al., 2011].

Мелиоративный канал (сбор *L. stagnalis*), расположенный в агроландшафте вблизи Березовской ГРЭС. Отличается естественным терморегимом и достаточно чистой водой, однако в настоящее время находится в стадии деградации вследствие зарастания полуводной растительностью и накопления на дне значительного количества иловых отложений.

Река Свислочь (сбор *L. stagnalis*) в черте г. Минска, сильно загрязненная промышленными и коммунально-бытовыми стоками (Беларусь).

В качестве контрольных (незагрязненных) водоемов взяты:

Участок озера Нарочь (сбор *L. stagnalis*) в курортной зоне Национального парка «Нарочанский» (Беларусь).

Пойменный водоем (сбор *L. stagnalis*), связанный с р. Ангара, в рекреационной зоне г. Иркутска (Российская Федерация).

Определение параметров роста и воспроизводства. Половозрелых особей, отловленных в летний период, сразу же доставляли в лабораторию, где их содержали по 10–15 особей в емкостях объемом 10 л. Плотность популяций исследуемых видов в период отлова была достаточно высокой. Поэтому есть все основания предположить, что яйцеклетки в синкапсулах, которые моллюски начали производить в лаборатории уже через 3–5 сут после отлова, были оплодотворены посредством ПО.

В организме легочных моллюсков период от начала оогенеза и до вымета синкапсул длится не менее 30–40 сут [Березкина, Старобогатов, 1988]. Поэтому самые уязвимые начальные стадии онтогенеза особей, использованных в эксперименте (сперматогенез, оогенез, оплодотворение яйцеклеток и начало дробления яиц), прошли в природных водоемах под непосредственным воздействием соответствующих негативных факторов внешней среды.

Для экспериментов использованы синкапсулы с числом эмбрионов в пределах 30–45. Группы особей, вышедших из одной синкапсулы (семьи), подращивали в этих сосудах до возраста 1,5–2 нед (высота раковины 3–3,5 мм). Затем из каждой семьи отбирали группы из 5 особей, которых помещали в сосуды с объемом воды 1 л, а также 3 особи, которых помещали поодиночке в сосуды с объемом воды 0,2 л. Таким образом, на каждую особь при групповом и индивидуальном выращивании приходился равный объем воды. Следует отметить, что даже в разреженных природных популяциях *L. stagnalis* размножается преимущественно посредством ПО [Puurtinen et al., 2007]. Поэтому особи, содержащиеся в эксперименте в группах в ограниченном объеме воды, размножались посредством ПО, а поодиночке – посредством СО. Для *S. corvus* аналогичные данные отсутствуют, но с большой долей уверенности можно допустить такую же ситуацию и для этого вида.

Избранное количество моллюсков при групповом выращивании (5 особей) объясняется обнаружением у *L. stagnalis* эффекта Кулиджа, т. е. изменения числа спариваний особей в группе с увеличением их численности. У *L. stagnalis* максимальное число спариваний в расчете на одну особь наблюдается в группах численностью 4–5 особей, а при ее изменении в обе стороны число спариваний снижается [Koene, Ter Maat, 2007]. Поэтому такая численность групп в эксперименте позволяет выявить максимальный репродуктивный потенциал *L. stagnalis* при размножении посредством ПО.

Оставшихся особей из каждой семьи помещали в отдельные резервные сосуды объемом 4 л. Особей, погибших в групповых сосудах, заменяли особями сходных размеров из соответствующих резервных сосудов, а погибших в индивидуальных сосудах, независимо от их размеров, заменяли только заведомо неполо-

возрелыми особями размерами, не превышающими 5–7 мм.

Период выращивания продолжался 8–9 мес., от августа – сентября до апреля – мая следующего года. Это приблизительно соответствует средней длительности двух сезонов вегетации в водоемах умеренной зоны, разделенных продолжительным осенне-зимним периодом, т.е. среднемаксимальной продолжительности жизни обоих видов [Березкина, Старобогатов, 1988]. Корм (свежие листья салата) задавали с избытком. Смену воды проводили не реже 2 раз в неделю. Температура воды в период эксперимента изменялась в пределах 17–20 °С.

Всех особей периодически взвешивали на электронных весах Kern ALS-220 с точностью до 0,1 мг. Выметанные ими кладки удаляли из сосудов для подсчета яйцевых капсул. Затем кладки культивировали поодиночке в отдельных сосудах для определения выживаемости эмбрионов, находившихся в яйцевых капсулах. По этим данным рассчитывали средние значения и стандартные отклонения (σ) следующих параметров в каждой серии экспериментов:

- возраст (D_g) и масса особей при вымете ими первой синкапсулы (W_g , начало овипозиции) и в конце эксперимента (W_d , дефинитивная масса);

- доля размножающихся моллюсков в общем числе половозрелых особей (g). Поскольку при групповом содержании *L. stagnalis* размножается почти исключительно посредством ПО, то первые кладки, произведенные в группах, скорее всего, являются результатом копуляции двух самых крупных особей. Если масса каких-либо особей, выращенных в группе, в конце эксперимента (W_d) была меньше минимальной массы ($W_{g \min}$) в паре из двух самых крупных особей в этой группе на момент начала овипозиции ($W_{di} < W_{g \min}$), такие особи считались неразмножавшимися;

- суммарная плодовитость (F), или общее число яйцевых капсул, произведенных одной особью за период эксперимента. При расчетах средних F при одиночном и групповом содержании использованы данные для всех особей, в том числе и неразмножавшихся;

- выживаемость эмбрионов (S_e) и ювенильных особей (D_j).

