

Репродуктивная экология двустворчатых моллюсков из родов *Margaritifera*, *Unio* и *Anodonta* (Bivalvia: Margaritiferidae, Unionidae): обзор и анализ

О. К. КЛИШКО

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
672014, Чита, ул. Недорезова, 16а
E-mail: olga_klishko@mail.ru

Статья поступила 03.04.2024

После доработки 15.05.2024

Принята к печати 25.05.2024

АННОТАЦИЯ

Выполнено обобщение имеющихся сведений о репродуктивной экологии широко распространенных двустворчатых моллюсков из семейств Margaritiferidae и Unionidae в наиболее уязвимый период размножения в сложном жизненном цикле. В ходе анализа данных выявляются особенности эволюционно заложенной адаптивной стратегии моллюсков к различным условиям среды и отношений с рыбами. Из подробного обзора и анализа репродуктивных циклов моллюсков из родов *Margaritifera*, *Unio* и *Anodonta* выявляется, что в бореальной области от умеренного континентального до субтропического климата температурный фактор является основным, регулирующим все этапы и сроки репродуктивного процесса.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, репродуктивные циклы, адаптивная стратегия, факторы среды, рыбы-хозяева.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения видового разнообразия пресноводных двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionoida) и оценка состояния редких и исчезающих видов в настоящее время представляют актуальную проблему глобального характера. Некоторые ее аспекты подробно рассмотрены международным коллективом авторов и предложены приоритетные направления исследований внутренних особенностей биологии двустворчатых моллюсков и внешних факторов среды их обитания для оценки охранного статуса видов [Ferreira-Rodrigues et al., 2019]. Обсуждаемые в статье виды моллюсков *Margaritifera dahuri-*

ca (Midendorff, 1850), *Unio pictorum* Linnaeus, 1758, *U. tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788) внесены в Красную книгу Забайкальского края, 2012, с природоохранным статусом I и II категорий. Устойчивое функционирование видов и воспроизводство их популяций зависят от способности моллюсков приспосабливаться к изменению факторов среды. В сложном жизненном цикле моллюсков наиболее уязвимым является репродуктивный период [Bauer, 2001]. С его наступлением у моллюсков устанавливается определенная циклическая активность гонад, обусловленная сезонной динамикой температуры воды [Антонова, 1991]. При этом воздействие комплекса

факторов внешней среды на внутренние механизмы репродуктивного цикла моллюсков регулирует все его этапы. Сведения о влиянии экологических факторов на каждый из этапов репродуктивного цикла моллюсков и их адаптационной стратегии к изменению условий водной среды весьма ограничены. Очевидна необходимость таких данных для оценки успеха воспроизводства моллюсков, представляющих важный и экологически значимый компонент водных экосистем и оценки их природоохранного статуса.

Целью данной работы было собрать и обобщить материалы из отечественных и зарубежных литературных источников для обзора и анализа данных об особенностях репродуктивной экологии двустворчатых моллюсков в наиболее важный и уязвимый период их жизни.

Жизненный цикл двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionoidea) включает развитие нескольких стадий: личиночной, ювенильной и взрослой. Личинки (глохидии) развиваются в жабрах материнского организма, затем вымываются в воду, прикрепляются на жабрах проплывающих рыб, на которых должны пройти паразитическую стадию для метаморфоза в ювенильных моллюсков, затем покидают рыб и переходят к свободному образу жизни взрослой стадии на дне водоемов и водотоков. Паразитирование глохидий моллюсков на рыбах связано с защитой в благоприятной защищенной среде, ростом и питанием в период развития, а также расселением в речных бассейнах [Зюганов и др., 1990]. Завершение их развития зависит от наличия и плотности популяций подходящих рыб-хозяев и их иммунной реакции. Лишь очень немногие зрелые глохидии в период своей кратковременной жизнеспособности (3–4 суток) могут прикрепиться на подходящих видах рыб, успешно инкапсулироваться и завершить метаморфоз. Неприкрепившиеся глохидии опускаются на дно и погибают. Глохидии, прикрепившиеся на неподходящих видах рыб, также погибают. Известно, что у популяций европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) в природных условиях только 0,0004 % от выменивших самок глохидиев прикрепляются на жабрах рыб, из них около 5 % успешно инкапсулируются и завершают метаморфоз

[Young, Williams, 1984a; Зюганов и др., 1990; Wächler et al., 2001]. За период от нескольких недель до 9–11 месяцев глохидии увеличиваются в размере от 40 до 400 мкм, превращаясь в ювенильных моллюсков, и выпадают из жабр рыбы [Young, Williams, 1984b; Kat, 1983; Зюганов и др., 1993; Araujo et al., 2002]. Покидая рыбу, они опускаются на дно и полностью зарываются в грунт, где живут от 2–3 до 5 лет, избегая угрозы выедания хищниками [Buddensiek et al., 1993; Geist, Auerswald, 2007].

Наличие в онтогенезе обсуждаемых видов моллюсков периода паразитизма на рыбах и в связи с этим большая гибель личинок, не попадающих на рыб-хозяев, требует максимально возможной плодовитости. Ее повышение является адаптационной стратегией, и у разных видов моллюсков происходит различным путем. Жемчужницы *Margaritifera* повышают плодовитость за счет увеличения максимально возможного числа глохидиев от 3–10 до 200–400 млн с уменьшением их размера и вынашиванием в наружных и внутренних полужабрах самок [Зюганов и др., 1990; Hastie, Young, 2003]. Перловицы *Unio* повышают плодовитость, увеличивая число генераций за счет асинхронного типа гаметогенеза и многократного нереста [Властов, 1962; Антонова, 1991]. У беззубок *Anodonta anatina* высокая выживаемость потомства достигается за счет длительного вынашивания глохидиев и их зимования в материнском организме, короткого периода паразитирования на рыбах и длительного сезона роста ювенилов с весны до поздней осени. В неблагоприятных условиях среди эти беззубки могут стать гермафродитами при одновременном развитии в гонадах женских и мужских половых продуктов, морфологической перестройкой внутренних полужабр для вынашивания глохидиев дополнительно с наружными еще и во внутренних полужабрах [Lopes-Lima et al., 2015].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для обзора и анализа данных о репродуктивной экологии моллюсков использованы сведения из отечественных и доступных зарубежных литературных источников, а также собственные многолетние наблюдения в природных и стационарных условиях. Обзор включает сведения по жемчужницам рода

Margaritifera: *M. auricularia* (Spengler, 1793), *M. falcata* (Gould, 1850), *M. laevis* (Haas, 1910), *M. middendorffii* (Rosen, 1927), *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758), *M. dahurica* (Midendorff, 1850), из мест их исследований на территории от субарктического до субтропического климата в большом диапазоне колебания летних и зимних температур. Обзор данных по перловицам *Unio pictorum* Linnaeus, 1758, *U. tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788) и беззубкам *Anodonta anatina* Linnaeus, 1758 охватывает места их обитания на территории Евразии с климатом от умеренного континентального до субтропического. Для наглядности места обитания обсуждаемых видов отмечены на географических картах из Атласа [2017].

