

## Особенности размножения битиний (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири)

Е. А. СЕРБИНА

Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

### АННОТАЦИЯ

Приведены результаты многолетних исследований размножения популяции переднежаберного моллюска *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1842) в устье р. Каргат (бассейн оз. Чаны). Представлены данные о сроках и продолжительности репродуктивного периода *O. troscheli* в разные годы с учетом температурного режима водоема. Даны количественные характеристики размножения битиний в естественных условиях юга Западной Сибири. Данные, полученные в естественных условиях, дополнены результатами лабораторных наблюдений. Выявлено снижение числа яйцевых капсул в кладках к концу размножения. Изучена продолжительность эмбрионального развития *O. troscheli* при разных температурных условиях. Представленные в работе экологические аспекты размножения битиний для Западной Сибири исследованы впервые.

К настоящему времени биология размножения переднежаберных моллюсков (Prosobranchia) более полно изучена в морских экосистемах [1–4], а сведения о размножении пресноводных представителей этого подкласса редки. Отдельные вопросы размножения моллюсков семейства Bithyniidae изучали ранее, однако эти сведения до сих пор остаются фрагментарными. Анализ имеющихся литературных данных о сезонной динамике размножения моллюсков семейства Bithyniidae выявил расхождение мнений авторов относительно сроков начала и продолжительности периода размножения. По одним данным [5], откладка яиц у битиниид осуществляется один раз за сезон. Другие авторы считают, что битинииды способны откладывать яйцевые капсулы несколько раз за лето [6, 7]. Однако многолетние исследования размножения битиниид до сих пор единичны [8, 9], а в Западной Сибири они вообще не проводились.

Распространение, демографическую структуру популяций моллюсков семейства Bithyniidae, их плодовитость и зараженность трематодами в водоемах Новосибирской области мы изучаем с 1994 г. [10–12]. В районах исследования семейство Bithyniidae представлено двумя видами: *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) и *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1842). Поскольку битинииды не совершают дальних миграций [13], то они и размножаются в тех же биотопах, в которых обитают, т. е. в мелководных, хорошо прогреваемых и богатых растительностью. По нашим наблюдениям, *O. troscheli* предпочитают пойменные заливы с илистыми грунтами, богатыми органикой, а *B. tentaculata* – проточные участки [14].

В настоящей работе экологические аспекты размножения битиний в естественных условиях юга Западной Сибири рассмотрены на примере одного вида – *O. troscheli*. До 1967 г. этих моллюсков относили к политипическо-

му виду *Bithynia leach* (Scheppard, 1823) [15], в 1987 г. вид *B. troscheli* (Paasch, 1842) отнесен к роду *Codiella* (Monterosato, 1894) [16], а с 1995 г. – к роду *Opisthorchophorus* (Beriozkina et al., 1995) [17].

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изменчивость количества яйцевых капсул в кладках битиний в условиях водоема изучена в июле 1995 г. С этой целью собраны растения с кладками битиний с двух изолированных участков р. Каргат: в среднем течении и на приустьевых участках (бассейн оз. Чаны). В биотопах, где обнаружены кладки битиний, макрофиты представлены в основном рогозами (*Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L.) и тростником (*Phragmites australis* Cav.); в отдельные годы – водокрасом обыкновенным (*Hydrocharis morsusraanae* L.) и рдестами (*Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. lucens* L.). На первом участке в среднем течении р. Каргат (около пос. Верх-Каргат) собрано и исследовано 148 кладок. Вокруг места сбора кладок на площади 50 м<sup>2</sup> собраны все моллюски семейства Bithyniidae. Видовое определение показало, что все они принадлежат к виду *B. tentaculata*, т. е. предположительно, все собранные кладки отложены моллюсками этого вида. На втором участке собрано и исследовано 228 кладок. Видовое определение битиний, собранных при декадных учетах их численности на приустьевых участках р. Каргат в 1995 г., показало, что все моллюски относятся к одному виду *O. troscheli*, что дает нам основание отнести все собранные кладки к этому виду. Кладки изучали в живом виде сразу после сбора. Во всех собранных кладках подсчитывали число яйцевых капсул. Количественные пробы моллюсков семейства Bithyniidae собирали 1–2 раза в декаду в пойменных участках устья р. Каргат с мая по сентябрь в 1995–2002 гг. На глубине 30–50 см моллюсков собирали вручную с использованием квадратной рамки площадью 0,25 м<sup>2</sup> [18].