Достоверность различий между средними значениями перечисленных показателей в потомстве от обоих способов размножения

определена по непараметрическому критерию Манна – Уитни. Различия считались статистически значимыми при $p < 0,05$. Все расчеты произведены в программе Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования моделируют вполне реальную экологическую ситуацию. В природных популяциях исследуемых видов в силу ряда причин произошло значительное снижение их численности, в результате чего выжили лишь немногие ювенильные особи. Одна их часть, достигнув половой зрелости, сумела найти партнеров по копуляции и начала размножаться посредством ПО. Оставшиеся, не найдя половых партнеров, были вынуждены размножаться посредством СО.

В потомстве от СО обоих видов во всех линиях выявлена инбредная депрессия, выразившаяся в снижении доли размножающихся одиночных особей и в увеличении возраста начала овипозиции (таблица). Напротив, выживаемость эмбрионов в кладках исследуемых видов от обоих способов размножения практически не различалась, при этом у *L. stagnalis* этот показатель достигал 99 %, а у *S. corvus* – только 69–71 %. Выживаемость ювенильных особей обоих видов во всех сериях экспериментов также оставалась весьма высокой – свыше 95 %.

В экспериментах с *L. stagnalis* снижение значений g в наибольшей степени характерно для особей из линии Свислочи. Из пяти экспериментальных групп этой линии размножение отмечено только в трех ($g = 0,60$), а из 14 одиночных особей – только у одной ($g = 0,071$). При этом плодовитость единственной размножавшейся одиночной особи за период эксперимента составила только 143 яйца, что значительно ниже аналогичных показателей для одиночных особей из остальных линий *L. stagnalis*. Столь же низкой плодовитостью отличались и особи данной линии, выращенные в группах.

Получение кладок от особей из р. Свислочь даже в лаборатории оказалось серьезной проблемой. За почти месячный период (конец июля – середина августа) содержания группы половозрелых моллюсков в оптимальных условиях от них удалось получить только 5 кладок с числом яиц, достаточным для исполь-

Параметры жизненного цикла в лабораторных линиях *Lymnaea stagnalis* и *Stagnicola corghis*, происходящих из водоемов с разными уровнями и формами антропогенного загрязнения

Вид животных, водоем	Выращивание	Число особей/группы	g	$D_g \pm \sigma$, сут	$W_g \pm \sigma$, мг	$W_d \pm \sigma$, мг	$F \pm \sigma$, число яйцевых капсул \times особь ⁻¹	S_e , %	$S_{j_{cr}}$, %
<i>L. stagnalis</i> , оз. Персток	Индивидуальное	18	0,619	171 \pm 36	2466 \pm 988	2983 \pm 403	236 \pm 392	0,99	0,43
	Групповое	6	1,0	155 \pm 33	1845 \pm 550	1886 \pm 195	250 \pm 497	0,99	0,40
<i>L. stagnalis</i> , р. Припять	Индивидуальное	18	0,833	205 \pm 30	2160 \pm 680	2450 \pm 708	161 \pm 193	0,99	0,63
	Групповое	6	1,0	150 \pm 36	1678 \pm 493	1828 \pm 531	182 \pm 89	0,99	0,56
<i>L. stagnalis</i> , Теплый канал	Индивидуальное	14	0,50	225 \pm 19	2593 \pm 530	2653 \pm 792	240 \pm 304	0,99	0,42
	Групповое	3	1,0	119 \pm 12	2094 \pm 359	1541 \pm 43	171 \pm 31	0,99	0,59
<i>L. stagnalis</i> , Мелиоративный канал	Индивидуальное	14	0,643	214 \pm 25	2801 \pm 600	3224 \pm 518	244 \pm 284	0,99	0,41
	Групповое	3	1,0	129	1893 \pm 140	1385 \pm 18	107 \pm 17	0,99	0,94
<i>L. stagnalis</i> , р. Свислочь	Индивидуальное	14	0,071	153*	2226*	2171 \pm 293	14 \pm 38	0,99	7,22
	Групповое	5	0,60	141 \pm 7	1112 \pm 254	1001 \pm 364	37 \pm 71	0,99	2,70
<i>L. stagnalis</i> , оз. Нарочь	Индивидуальное	18	0,944	197 \pm 16	2062 \pm 430	3370 \pm 837	536 \pm 308	0,99	0,19
	Групповое	6	1,0	188 \pm 21	1390 \pm 279	1894 \pm 452	193 \pm 306	0,99	0,54
<i>L. stagnalis</i> , р. Ангара	Индивидуальное	24	0,917	130 \pm 9	2609 \pm 580	2997 \pm 408	320 \pm 236	0,99	0,30
<i>S. corghis</i> , Борщевское затопление	Индивидуальное	9	0,333	285 \pm 3	1202 \pm 69	1282 \pm 224	129 \pm 221	0,68	1,14
	Групповое	4	0,86	110 \pm 9	538 \pm 66	769 \pm 316	679 \pm 169	0,71	0,20