Сбор фактического материала по жемчужницам *M. dahurica*, перловицам *U. pictorum*, *U. tumidus* и беззубкам *Anodonta* в Забайкалье, оз. Байкал, бассейнах рек Лены и Амур проводился в период 2004–2019 гг. в рамках тем и программ проектов Института природных ресурсов, экологии и криологии (ИПРЭК СО РАН). Сбор моллюсков осуществлялся визуально с акваскопом или с лодки с помощью драги или аквалангистов. Отлов рыб для выявления потенциальных хозяев моллюсков и прикрепившихся на них глохидиев выполнялся мальковым неводом длиной 6 м и каркасными ловушками длиной 1,5 м. Всего для исследования собрано более 280 экз. моллюсков и 150 экз. рыб (ленок, горчак, гольян, пескарь, плотва, окунь). Часть собранных моллюсков (жемчужниц, перловиц) и рыб (горчаков, гольянов) помещали в аквариумы для наблюдений. Остальной материал фиксировали 70%-м этанолом, измеряли, фотографировали и проводили необходимый анализ. Наблюдения по жемчужницам для исследования этапов репродуктивного цикла от созревания гонад до вымета зрелых глохидиев проводили в р. Ингода с июля по сентябрь. Перловиц (*U. pictorum* и *U. tumidus*) из разных зон водоема-охладителя оз. Кенон, где температурный режим в термальной и фоновой зонах значительно различается, собирали раз в неделю в период с апреля до конца июня для сравнения сроков появления и созревания глохидиев в их жабрах. При анализе данных по длительности личиночного развития в жабрах моллюсков и паразитической стадии на рыбах (по литературным данным) принимали во внимание сумму эффективной температуры

воды в местах их обитания, где такие данные указывались [Жадин, 1938; Yuong, Williams, 1984b; Антонова, 1991; Зюганов и др., 1993; Araujo, Ramos, 2000; Akiyama, Awakuma, 2007; Kobayashi, Kondo, 2009; Geist, 2010].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный процесс

Общая схема жизненного процесса двусторчатых моллюсков, включающего рост и размножение, сходна у обсуждаемых видов из семейств *Margaritiferidae* и *Unionidae*. Его особенностью является наличие стадии паразитирования личинок (глохидиев) моллюсков на рыбах. Полный жизненный цикл жемчужниц показан на примере даурской жемчужницы *M. dahurica* из Забайкалья по данным наблюдений в полевых условиях (рис. 1). Период размножения начинается с созревания половых продуктов в гонадах в летний период (июль – август) (рис. 1, а). Созревшие яйцеклетки (август) перемещаются из гонад в жабры самки (рис. 1, б). Самец выбрасывает свои половые продукты (спермии) в воду через выводное отверстие, а самка захватывает их с током воды через вводное отверстие (рис. 1, в), в результате происходит оплодотворение яйцеклеток. Их развитие происходит в выводковых камерах (марсупиях) наружных и внутренних полужабр самки, которые во время жаберной беременности приобретают вздутую форму и желтоватый цвет (рис. 1, г). Жаберная беременность длится с августа до середины сентября. Зрелые глохидии выметываются самками в воду через выводное отверстие (рис. 1, д). Находясь в воде до трех суток (рис. 1, е, ж), они хлопают створками, чтобы прикрепиться на жабрах проплывающих рыб. При этом прикрепление и успешная инкапсуляция для дальнейшего развития возможны только на подходящих видах рыб (рис. 1, з). Не прикрепившиеся на рыбах глохидии оседают на дно и погибают. У даурской жемчужницы из Забайкалья рыбой-хозяином является ленок *Brachymystax lenok* (Pallas) (см. рис. 1, з, и), в жабрах которого глохидии развиваются и завершают метаморфоз, превращаясь в ювенилов (рис. 1, к, л), покидают рыб и переходят к свободному образу жизни взрослых моллюсков (L-O), растущих в течение всей жизни.

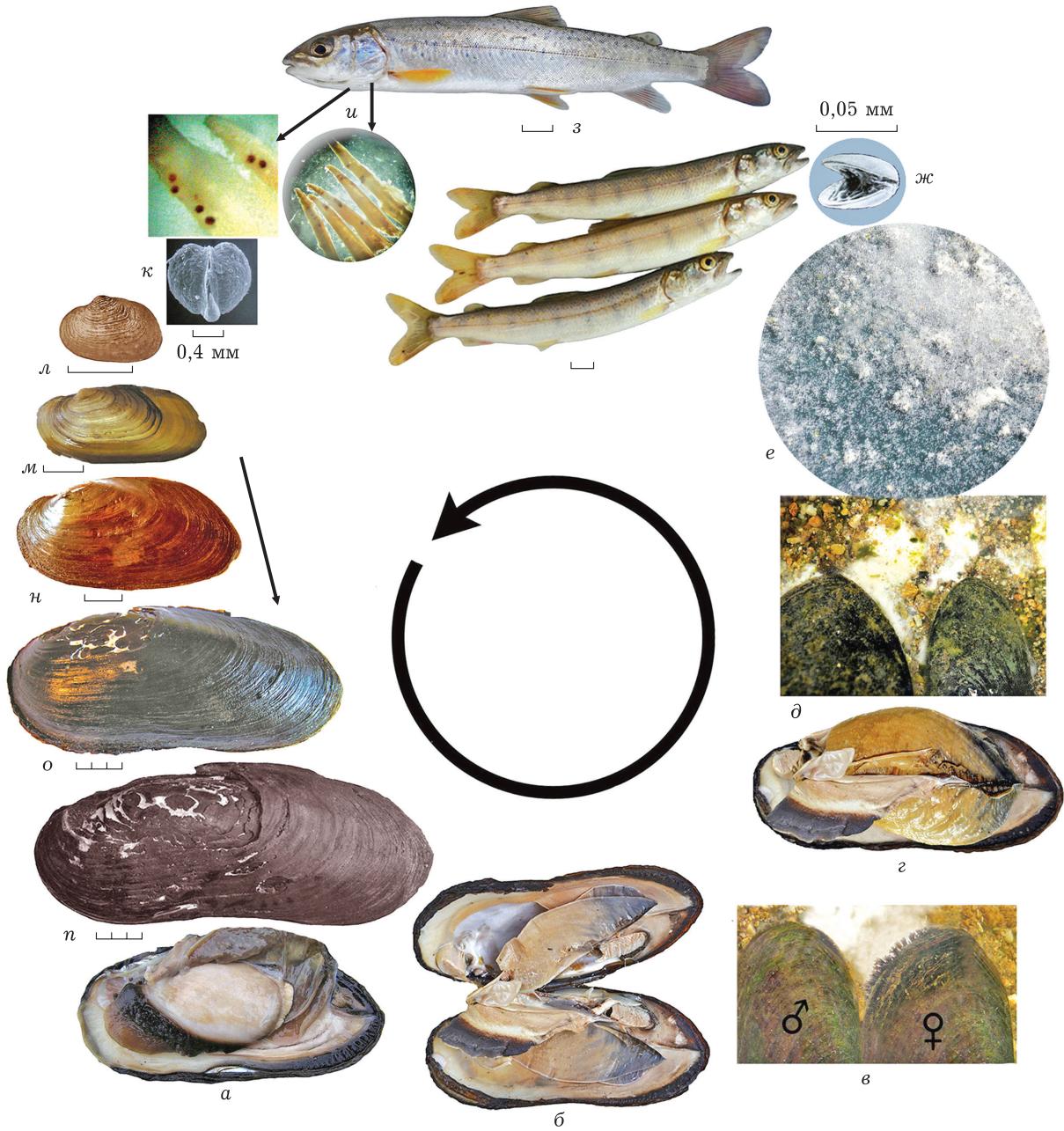


Рис. 1. Жизненный процесс *Margaritifera dahurica*, включающий репродуктивный период. а – созревание половых продуктов в гонадах; б – выход яйцеклеток из гонады и заполнение имиmarsupиев жабр самки; в – нерест; г – жаберная беременность; д – вымет зре лых глохидиев; е – масса глохидиев в воде, ж – увеличенный вид зре лого глохидия; з – рыбы-хозяева (ленок), на жабрах которых прикрепляются глохидии; и – развитие глохидий в жабрах ленка до стадии ювенильного моллюска (к); л – ювенильный моллюск, покинувший рыбу-хозяина и осевший на дно; м, н, о, п – рост взрослых жемчужниц. Масштабная линейка 1 см. Изображения ж, к – по [Araujo et al., 2002]

Рыбами-хозяевами *M. dahurica* на Дальнем Востоке отмечены также *B. lenok*, *B. tumensis* Mori и хариус *Thymallus tugarinae* Knizhin et al., 2007 [Vikhrev et al., 2019]. У других видов обсуждаемых жемчужниц рыбами-хозяевами являются лососевые рыбы родов *Salmo*, *Onco-*

rhynchus и *Salvelinus*. Для *M. auricularia* предпочтительным хозяином является атлантический осетр (*Acipenser sturio* Linne), хотя ее глохидии могли проходить метаморфоз в ювенила на речной собачке (*Salaria fluviatilis*), а также в экспериментальных условиях

успешно завершали метаморфоз на сибирском осетре *Acipenser baeri* Brandt [Araujo, Ramos, 2000; Araujo et al., 2002]. Исследованиями доказано, что взаимоотношения между глохидиями и рыбами-хозяевами высокоспецифичны [Зюганов и др., 1990; Araujo et al., 2002; Akiyama, Iwakuma, 2007; Kobayashi, Kondo, 2009].

При обсуждении жемчужниц рода *Margaritifera* следует отметить необычайно продолжительный срок их жизни – от 35 лет (в субтропическом климате) до 100 и 200 лет (в умеренном), как рекордсменов долголетия среди беспозвоночных [Bauer, 1992; Mutvei, Westermark, 2001; Miguel et al., 2004; Frank, Gerstman, 2007; Helama, Valovirta, 2008; Ропов, Ostrovsky, 2011]. Растут очень медленно, достигают 15–16 см к 30–40 годам, 19–20 см – к 150–160 годам. Половой зрелости достигают в 15–20 лет и размножаются всю жизнь [Зюганов и др., 1993]. Максимальный возраст, отмеченный у даурской жемчужницы, – (170–180) ± 20 лет при размерах 21–22 см. Жемчужницы обычно раздельнополы, но могут стать гермафродитами при низкой плотности популяций или иной ситуации изолированности особей [Kat, 1983; Bauer, 1987]. Отличаются огромной плодовитостью – от 3–10 до 200–400 млн личинок-глохидиев [Bauer, 1989; Hastie, Young, 2003] микроскопических размеров (40–80 мкм), вынашиваемых в наружных и внутренних полужабрах самок [Watters, 2006].

Жизненный процесс обсуждаемых видов перловиц *Unio* и беззубок *Anodonta* в общем сходен с токовым у жемчужниц, отличаясь особенностями репродуктивных циклов. У перловиц и беззубок глохидии развиваются только во внешних полужабрах самок. Рыбой-хозяином в европейской части России указан окунь [Жадин, 1938]. В жизненном цикле перловиц *Unio* и жемчужниц *Margaritifera* из Забайкалья существует период, когда они сами оказываются в роли хозяев, вынашивающих потомство рыб амурского горчака (*Rhodeus sericeus*) [Клишко, 2012; Klishko, Bogan, 2015].

История происхождения локальных популяций *Unio tumidus* и *U. pictorum* (географических изолятов) в Забайкалье пока не ясна. Сведения о вселении этих видов перловиц или рыб с их глохидиями отсутствуют. Предполагается их обитание в бассейне Верхнего Амура с плейстоцена. Их ископаемые ракови-

ны обнаружены в аллювиальных плейстоценовых отложениях в устье притоков р. Ингода [Обручев, 1931], а современные популяции обитают в р. Ингода и оз. Кенон [Клишко, 2004, 2012]. Жизненный процесс этих видов рода *Unio* коэволюционно связан с европейским горчаком (*Rhodeus omarus*) [Богутская и др., 2009], в озеро-рефугиуме Кенон он мог попасть из основного ареала в Европе со стоком ледниково-подпрудных водоемов в межледниковые плейстоцена, вероятно, с глохидиями перловиц в жабрах. Разумеется, изложенное здесь представление о происхождении видов *Unio* в Забайкалье надо рассматривать как гипотезу, однако она позволяет объяснить данные, не вписывающиеся в общепринятые схемы. По крайней мере молекулярно-генетический анализ глохидий из жабр ленков, отловленных в р. Ингода, показал, что эти глохидии принадлежат *Unio tumidus* (устное сообщение И. Н. Болотова), а ленок оказался его рыбой-хозяином. В оз. Кенон рыбой-хозяином для *U. pictorum* был горчак *Rhodeus* sp. (наши наблюдения), внешне сходный с европейским [Клишко, 2012, с. 36, рис. 1, и].

Репродуктивный период

В исследованиях отмечалось, что в репродуктивных циклах моллюсков сроки созревания половых продуктов, развития личинок и их паразитирования на рыбах варьируют у разных видов в зависимости от географического положения (широты и долготы места обитания), высоты рельефа, климата, сезона года, температурных и трофических условий, а также от наличия и плотности популяций рыб-хозяев [Жадин, 1938; Зюганов и др., 1990; Антонова, 1991; Akiyama, Iwakuma, 2007; Kobayashi, Kondo, 2009].

По продолжительности вынашивания глохидиев в жабрах материнского организма двустворчатых моллюсков разделяют на две поведенческие группы: с кратковременным (*tachytic*) и долговременным (*bradytic*) вынашиванием глохидиев в жабрах материнского организма [Sterki, 1895]. В первой группе моллюсков нерест (выход яиц из гонады в жабры и их оплодотворение) происходит весной или летом, вымет зрелых глохидиев – обычно с июня до августа – сентября. Мол-

люски второй группы нерестуются летом или ранней осенью, развитие глохидиев с перезимованием в жабрах самок длится до весны или начала лета следующего года [Watters, 2006]. У некоторых видов группы *bradyticic* вынашивание и вымет зрелых глохидиев может происходить в тот же год без перезимовки [Corwin, 1921; Higgins, 1930; Tedla, Fernando, 1969]. Существуют данные, что некоторые теплолюбивые виды имеют многократный период размножения [Watters, O'Dee, 2000]. В этом случае моллюски могут иметь оба типа размножения – *tachytictic* (летнее) и *brachytictic* (осенне) в качестве страховочной модели, что позволяет им увеличивать число генераций. Отмечено, что у жемчужниц существует снижение числа генераций, например, когда некоторые самки участвуют в процессе размножения не каждый год. Потомство производят только особи, накопившие достаточный энергетический запас. Доля особей, “пропускающих” сезон размножения, может достигать одной трети от общего количества самок, а длительность пропуска размножения – от 1 до 3 лет [Bauer, 1989; Bauer, 2001].