Примечание: g – доля размножающихся моллюсков в общем числе половозрелых особей; D_g – возраст особей при вымете или первой синкапсулы; W_g – масса особей при вымете или первой синкапсулы; W_d – масса особей в конце эксперимента; F – суммарная плодовитость; S_e – выживаемость эмбрионов; $S_{j_{cr}}$ – критическая выживаемость ювенильных особей. σ – стандартное отклонение, * – данные для единственной размножавшейся особи; жирный шрифт – различия средних значений параметра при индивидуальном и групповом выращивании достоверны при уровне значимости $p < 0,05$.

зования в эксперименте. Напротив, получение необходимого для экспериментов количества кладок от моллюсков обоих видов, отловленных в остальных водоемах, никакой проблемы не составило.

У одиночных особей обоих видов из всех линий отмечено увеличение среднего возраста начала овипозиции (D_g) по сравнению с особями, выращенными в группах. Во многих случаях различия по средним D_g для одиночных особей и групп оказались статистически значимыми ($p < 0,05$). Задержка размножения у одиночных особей вполне обычна для пресноводных легочных моллюсков, поскольку она отмечена в большинстве подобных исследований [Jarne, Delay, 1990; Golubev et al., 1996; Escobar et al., 2011]. Считается, что одиночные особи не вкладывают ресурсов в размножение, пока риск произвести менее жизнеспособное потомство не уравновесится риском вообще не встретить партнера по копуляции до конца жизненного цикла [Selander, Kayfman, 1973].

Однако если у *L. stagnalis* задержка размножения у одиночных особей изменялась в среднем от 9 сут (линия Нарочи) до 106 сут (линия Теплого канала), то у *S. corvus* из линии Борщевского затопления этот показатель возрастал до 175 сут. При этом особи *S. corvus*, содержащиеся в группах, начали размножаться уже к возрасту 3–3,5 мес. при массе тела 450–580 мг. Напротив, одиночные особи данного вида начали размножаться при значительно большей массе – в среднем 1200 мг, хотя все они уже к возрасту 4–4,5 мес. достигли минимальной массы особей, размножавшихся в группах.

Средняя плодовитость особей при одиночном и групповом содержании во всех линиях *L. stagnalis* различалась недостоверно ($p > 0,1$), хотя в большинстве линий отмечена тенденция к снижению средней плодовитости одиночных особей. Наивысшей плодовитостью отличались одиночные особи из незагрязненных водоемов – Нарочи и Ангары, у них же и отмечены наивысшие значения g (более 0,90). Близкие значения ($g = 0,883$) имеют и одиночные особи из линии затоки Припяти, где радиационное загрязнение к настоящему времени снизилось до естественного уровня [Golubev et al., 2011]. Значения g для одиночных особей

из линий, происходящих от популяций из водоемов с разными формами антропогенного загрязнения (оз. Персток, теплый и мелиоративный каналы), находятся в промежуточных пределах – от 0,50 до 0,65.

У *L. stagnalis* также отмечено существенное измельчение половозрелых особей (W_g и W_d), содержащихся в группах, по сравнению с одиночными особями. В ряде линий эти различия оказались статистически значимыми ($p > 0,1$). У гидробионтов такое замедление роста обычно объясняется специфическим воздействием метаболитов разных особей, накапливающихся в ограниченном объеме воды [Шварц и др., 1976]. Поэтому оно вряд ли имеет место в их разреженных природных популяциях. Напротив, в экспериментах с *S. corvus* средние значения W_d при одиночном и групповом выращивании различались статистически незначимо ($p > 0,05$). Снижение средних значений W_d по сравнению с W_g в группах *L. stagnalis* из линий теплого и мелиоративного каналов обусловлено преимущественной смертностью самых крупных особей в конце эксперимента.

По сравнению с *L. stagnalis*, способность *S. corvus* к размножению посредством СО значительно снижена. Из девяти экспериментальных одиночных особей *S. corvus* размножение отмечено только у трех ($g = 0,33$), что значительно ниже, чем во всех линиях *L. stagnalis*, за исключением линии Свислочи. При этом средняя плодовитость *S. corvus* при групповом содержании была существенно выше, чем в группах *L. stagnalis*, даже в линиях из чистых водоемов – Нарочи и Ангары. Наряду с этим выживаемость эмбрионов в кладках *S. corvus* от ПО составляет не более 85 %, тогда как в кладках *L. stagnalis* из всех водоемов она достигала 95–99 %. Напротив, средняя плодовитость одиночных особей *S. corvus* была достоверно ниже, чем у содержащихся в группах моллюсков ($p < 0,01$).

Средняя масса новорожденных особей *S. corvus* (не более 2 ч после выхода из кладок) изменялась в пределах 0,18–0,24 мг. Это значительно меньше таковой у *L. stagnalis* из разных лабораторных линий – в пределах 0,30–0,65 мг. Очевидно, смертность мелкой новорожденной молодежи *S. corvus* в природных условиях выше, чем более крупной молодежи *L. stagnalis*.