Жемчужницы *Margaritifera*. Данные по репродуктивной экологии обсуждаемых видов жемчужниц относятся к местам их обитания и наблюдения на территории Северного полушария от 68° с. ш. и от 125° з. д. до 140° в. д., отмеченных на карте в условиях от умеренного континентального до субтропического муссонного климата (рис. 2, а), в широком диапазоне колебания летних и зимних температур (рис. 2, б). Репродуктивный период у разных видов жемчужниц проходит в разные сезонные и календарные сроки (рис. 2, в, г). Эмбриональное развитие начинается с поздней зимы (февраль) в условиях теплого субтропического климата (Испания), сдвигаясь к весеннему и летнему периодам в условиях умеренного континентального климата (см. рис. 2, в; 1–9). Нерест и созревание глохидиев заканчиваются весной, летом или ранней осенью. Период их паразитирования в жабрах рыб длится от 18 суток до нескольких недель, или до 4–11 месяцев с зимованием на рыбах [Жадин, 1938; Iwacuma, 1968; Karna, Millermann, 1978; Зюганов и др., 1993; Wächtler et al., 2001; Araujo et al., 2002; Watters, 2006; Kobayashi, Kondo, 2009].

Для полного завершения развития в ювенильного моллюска необходима определенная сумма температур, которая колеблется у видов, адаптированных к разному климату, в большом диапазоне – от 665–900 до 1100–2000 градусодней [Жадин, 1938; Iwacuma, 1968; Yuong, Williams, 1984b; Антонова, 1991; Зюганов и др., 1993; Araujo, Ramos, 2000; Watters, O'Dee, 2000; Araujo et al., 2002; Kobayashi, Kondo, 2009; Hinsmann et al., 2013]. В условиях субтропического средиземноморского климата у *M. auricularia* и *M. falcatata* из Испании и Калифорнии (США) период развития глохидиев наиболее короткий (см. рис. 2, в, 1–2). В условиях умеренного пояса с муссонным климатом (Япония) у *M. middemdorffi* личиночный период развития длится с апреля до мая [Kobayashi, Kondo, 2009], у *M. laevis* – с середины июня до августа (см. рис. 2, в, 3–4) [Awakura, 1968]. В условиях умеренного континентального климата у популяций *M. margaritifera* из Германии, Австрии, Северо-Запада России, а также *M. dahurica* из Забайкалья период созревания глохидиев более длительный (см. рис. 2, в, 5–9). Их вымет и паразитирование на рыбах при снижении температуры воды могут затянуться до осени (см. рис. 2, в, 4–5), весны или лета следующего года (см. рис. 2, в, 6–9) [Yuong, Williams, 1984b; Зюганов и др., 1993; Bauer, 1994; Geist, Auerswald, 2007; Geist, Kiehn, 2008; Geist, 2010]. При этом рост глохидиев зимой значительно замедляется или вовсе прекращается при снижении температуры воды ниже 4 °С, затем возобновляется с ее повышением весной и завершается метаморфозом в ювенила. По данным В. В. Зюганова с соавт. [1990], в одной и той же популяции продолжительность паразитирования на рыбах может существенно различаться – от 18 суток до 4–11 месяцев в зависимости от температурных условий.

Перловицы *Unio* и беззубки *Anodonta*. Сведения по репродуктивной экологии перловиц *U. pictorum*, *U. tumidus* и беззубок *Anodonta anatina* из мест их сбора и наблюдений относятся к территории Евразии от умеренного до субтропического пояса в пределах от 60 до 40° с. ш. и от 10° з. д. до 120° в. д., для наглядности отмеченных на карте (рис. 3, а).

Репродуктивные циклы перловиц и беззубок значительно различаются (рис. 3, б, в).

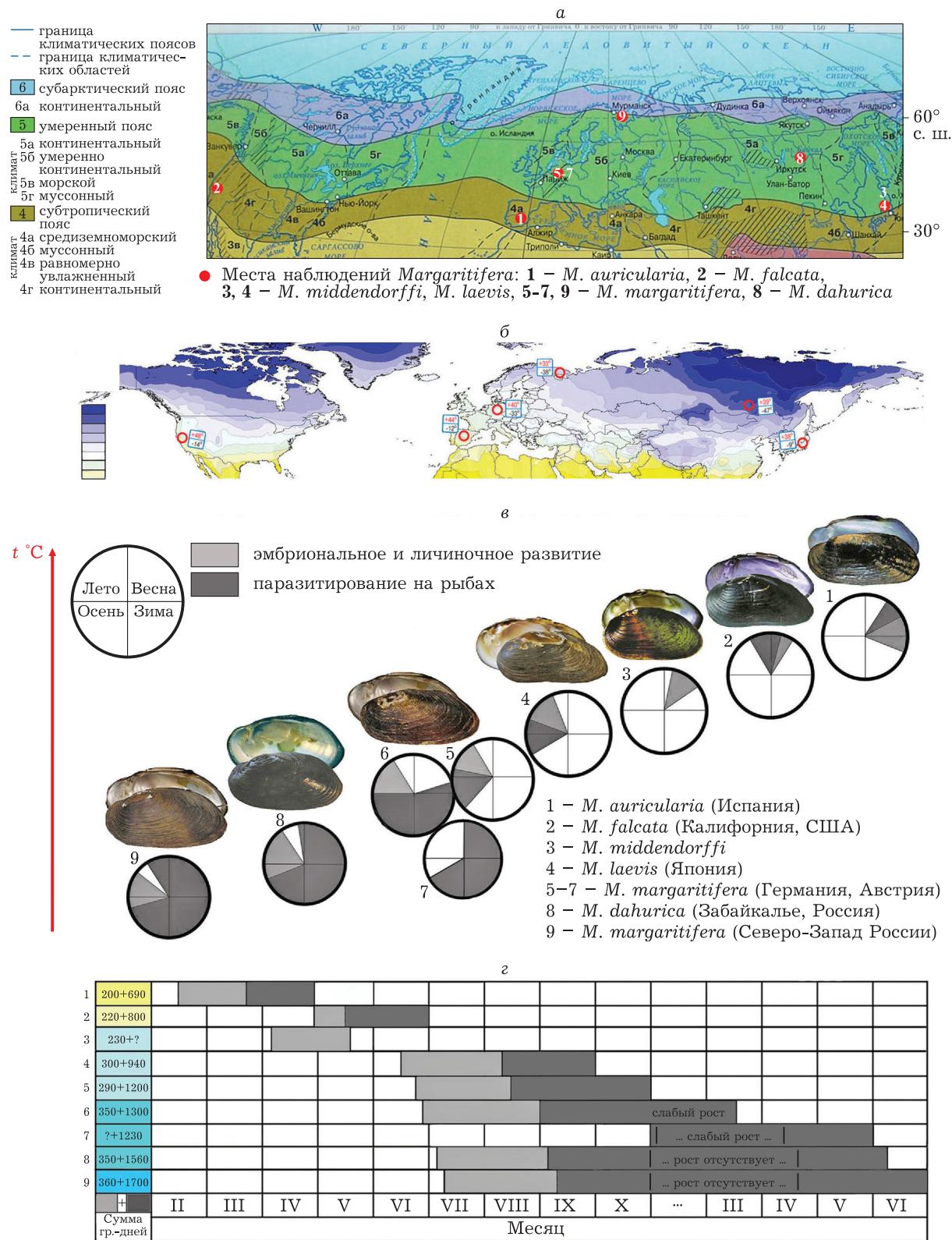


Рис. 2. Места обитания исследованных жемчужниц рода *Margaritifera* в климатических поясах и областях (а) и температурных зонах (б); сезонные сроки размножения у разных видов (в), календарные сроки и сумма эффективных температур (градусодней) эмбрионально-личиночной стадии и периода паразитического развития на рыбах (г)

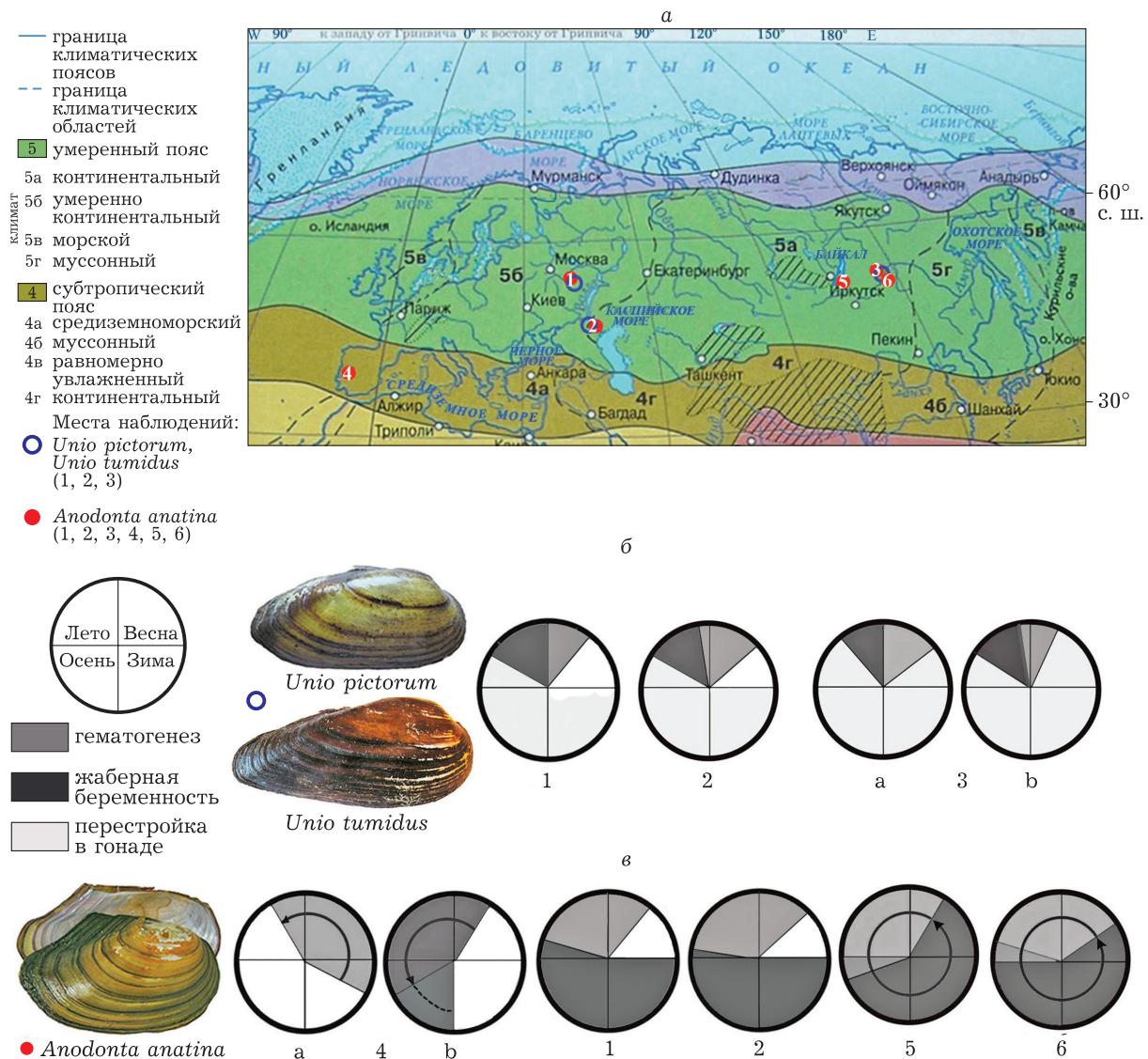


Рис. 3. Места сбора и наблюдений *Unio pictorum*, *U. tumidus* и *Anodonta anatina* в разных географических регионах и климатических поясах (а); б – вверху слева – схема пояснения изображений: круг с сегментами сезонов года и градиентное заполнение в прямоугольниках – этапы репродуктивных циклов для видов *Unio*; в – то же для *Anodonta* в местах их наблюдений. 1 – р. Ока, 2 – дельта Волги, 3 – оз. Кенон, Забайкалье (а – термальная зона; б – фоновая зона), 4 – Португалия (а – гематогенез; б – жаберная беременность), 5 – оз. Байкал, 6 – Ивано-Арахлейские озера (Забайкалье)

Гаметогенез у перловиц *U. pictorum* из р. Оки и дельты Волги длится с апреля до конца мая [Антонова, 1991]. В начале июня начинается откладка яиц в жабры и их оплодотворение, а с конца июня до середины июля наступает жаберная беременность, завершающаяся выметом зрелых глохидиев (см. рис. 3, б, 1–2). Глохидии в жабрах самок в зависимости от температуры воды развиваются максимум 15 дней [Властов, 1962]. Растворимость сезона размножения у обоих видов *Unio* (с апреля по

август) связана с асинхронным типом гаметогенеза и наличия порционности яйцекладок у самок и пиков созревания спермы у самцов. Число периодов нереста может меняться от 1 до 3 в зависимости от температуры воды [Антонова, 1991]. Порционный выброс глохидиев в воду может происходить с мая до конца августа и с июня до сентября – ресобция половых продуктов и перестройка в гонаде. Если температура воды позволяет, у них начинается новый половой цикл. Повысить свою

плодовитость обсуждаемые виды *Unio* могут только повторным нерестом [Властов, 1962; Антонова, 1991]. По нашим наблюдениям, репродуктивный цикл *Unio pictorum* и *U. tumidus* из водоема-охладителя оз. Кенон в Забайкалье имеет сходную картину процесса, но с одноразовым нерестом. В термальной зоне озера (см. рис. 3, б, 3а) его наступление и продолжительность этапов цикла имеют сходство с видами *Unio* из дельты Волги (см. рис. 3, б, 2); в фоновой зоне сроки начала периода размножения и продолжительность этапов цикла сдвигаются (см. рис. 3, б, 3б), что обусловлено более поздним прогревом воды и общим температурным режимом в этой зоне [Клишко, 2012].