Интегральным показателем адаптивных возможностей природных популяций является удельная скорость роста их численности:

$$r = \frac{\ln R_0}{T},$$

где R_0 – отношение численности дочернего и материнского поколений; T – время генерации [Pianka, 2011].

В нашем случае r можно приближенно рассчитать согласно [MacArthur, Connell, 1966]:

$$r = \frac{\ln(S_e \cdot S_j \cdot F)}{0,5(D_g + D_f)}, \quad (1)$$

где F – средняя плодовитость особей материнского поколения за жизненный цикл; S_e и S_j – соответственно выживаемость произведенных ими эмбрионов и ювенильных особей, выраженных в долях от единицы; D_g – средний возраст особей в начале овипозиции; D_f – их средний возраст по окончании периода размножения, что в данном случае соответствует концу эксперимента. В наших экспериментах с *L. stagnalis* средние значения D_f составили $\approx 1,2D_g$, с одиночными особями с *S. corvus* – $D_f \approx 1,05D_g$, а с группами *S. corvus* – $D_f \approx 2D_g$.

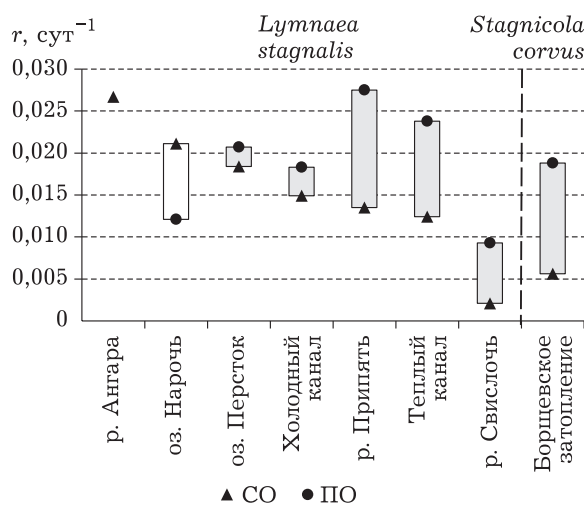
По средним значениям соответствующих параметров жизненного цикла (см. таблицу) согласно (1) рассчитаны значения r для исследу-

дованных популяций обоих видов при разных способах размножения. Значения S_j во всех случаях приняты равными 0,1, что соответствует 90%-й смертности ювенильных особей. Это значительно выше реальной смертности ювенильных особей в наших экспериментах (не более 5%), однако ближе к реальным ее значениям в природных водоемах, особенно при снижении уровня воды, что приводит к массовой гибели в сообществах малакофауны литоральной зоны. Поэтому расчеты по приближенной к реальным значениям ювенильной смертности позволяют провести сравнительную оценку потенциальных возможностей роста разных природных популяций модельных видов при обоих способах размножения.

При ранжировании лабораторных линий *L. stagnalis* по величине r при размножении посредством СО от большего к меньшему (рисунок) наивысшие показатели отмечены у линий, происходящих от популяций из оз. Нарочь и р. Ангары, взятых нами в качестве контрольных (незагрязненных) водоемов – 0,0211 и 0,0267 сут⁻¹ соответственно. Наименьшим r (0,0021 сут⁻¹) характеризовалась лабораторная линия, происходящая от особей из самого загрязненного из исследованных нами водоемов – р. Свислочь. Значения r для остальных исследованных линий *L. stagnalis*, происходящих из водоемов со сравнительно низкими уровнями антропогенного загрязнения (водоемы зоны ЧАЭС, теплый канал Березовской ГРЭС, мелиоративный канал), находятся в промежуточных пределах – от 0,0124 до 0,0184 сут⁻¹.

Значения r у лабораторных линий *L. stagnalis* при размножении посредством ПО не выявили столь четкой связи с уровнями загрязнения водоемов. Однако и в данном случае минимальные (0,0093 сут⁻¹) показатели отмечены у лабораторной линии Свислочи. Максимальное значение r (0,0275 сут⁻¹) отмечено у лабораторной линии, происходящей от особей из затоки р. Припять в зоне ЧАЭС, радиационное загрязнение которой и обитающих там моллюсков уже к 2007 г. снизилось до естественного (доаварийного) уровня [Golubev et al., 2011].

Значение r для *S. corvus* при размножении посредством ПО (0,0188 сут⁻¹), несмотря на высокую эмбриональную смертность, не уступает таковым для большинства популяций *L. stagnalis* из незагрязненных водо-



Значения удельной скорости роста численности популяций (r), рассчитанные по данным, приведенным в таблице, для *Stagnicola corvus* (из Борщевского затопления) и *Lymnaea stagnalis* (из остальных водоемов) при размножении посредством самооплодотворения (СО) и перекрестного оплодотворения (ПО)

емов. Напротив, значение r у *S. corvus* при размножении посредством СО ($0,0056 \text{ сут}^{-1}$) превысило аналогичный показатель только у популяции *L. stagnalis* из загрязненной р. Свислочь. Это в первую очередь обусловлено как длительной задержкой размножения у одиночных *S. corvus*, так и низкими значениями их средней плодовитости и эмбриональной выживаемости. Поэтому и значение r для *S. corvus* при размножении посредством СО оказалось достаточно высоким.