Если у перловиц *Unio* повышение температуры воды является своеобразным сигналом к началу нереста, то для беззубок *Anodonta* высокие температуры – тормоз нереста [Антонова, 1991]. В дельте Волги гаметогенез начинается в теплое время года (июнь – август), а нерест и откладка яиц в жабры только при снижении температуры воды до 19 °С и ниже. В сентябре в жабрах самок находятся уже зрелые глохидии, и в таком состоянии они перезимовывают в материнском организме. Весной при повышении температуры происходит их вымет в воду с дальнейшим этапом паразитирования на рыбах.

У *A. anatina* из оз. Байкал и озер Забайкалья период размножения начинается в конце весны; гаметогенез длится с мая до августа, а в Забайкалье – с апреля до августа. Жаберная беременность отмечалась с сентября до поздней весны следующего года [наши данные] (см. рис. 3, б, 5–6). Вымет зрелых глохидий в Байкале и Забайкалье начинается поздней весной или в начале лета. Завершение метаморфоза в ювенила проходит в наиболее теплое время года, что сокращает срок их паразитирования на рыбах и увеличивает сезон роста ювенилов.

В субтропическом поясе Португалии были исследованы популяции беззубок, идентифицированные как *Anodonta anatina*. Гаметогенез у них длится с февраля по июнь, жаберная беременность – с мая – июня до сентября – ноября (см. рис. 3, б, 3, 4а-б), созревание глохидиев – в ноябре – декабре и их вымет – с февраля до марта или апреля [Hinsmann et al., 2013]. Интересный слу-

чай размножения у *A. anatina* отмечен в Северной Португалии. Самки, собранные в реке (Tamega River) на стадии жаберной беременности, были с глохидиями только во внешних полужабрах. *A. anatina*, собранные из озера (Fermentelos Lake), необычайно крупных размеров взрослых особей (длиной 19 см) и глохидий (450–566 мкм), были исключительно гермафродитами и в состоянии жаберной беременности с глохидиями в обоих парах внешних и внутренних полужабр [Lopes-Lima et al., 2015]. Способность изменять морфологию внутренних пар полужабр, чтобы приспособить их как дополнительные марсупии для вынашивания глохидий с целью увеличения своей плодовитости, оценивается как проявление чрезвычайной экологической пластичности. Кроме того, их исключительно крупные зрелые глохидии могут иметь более короткий срок паразитизма на рыбах и лучшую выживаемость.

Дополнительные сведения о сроках размножения беззубок *Anodonta piscinalis* (= *A. anatina* (L. 1758) по современной таксономии) и видов рода *Unio* из р. Оки (Центральная Россия) получены из монографической работы В. И. Жадина [1938]. У беззубок гаметогенез длится с апреля до августа, выход яиц в жабры и нерест начинается в сентябре со снижением температуры воды (рис. 4). Сроки жаберной беременности в зависимости от температуры воды делятся с осени до весны или начала лета следующего года. Вымет зрелых глохидиев проходит в мае. Время их паразитирования в жабрах рыб продолжается от 22 до 35 дней при температуре воды 13–20 °С. У *U. tumidus* откладка зрелых яиц в жабры и их оплодотворение происходит в начале мая, у *U. pictorum* – в конце мая. При этом жаберная беременность у обоих видов длится одно и то же время в июне. Выброс зрелых глохидиев также проходит синхронно в течение июля (см. рис. 4).

Анализ обобщенных данных по репродуктивной экологии обсуждаемых видов моллюсков показал, что сроки, продолжительность и особенности их репродуктивных циклов в разных регионах Евразии зависят главным образом от температурного фактора. Репродуктивные адаптации у разных видов направлены на повышение продуктивности, выживание и воспроизводство популяций в различных условиях водной среды.

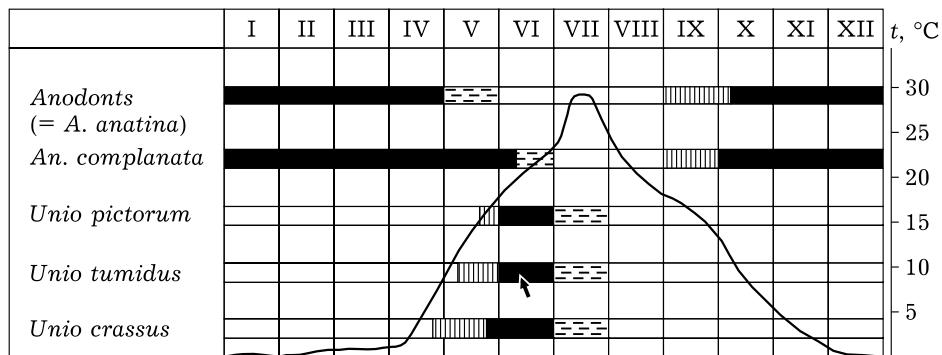


Рис. 4. Сроки размножения беззубок *Anodonta* и перловиц *Unio* (приводятся по В. И. Жадину [1938]). Вертикальная штриховка – нерест, темное заполнение – жаберная беременность, прерывистая горизонтальная штриховка – выброс зрелых глохидиев, кривая линия – тренд температуры воды

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутренний механизм размножения моллюсков определяется воздействием гепариноподобных веществ и нейрогормонов, механизм которых в свою очередь зависит от внешних условий среды [Антонова, 1991]. Воздействие комплекса факторов, главным образом температурного и трофического, на соответствующие внутренние механизмы контролирует и регулирует все этапы репродуктивного цикла. По мнению А. А. Антоновой [1991], исходным типом нереста, видимо, был многократный круглогодичный при обилии тепла и корма. С возникновением климатической сезонности тип нереста становился сезонным (однократным), зависимым от условий среды. Моллюски очень чутко реагируют на изменение температурных условий, поэтому репродуктивные циклы различаются у видов, обитающих в различных географических областях и климатических поясах, имея свои особенности. У групп видов с коротким и длинным периодом вынашивания глохидиев в жабрах самок общей чертой является созревание половых продуктов в теплое время года, а сроки нереста, созревания личинок, жаберной беременности, паразитической стадии на рыбах регулируются температурными условиями. После вымета зрелых глохидиев в воду их дальнейшая судьба с необходимостью паразитирования на подходящих рыбах-хозяевах для завершения метаморфоза в ювенильных моллюсков зависит от наличия и плотности популяций таких рыб.

В репродуктивной стратегии моллюсков отмечены определенные особенности и компромиссы [Young, Williams, 1984b; Bauer, 1987; Зю-

ганов и др., 1990; Антонова, 1991; Smith et al., 2004; Kobayashi & Kondo, 2009; Клишко, 2012; Vikhrev et al., 2019]. Наибольший риск смертности глохидиев существует во время прикрепления и инкапсулирования на жабрах рыб (наличие подходящей рыбы-хозяина, угроза ее иммунной реакции отторжения глохидиев, повреждение или гибель самой рыбы). У глохидиев с кратковременным вынашиванием в жабрах моллюска (*Margaritifera*) и длинным сроком паразитирования с зимованием на рыбах риск выше, чем у тех, которые вынашиваются длительное время (*Anodonta*) и с коротким сроком паразитирования на рыбах. При этом глохидиям первой группы предстоит более длительный период паразитирования, обычно с зимованием на рыбе-хозяине (*Margaritifera*), зато увеличивается возможность расселения вида, и ювенилы, покидающие рыб весной, имеют длительный сезон начального роста. При долговременном вынашивании глохидиев и зимованием их в жабрах самок (*Anodonta*) при выходе ювенилов из рыб весной следующего года период паразитирования на рыбах сокращается и так же, как у первой группы, сезон их начального роста увеличивается.

Наиболее совершенной формой размножения обладают беззубки *Anodonta*. Они используют для размножения максимальное количество теплого времени года, от ранней весны до осени. Вынашивание их глохидиев с зимованием в жабрах самок до весны и короткий период паразитирования на рыбах дают возможность ювенилам использовать максимум теплого времени на развитие и рост. У жемчужниц *Margaritifera* менее совершенная

форма размножения с кратковременным вынашиванием глохидиев и длительным периодом их паразитирования на рыбах. Повышение плодовитости у жемчужниц от 3–10 до 200–400 млн личинок и вынашивание их во всех четырех полужабрах самок малоэффективно при низкой численности подходящих рыб-хозяев, учитывая, что лишь очень незначительная часть глохидиев может прикрепиться на рыбах еще и с риском отторжения в результате иммунной реакции рыб.

Проведенный обзор и анализ данных по размножению видов моллюсков из родов *Margaritifera*, *Unio* и *Anodonta*, обитающих в разных географических регионах, позволили выделить особенности их репродуктивных циклов, связанных с влиянием температурного фактора. Эволюционные адаптации репродуктивной стратегии обсуждаемых видов направлены на увеличение плодовитости, обеспечивающей воспроизводство популяций.

Благодарности

Работа поддержана проектом “Hydrobiology of island water as the factor of evolution of biogeocochemical systems”, № 121032200116-7.

Вклад авторов

Данная работа выполнена одним автором: сбор и обработка фактического материала по моллюскам из Забайкалья, наблюдения в полевых и лабораторных условиях; идея, написание и оформление статьи.

Финансирование

Финансирование работы выполнялось в рамках государственного задания Института природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук (ИПРЭК СО РАН) 2021–2025 гг по проекту “Hydrobiology of island water as factor evolution of biogeocochemical systems”, № 121032200116-7.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе наблюдения за процессом размножения моллюсков проводились в полевых и лабораторных условиях, не требующих какого-либо разрешения.

Конфликт интересов

У автора нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова А. А. Связь репродуктивных циклов унисонид дельты Волги с факторами внешней среды // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 228. С. 12–29.

- Атлас. География. М.: Дрофа, 2017. С. 8–9.
- Богутская Н. Г., Насека А. М., Клишко О. К. Горчак и моллюск: необычный пример межвидовых отношений // Вестн. С.-Перербург. ун-та. 2009. Сер. 3, вып. 3. С. 31–42.
- Властов Б. В. Порционность яйцекладок, фазы размножения и продолжительность эмбриогенеза у видов перловиц (*Unio*) // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М.: Медгиз, 1962. С. 63–83.
- Жадин В. И. Семейство Unionidae. Фауна СССР. Моллюски. М.: Л.: АН СССР, 1938. Т. 4, вып. 1. 170 с.
- Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНТИТЭ-Иллэпром, 1993. 133 с.
- Зюганов В. В., Незлин Л. П., Розанов А. С. Взаимоотношения паразит – хозяин у глохидиев европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Margaritiferidae: Bivalvia) и массовых видов рыб Европейского Севера СССР // Паразитология. 1990. Vol. 24 (4). С. 315–321.
- Клишко О. К. Species diversity and problem of origin of mollusks (Bivalvia, Unionidae) in the Lake Kenon (Transbaikalie) // Abstracts of the conference “Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Ecology, Biogeography and Faunal History”, October 4–6 2004. Vladivostok: Dalnauka, 2004. P. 78–80.
- Клишко О. К. Некоторые данные по репродуктивной биологии двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) и их взаимоотношения с горчаками (Syrinidae) в водоемах Забайкалья // Бюл. Дальневост. Малакологического о-ва. 2012. Вып. 15/16. С. 31–55.
- Обручев В. А. История геологического исследования Сибири. Период первый, обнимающий XVII–XVIII века (Гмелин, Паллас, Георги) // Тр. Комиссии АН СССР по истории знаний. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 53 с.
- Akiyama Y., Iwakuma T. Survival of glochidia larvae of the freshwater Pearl Mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Unionoida), at different temperatures: A comparison between two populations with and without recruitment // Zool. Sci. 2007. Vol. 24. P. 890–893.
- Araujo R., Ramos M. A. Identification of the river blenny *Salaria fluvialis*, as a host to the glochidia of *Margaritifera auricularia* // J. Molluscan Stud. 2000. Vol. 67. P. 128–129.
- Araujo R., Camara N., Ramos M. A. Glochidium metamorphosis in the endangered freshwater mussel *Margaritifera auricularia* (Spedler, 1793): A historical and scanning electron microscopy study // J. Morphol. 2002. Vol. 254. P. 259–265. doi: 10.1002/jmor.10031
- Bauer G. Die Bionomische strategie der Flussperlmuschel // Biologie. 1989. Vol. 19. P. 69–75.
- Bauer G. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel // J. Animal Ecol. 1992. Vol. 61. P. 425–436.
- Bauer G. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida) // J. Animal Ecol. 1994. Vol. 63. P. 933–944.
- Bauer G. Life-history variation of different taxonomic levels of naiads. In Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels, Unionoida // Ecol. Stud. 2001. Vol. 145. P. 83–91.
- Bauer G., Vogel C. The parasitic atage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) 1. Hostresponse to glochidiosis // Archiv für Hydrobiologie. 1987. Vol. 7. P. 393–402.