Исходя из (1), легко рассчитать критическую выживаемость ювенильных особей ($S_{j\ cr}$, %), при которой $r = 0$. Очевидно

$$S_{j\ cr} = \frac{1}{S_e \cdot F} \cdot 100 \% \quad (2)$$

Максимальные значения $S_{j\ cr}$ (см. таблицу) во всех линиях *L. stagnalis*, за исключением линии Свислочи, существенно ниже 1 %. При этом в линиях Нарочи и Ангары при размножении посредством СО значения r остаются положительными, даже когда $S_{j\ cr}$ не превышают 0,2–0,3 %, что соответствует катастрофической смертности ювенильных особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительная оценка репродуктивного потенциала популяций исследованных видов моллюсков при разных способах размножения показала, что значения удельной скорости роста их численности (r), за исключением популяции *L. stagnalis* из оз. Нарочь, при размножении посредством СО существенно ниже, чем при размножении посредством ПО (см. рисунок). Это в первую очередь обусловлено существенной инбредной депрессией у самооплодотворяющихся особей, выразившейся в увеличении возраста начала размножения и снижении индивидуальной плодовитости (см. таблицу).

Тем не менее способность к СО у *L. stagnalis* в значительной степени определяется характером и уровнем антропогенного загрязнения природных водоемов, в которых они обитают. Так, в лабораторном потомстве от особей из незагрязненных оз. Нарочь и р. Ангара доля размножившихся одиночных особей (g) достигала соответственно 0,944 и 0,917. Напротив, в потомстве этого вида от особей из сильно загрязненной р. Свислочь при одиночном содержании

размножалась лишь одна особь ($g = 0,071$). Для потомства от особей из водоемов со средними уровнями антропогенного загрязнения этот показатель характеризуется промежуточными, но достаточно высокими значениями.

Наивысшие значения удельной скорости роста (r) установлены для популяций *L. stagnalis* из незагрязненных водоемов – оз. Нарочь и р. Ангара. В популяции *L. stagnalis* из оз. Нарочь значение r при размножении посредством СО было даже выше, чем при ПО. Критическая выживаемость ювенильных особей ($S_{j\ cr}$) при ПО у этой популяции составила 0,54 %, тогда как при СО – она снижалась до 0,19 %.

Нами ранее показано, что даже при катастрофической смертности молоди (до 97–99 %) в природных популяциях *L. stagnalis* размножение посредством СО способно обеспечивать их нормальное воспроизводство по меньшей мере в течение 10–12 последовательных поколений [Golubev et al., 2013]. За такой длительный период времени в отдельные годы условия среды могут стать достаточно благоприятными для популяции *L. stagnalis*. Это вызовет снижение смертности молоди и будет способствовать быстрому росту численности популяции и переходу ее на преимущественное размножение посредством ПО, что позволит избавиться от негативного воздействия инбредной депрессии на выживаемость и плодовитость особей.

Таким образом, размножение посредством СО у *L. stagnalis* является важным фактором сохранения существования природных популяций этого вида в условиях постоянной и высокой элиминации, типичной для популяций всех видов легочных моллюсков, обитающих в небольших континентальных водоемах с нестабильными и непредсказуемыми условиями среды.

Однако этот фактор является эффективным лишь в водоемах со сравнительно низкими уровнями антропогенного загрязнения, подтверждением чему является очень низкий уровень r при размножении посредством СО у популяции *L. stagnalis* из сильно загрязненной р. Свислочь. Причиной этого является, в первую очередь, резкое уменьшение доли размножающихся особей, что, скорее всего, обусловлено накоплением в генофонде популяций рецессивных мутаций, вызванное хрониче-

ческим воздействием антропогенного загрязнения. Размножение посредством СО как аналог близкородственного скрещивания приводит к увеличению степени гомозиготизации генома особей. Это, в свою очередь, способствует фенотипическому проявлению негативного эффекта мутантных, как правило, рецессивных генов [Charlesworth, 2003] на репродуктивный потенциал популяции. Поэтому для моллюсков из Свислочи значение $S_{j\ cr}$ при размножении посредством ПО составило 2,7 %, а при размножении посредством СО этот показатель возрастал до 7,22 % (см. таблицу).

Напротив, средний возраст начала овипозиции у *L. stagnalis* из Свислочи при обоих способах размножения оказался более низким, чем у большинства других исследованных популяций данного вида. Исходя из (1), это можно рассматривать как адаптивный механизм, позволяющий в определенной степени компенсировать снижение плодовитости данной популяции, обусловленное загрязнением среды ее обитания.

Наряду с этим у популяции *L. stagnalis* из Свислочи по сравнению с популяцией из Нарочи отмечена активизация синтеза стрессовых (металлодепонирующих) белков-металлотионеинов, а также возрастание активности ряда ферментов системы антиоксидантной защиты [Gnatishina et al., 2011]. Функция металлотионеинов заключается в связывании в клетках двухвалентных металлов, в том числе ртути, свинца, мышьяка и др., в результате чего последние теряют свои токсичные свойства. Отсюда рост концентрации металлотионеинов является индикатором высокого содержания тяжелых металлов в организмах моллюсков, поглощаемых ими из воды и донных отложений водоемов. Ферменты антиоксидантной системы участвуют в нейтрализации повреждающего воздействия свободных радикалов, которые непрерывно образуются в клетках при воздействии стрессовых факторов разной природы, прежде всего – загрязнителей водоемов.

Таким образом, популяция *L. stagnalis* в сильно загрязненной р. Свислочь существует на нижней границе своих адаптивных возможностей в условиях хронического стресса, который оказывает негативное воздействие как на биохимические параметры особей, так и на репродуктивный потенциал популяции.

При этом *L. stagnalis* среди пресноводных легочных моллюсков выделяется повышенной стойкостью к загрязнению среды. По шкале сапробности он относится к β -мезосапробным видам, тогда как большинство видов пресноводных легочных моллюсков, в том числе и *S. corvus*, являются олигосапробными видами [Zelinka, Marvan, 1961]. Очевидно, такие виды более уязвимы, чем *L. stagnalis*, к воздействию загрязнения среды.

Повышенный уровень радиационного загрязнения оз. Персток оказал определенное негативное воздействие на репродуктивный потенциал местной популяции *L. stagnalis*. Это выразилось в существенном снижении доли размножающихся одиночных особей и увеличении возраста начала их овипозиции по сравнению с популяцией *L. stagnalis* из затоки Припяти со значительно более низким уровнем радиационного загрязнения. Летом 2014–2015 гг. поглощенная доза внутреннего ионизирующего облучения от радионуклидов, инкорпорированных в организмах моллюсков, в Борщевском затоплении составляла $4,0 \mu\text{Гр}\cdot\text{ч}^{-1}$, а в оз. Персток – $14,9 \mu\text{Гр}\cdot\text{ч}^{-1}$ [Миронов и др., 2015, 2016]. Согласно критериям Международной комиссии по радиационной защите, такие дозы считаются безопасными для популяций пойкилотермных животных. Тем не менее они могут вызывать определенные негативные изменения на молекулярно-генетическом уровне [Numerical benchmarks..., 2008].

Однако в целом, судя по значениям r и $S_{j\ cr}$ при ПО и СО (см. рисунок и таблицу), природные популяции *L. stagnalis* из водоемов зоны ЧАЭС находятся в стабильном состоянии. Показательно, что и вариабельность ключевых биохимических параметров энергетического и углеводного обмена у *L. stagnalis* из оз. Персток не отличалась существенным образом от таковой у особей этого вида из участка слабозагрязненной р. Припять, находящегося выше по течению от зоны радиационного загрязнения ЧАЭС [Gnatyshyna et al., 2012].

Редкий в водоемах зоны ЧАЭС вид *S. corvus* в наших экспериментах показал значительно меньшую по сравнению с *L. stagnalis* способность к размножению посредством СО, что соответствующим образом сказалось на расчетных значениях скорости роста его популяций (r). Значения r у этого вида

при размножении посредством ПО оказались вполне сопоставимыми с аналогичными показателями для большинства популяций *L. stagnalis*. Напротив, значения r у *S. corvus* при размножении посредством СО превосходили таковые лишь у популяции *L. stagnalis* из сильно загрязненной р. Свислочь.

При этом плодовитость *S. corvus* при размножении посредством ПО оказалась более высокой, а возраст начала овипозиции и размеры новорожденных особей – более низкими по сравнению с *L. stagnalis*. Следовательно, в рамках концепции r/K -отбора [Pianka, 2011] *S. corvus* является типичным r -стратегом, а *L. stagnalis* – K -стратегом.

Возраст начала овипозиции у одиночных особей *S. corvus* (в среднем 275 сут) оказался значительно более высоким, чем у *L. stagnalis*, из всех лабораторных линий (в пределах 130–225 сут). Поэтому новорожденные особи *L. stagnalis*, отрожденные в природных водоемах в начале лета, будут способны размножаться посредством СО уже во второе лето жизни, учитывая продолжительный осенне-зимний период (октябрь – апрель), когда рост и развитие моллюсков прекращаются, а новорожденные *S. corvus* – лишь в третье лето жизни. Такое существенное удлинение предрепродуктивного возраста у одиночных *S. corvus* существенно повышает вероятность их гибели в природных водоемах вследствие многочисленных причин. Таким образом, повышенная по сравнению с *L. stagnalis* плодовитость *S. corvus* при размножении посредством ПО еще не гарантирует выживание его природных популяций, поскольку при существенном снижении их плотности у малоподвижных половозрелых особей уменьшается и вероятность найти партнеров по копуляции. Поэтому популяции *S. corvus* могут существовать лишь в водоемах с достаточно стабильными условиями среды, где их плотность не опускается ниже некоторого критического уровня.