- Bischoff W. D., Dettmer R., Wachler K. Die Flussper Imusche. Biologie und kulturelle Bedeutung einer neuten vom Aussterben bedrohten Art. Aussterlung, 1986. 64 p.
- Buddensiek V. H., Engel S., Fliesshauer-Rossing, Wächter K. Studies on the chemistry of interstitial water taken from defined horizons in the fine sediments of bivalve habitats in several North German lowland waters II: microhabitats of *Margaritifera margaritifera* L. // Archiv für Hydrobiologie. 1993. Vol. 127. P. 151–166.
- Corwin R. S. Further notes on raising freshwater mussels in enclosures // Transact. Amer. Fisher. Soc. 1921. Vol. 50. P. 307–311.
- Ferreira-Rodriguez N., Akiyama B. Y., Aksanova O., Araujo R., Barnhart C., Bespalaya Yu., Bogan A., Bolotov I., Budha P. B., Clavijo C., Clearwater S. et al. Research priorities for freshwater mussel conservation assessment // Biol. Conservat. 2019. Vol. 231. P. 77–87.
- Frank H., Gerstman S. Declining population of freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) are burdened with heavy metals and DDT/DDE AMBIO: A // J. Human Environment. 2007. Vol. 36 (7). P. 521–574.
- Geist J. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology // Hydrobiologia. 2010. Vol. 644. P. 69–88. doi: 101007/s10750-010-1090-2
- Geist J., Auerwald K. Physicochemical stream bed characteristic and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) // Freshwater Biol. 2007. Vol. 55. P. 2299–2316.
- Geist J., Kiehn R. Host parasite interaction in pligotrophic stream ecosystems; the role of life history strategy and ecological niche // Mol. Ecol. 2008. Vol. 17. P. 997–1008.
- Hastie L. C., Young M. R. Conservation of the freshwater pearl mussel. 2. Relationship with salmonids. Conservin Natura. Rivers Conservation Techniques. Series No 3. English Nature. Peterborough, 2003. 44 p.
- Helama S., Valovirta I. The oldest recorded animal in Finland: ontogenetic age and growth in *Margaritifera margaritifera* (L. 1758) based on internal shell increments // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 2008. Vol. 84. P. 20–30.
- Higgins E. Freshwater mussel investigations // Rep. Comm. Fish. 1930. App. 10. P. 670–672.
- Hinsmann M., Lopes-Lima M., Teixeira A. et al. Reproductive cycle and strategy of *Anodonta anatina* (L., 1758): Notes on hermaphroditism // J. Exp. Zool. 2013. Part A: Ecol. Generic and Physiol. Vol. 319. P. 378–390. doi: 10.1002/jez,1995
- Iwakuma T. The ecology of parasitic glochidia of the freshwater mussel *Margaritifera laevis* (Haas) // Sci. Rep. 1968. Vol. 17. P. 1–21.
- Karna D. W., Millermann R. E. Glochidiosis of salmonids fishes. III. Comparative susceptibility to natural infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritanidae) and associated histopathology // J. Parasitol. 1978. Vol. 64. P. 528–537.
- Kat P. W. Parasitism and the UNIONACEA (Bivalvia) // Biol. Rev. 1983. Vol. 59. P. 189–207.
- Klishko O. K., Bogan A. E. The conservation status of the freshwater Pearl Mussel *Margaritifera dahurica* in Far Eastern Russia // Ellipsaria. 2015. Vol. 15. N 2. P. 31–33.
- Kobayashi O., Kondo T. Reproductive ecology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera togakushiensis* (Bi-valvia Margaritiferidae) in Japan // Venus. 2009. Vol. 67 (3-4). P. 189–197.
- Lopes-Lima M., Hinsmann M., Teixeira A., Varandas S., Machado J., Sousa R., Froufe E. The strange case of the tetragenous *Anadonta anatina* // J. Exp. Zool. Part A: Ecol. Genet. Phisiol. 2015. P. 1–5. doi: 10.1002/jez.1995
- Miguel E., Monserrat S., Fernandez C. et al. Growth models and longevity of pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in Spain // Can. J. Zool. – Rev. Canadienne de Zoologie. 2004. Vol. 82. P. 1370–1379.
- Mutvei H., Westermark T. How environmental information can be obtained from naiad shells. In Bauer G. & Wächtler K. (eds). Ecology and evolutionary biology of the freshwater mussels Unionoidea // Ecol. Stud. Heidelberg: Springer Verlag, 2001. Vol. 145. P. 367–379.
- Popov I. Y., Ostrovsky A. N. Differences in the Lifespan of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* as Evidence for the Infeasibility of Negligible Senescence (Based on Data for St. Petersburg and Leningrad Oblast) // Advan. Gerontol. 2011. Vol. 1 (2). P. 179–185.
- Smith C., Reihard M., Jurajda P., Przybylski M. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // J. Zool. 2004. Vol. 262. P. 107–124.
- Smith C., Reynolds J. D., Sutherland W. J., Jurajda P. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decision of bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behavior. Ecol. Sociobiol. 2000. Vol. 48. P. 29–35.
- Sterki V. Some note on the genital organs of Unionidae with reference to systematics // Nautilus. 1895. Vol. 9. P. 91–94.
- Tedla S., Fernando C. H. Observations on the glochidia of *Lampsilis radiata* (Gmelin) infesting yellow Perch, *Perca flavescens* (Mitchill) in the Bay of Quinte, Lake Ontario // Can. J. Zool. 1969. Vol. 47. P. 705–712.
- Vikhrev I. V. et al. Fish hosts, glochidia features and life cycle of the endemic freshwater pearl mussel *Margaritifera dahurica* from the Amur Basin // Sci. Rep. 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44752-9>
- Wächtler K., Dreher-Mansus M. C., Richter T. Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionoidea). In: Bauer G., Wächtler K., editors. Ecology and Evolution of the freshwater mussel Unionoidea. Heidelberg: Springer-Verlag // Ecol. Stud. 2001. Vol. 145. P. 93–125.
- Watters G. T. A Brief Look at Freshwater Mussel (Unionacea) Biology. In: Freshwater Bivalve // Ecotoxicology. New York: CRC Press, 2006. P. 51–64.
- Watters G. T., O'Dee S. H. Glochidia of the freshwater mussel *Lampsilis* overwintering on fish hosts // Moluscan Stud. 1999. Vol. 65. P. 453–459.
- Watters G. T., O'Dee S. H. Glochidial release as a function of water temperature: beyond bradyicty and tachydicty // Proceedings of the conservation captive care, and propagation of freshwater mussels symposium. Ohio: Ohio Biological Survey, 2000. P. 135–140.
- Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *M. margaritifera* L. in Scotland. I. Field studies // Archives Hydrobiolology. 1984a. Vol. 99. P. 405–422.
- Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *M. margaritifera* L. in Scotland. II. Laboratory studies. Archives // Hydrobiolgy. 1984b. Vol. 100. P. 29–43.

Reproductive ecology of bivalve mussels from genera *Margaritifera*, *Unio* and *Anodonta* (Margaritiferidae, Unionidae): review and analysis

O. K. KLISHKO

Institute of Natural Resources Ecology and Cryology of SB RAS
16a, Nedoresova st., Chita, 672014, Russia
E-mail: olga_klishko@mail.ru

A generalization of the available information in the reproductive ecology of widespread bivalve from the families Margaritiferidae and Unionidae during the most vulnerable period of reproduction in their complex life cycle has carried out. In the course of data analysis, the features of evolutionarily adaptive strategy of mollusks to various environmental conditions and relationships with fish are revealed. From a detailed review and analysis of the reproductive cycles of mollusks from the genera *Margaritifera*, *Unio* and *Anodonta*, it is revealed that in the boreal region from subarctic and temperate continentalal to subtropical climates the temperature is the main factor regulating all stages and timing of the reproductive process.

Key words: bivalves, reproductive cycles, adaptive strategy, environment factors, fish-host.