Такой же низкой способностью к СО отличается и южноамериканский легочный моллюск *Drepanotrema depressissimum*, в немногочисленных кладках которого от СО смертность эмбрионов достигает 97 % [Lamy et al., 2012]. Показательно, что неблагоприятные условия среды, например высыхание водоемов в сухой сезон, особи этого вида пе-

реживают в состоянии анабиоза в донных отложениях, выходя из него в сезон дождей. Напротив, популяции *L. stagnalis* в незагрязненных или слабозагрязненных водоемах могут сохраняться даже в условиях резких колебаний численности, поскольку теоретически популяцию может восстановить даже единственная выжившая половозрелая особь.

Показательно, что природные популяции тех видов легочных моллюсков, у которых не отмечено инбредной депрессии при размножении посредством СО (так называемый селфинг-синдром), например, *Bulinus truncatus*, *B. globosus*, *Biomphalaria straminea* [Doums et al., 1998], *B. pfeifferi* [Tian-Bi et al., 2008] и *B. tenagophila* [Tuan, Simxes, 1988], характеризуются стабильностью и высокой численностью. Следовательно, селфинг-синдром является одним из важнейших факторов сохранения устойчивости природных популяций этих видов при переходе на размножение посредством СО [Doums et al., 1998].

Очевидно, неодинаковая способность разных видов легочных моллюсков к размножению посредством СО, а также уровни инбредной депрессии параметров роста и размножения в потомстве от СО, в том числе и в условиях загрязнения водоемов, являются одними из важнейших причин разной степени их эврибионтности. Эти факторы в значительной степени определяют численность природных популяций легочных моллюсков и спектр типов водоемов, в которых эти популяции способны существовать.

Работа выполнена в рамках белорусско-российского проекта № Б15РМ-092 (2015–2017 гг.), финансируемого Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований и Российским фондом фундаментальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 174. С. 1–306.
- Голубев А. П., Мищенко М. Ф. Зоогеографический анализ пресноводной малакофауны Беларуси // Экол. вестн. 2011. Т. 17, № 3. С. 101–109.
- Миронов В. П., Норик Т. П., Хомич А. С., Борисенко В. Л., Голубев А. П. Накопление радионуклидов и формирование дозовых нагрузок у большого прудовика *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata) из Борщевского затопления зоны ЧАЭС // Сахаровские чтения 2015 года: экологические проблемы XXI века. Минск, 2015. С. 218–219.

- Мионов В. П., Шабан А. С., Борисенко В. Л., Голубев А. П. Многолетняя динамика накопления радионуклидов и формирования дозовых нагрузок у большого прудовика *Lymnaea stagnalis* в озере Персток // Сахаровские чтения 2016 года: экологические проблемы XXI века. Минск, 2016. С. 227–228.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях животных и химическая эволюция. М.: Наука, 1976. 152 с.
- Budha P. B., Dutta J., Daniel B. A. *Lymnaea stagnalis*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2010. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- Charlesworth D. Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations // Philos. Trans. Roy. Soc. London B: Biol. Sci. 2003. Vol. 358, N 1434. С. 1051–1070.
- Doums C., Perdieu M.-A., Jarne P. Resource allocation and stressful conditions in the aphyllid snail *Bulinus truncatus* // Ecology. 1998. Vol. 79. P. 720–733.
- Escobar J. S., Nicot A., David P. The different sources of variation in inbreeding depression, heterosis and outbreeding depression in a metapopulation of *Physa acuta* // Genetics. 2008. Vol. 180. P. 1593–1608.
- Escobar J. S., Auld J. R., Correa A. C., Alonso J. M., Bony Y. K. et al. Patterns of mating-system evolution in hermaphroditic animals: among selfing rate, inbreeding depression, and timing of reproduction // Evolution. 2011. Vol. 65, N 5. P. 1233–1253.
- Gnatishina L. L., Fal'fushinskaya G. I., Golubev O. P., Dallinger R., Stoliar O. B. Role of metallothioneins in adaptation of *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Pulmonata) to environment pollution // Hydrobiol. J. 2011. Vol. 47, N 5. P. 56–66.
- Gnatyshyna L., Falfushynska H., Bodilovska O., Oleynik O., Golubev A., Stoliar O. Metallothionein and glutathione in *Lymnaea stagnalis* determine the specificity of responses on the effects of ionising radiation // Radioprotection. 2012. Vol. 47, N 2. P. 231–242.
- Golubev A. P., Bodilovskaya O. A., Slesareva L. E., Shavel A. A., Timofeyev M. A. Population dynamics of the pulmonate mollusk *Lymnaea stagnalis* under the conditions of prolonged reproduction by self-fertilization // Dokl. Biol. Sci. 2013. Vol. 452. P. 300–304.
- Golubev A. P., Roshchina N. N., Borisova M. S. Diversity of growth and reproduction in family groups of the snail *Physella integra* (Pulmonata, Physidae) as related to the type of fertilization and the time of leaving the clutch // Rus. J. Ecol. 1996. Vol. 27, N 1. P. 65–71.
- Golubev A. P., Roshchina N. N., Borisova M. S. Heterogeneity of growth and reproduction in families *Physella integra* (Pulmonata, Physidae) depending on the method of fertilization and order out of the egg layings // Rus. J. Ecol. 1996. Vol. 1. P. 65–71.
- Golubev A., Sikorski V., Stoliar O. Ionizing radiation long-term impact on biota in water bodies with different levels radioactive contamination in Belarusian sector of Chernobyl nuclear accident zone // Radioprotection. 2011. Vol. 46, N 6. P. 393–399.
- Jakubic B., Koperski P., Lewandowski K. Diversity of mollusks in lowland river-like system: lentic versus lotic patches // Polish J. Ecology. 2014. Vol. 62. P. 335–348.
- Jarne P., Charlesworth D. The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals // Annual Rev. Ecol. Evolut. System. 1993. Vol. 24. P. 441–466.
- Jarne P., Delay B. Inbreeding depression and self-fertilization in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata) // Heredity. 1990. Vol. 64, N 2. P. 169–175.
- Koene J. M., Ter Maat A. Coolidge effect in pond snails: male motivation in a simultaneous hermaphrodite // BMC Evolut. Biol. 2007. Vol. 7, N 1. P. 212.
- Lamy T., Lèvy L., Pointier J. P., Jarne P., David P. Does life in unstable environment favour facultative selfing? A case study in the freshwater snail *Drepanotrema depressissimum* (Basommatophora: Planorbidae) // Evolut. Ecol. 2012. Vol. 26. P. 639–655.
- MacArthur R. H., Connell J. H. The biology of populations. N. Y.: J. Wiley, 1966. 200 p.
- Nguyen K. D. T., Morley S. A., Lai C. H., Clark M. S., Tan K. S., Bates A. E., Peck L. S. Upper temperature limits of tropical marine ectotherms: global warming implications // PLoS One. 2011. Vol. 6, N 12. C. e29340.
- Numerical benchmarks for protecting biota against radiation in the environment: proposed levels and underlying reasoning. 2008. PROTECT Draft Report: 48. <www.ceh.ac.uk/PROTECT>.
- Pianka E. R. Evolutionary Ecology. 2011. Seventh Edition. eMail Book. <https://books.google.co.uk/books/about/Evolutionary_Ecology.html?id=giFL5bonGhQC>
- Prie V., von Proschwitz T., Seddon M. B. *Stagnicola corvus*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2011. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- Puurtinen M., Suonpää S., Nissinen K., Kaitala V. Predominance of outcrossing in *Lymnaea stagnalis* despite low apparent fitness cost of self-fertilizations // J. Evolut. Biol. 2007. Vol. 20, N 3. P. 901–912.
- Selander R. K., Kayfman D. W. Self-fertilization and genetic population structure in a colonizing land snail // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1973. Vol. 70, N 4. P. 1186–1190.
- Tian-Bi V.-N. T., N'Goran E. K., N'Guetta S.-P., Matthys B., Sangare A., Jarne P. Prior selfing and the selfing syndrome in animals: an experimental approach in the freshwater snail *Biomphalaria pfeifferi* // Genet. Res. Cambridge. 2008. Vol. 90. P. 61–72.
- Tuan R., Simões L. G. G. Effect of self-fertilization on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Pulmonata: Planorbidae) // Genet. Mol. Biol. 1988. Vol. 24, N 4.
- Zelinka M. P., Marvan P. Zur Präzisierung der biologischen klassifikation der Reinheitfließender Gewässer // Arch. Hydrobiol. 1961. Vol. 57. P. 389–407.

The significance of cross-fertilization and self-fertilization for preserving populations' stability of dominant (*Lymnaea stagnalis*) and rare (*Stagnicola corvus*) species of freshwater pulmonary mollusks

A. P. GOLUBEV¹, A. S. KHOMICH¹, D. V. AXENOV-GRIBANOV^{2, 3}, Yu. A. LUBYAGA^{2, 3},
Zh. M. SHATILINA^{2, 3}, Yu. A. SHIROKOVA², O. A. BODILOVSKAYA¹

¹*International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University
220070, Minsk, Dolgobrodskaya str., 23/1
E-mail: algiv@rambler.ru*

²*Research Institute of Biology at Irkutsk State University,
664003, Irkutsk, Lenin str., 3
E-mail: zhshatilina@gmail.com*

³*Baikal Research Centre,
664003, Irkutsk, Lenin str., 21
E-mail: brc@contact@gmail.com*

ANNOTATION

The growth and reproduction parameters in progeny of abundant (*Lymnaea stagnalis*) and rare (*Stagnicola corvus*) pulmonate species originated from the specimens captured in water bodies with the different forms and levels of anthropogenic pollution were determined in the reproduction experiment by cross-fertilization (CF) and self-fertilization (SF).

It has been shown that SF leads to increasing of pre-reproductive age, fertility decline, decreasing amount of breeding individuals and growth rate of population numbers. Increasing of waterbodies' pollution level leads to decrease of ability to SF in *L. stagnalis*. *S. corvus* as compared with *L. stagnalis* is characterized by reduced ability to SF. It could be one of the most crucial reasons for low abundance of *S. corvus* in nature.

Key words: cross-fertilization, self-fertilization, *Lymnaea stagnalis*, *Stagnicola corvus*, growth and reproduction, pollution of water bodies, adaptations.