Наблюдения за размножением битиний проведены с мая по сентябрь в 1995–2002 гг. в приустьевых участках р. Каргат и в лабораторных условиях при аквариумном содержании моллюсков группами. С целью коли-

чественного учета кладок моллюсков семейства Bithyniidae в приустьевых участках р. Каргат мы выбрали четыре контрольных участка площадью по 0,5 м<sup>2</sup>, которые располагались как в проточной части реки, так и в заводи, заросшей тростником. Учет кладок проведен с 29 мая по 30 июля 1996 г., с интервалом 1–2 сут. Обнаруженные кладки из водоема не изымались. Поскольку количество кладок на контрольных участках достоверно не различалось, ниже приведены средние значения. Данные представлены в расчете на 1 м<sup>2</sup>. С этих же участков проведены сборы моллюсков семейства Bithyniidae. Собранных моллюсков доставляли в лабораторию, где определяли их видовую принадлежность, согласно рекомендациям Г. В. Березкиной с соавторами [17], а также изучали их плодовитость.

Поскольку наблюдения в естественных условиях водоема не позволяют выяснить продолжительность размножения отдельных особей, проведены лабораторные исследования размножения 1216 *O. troscheli* с мая по август 1996 и 2002 гг. при естественном освещении. В аквариумах содержали только половозрелых моллюсков с высотой раковины более 6,0 мм. В 1996 г. моллюсков для лабораторных наблюдений собирали с 29 мая по 16 июня. В эксперименте участвовало 349 моллюсков, собранных с 17 участков площадью по 0,5 м<sup>2</sup>. В 2002 г. сборы моллюсков ( $n = 867$ ) проведены с 6 июня по 24 июля с 36 участков такой же площади. Формирование 53 групп *O. troscheli* проведено на основании распределения моллюсков на приустьевых участках р. Каргат. Моллюсков, собранных с разных участков, содержали в отдельных аквариумах до второй декады августа, независимо от даты сбора. Количество моллюсков в каждом аквариуме составляло от 3 до 48 особей. Условия содержания максимально приближены к природным. Аквариумы заполняли речной водой и растениями: роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), рдесты (*Potamogeton*), ряски (*Lemna*). Объем воды соответствовал количеству моллюсков в аквариумах из расчета не менее 100 мл воды на особь. Уровень воды в аквариумах составлял от 6 до 10 см. Количество отложенных кладок и число яйцевых капсул в них регистрировали ежедневно. Исследовано 420 кладок. Рассчитаны: среднее число яйцевых кап-

сул в кладке и ошибка средней, количество отложенных кладок на одного моллюска и среднее число яйцевых капсул на одного моллюска в каждом аквариуме. Проведено сравнение кладок *O. troscheli* по количеству яйцевых капсул, отложенных в условиях лаборатории ( $n = 420$ ), и кладок ( $n = 228$ ), собранных из водоема.

Продолжительность эмбрионального развития *O. troscheli* изучена в условиях лаборатории. При индивидуальном содержании в чашках Петри 14 *O. troscheli* отложили кладки утром 10 июля 2002 г. Из одновозрастных кладок сформировали две группы. В дальнейшем кладки разных групп содержали в двух помещениях, различающихся по температурному режиму: в лаборатории и на веранде. В лаборатории у затененного западного окна содержали кладки первой группы (98 яйцевых капсул). Кладки второй группы (89 яйцевых капсул) были освещены большую часть дня яркими лучами солнца, поскольку располагались у восточного окна (веранда). Температуру воды в чашках Петри измеряли 5 раз в день (в 10, 13, 16, 19, 22 ч). Наблюдения за развитием и ростом эмбрионов моллюсков и их измерения проведены 16, 22 и 27 июля под биноклем МБС-9.

Наблюдения за ростом и развитием зародышей *O. troscheli* позволили дифференцировать в их эмбриональном развитии следующие

стадии: 1) зародыши от стадии зиготы до стадии бластулы размером до 0,25 мм; 2) зародыши с эмбриональной раковиной в виде колпачка размером 0,3–0,75 мм; 3) зародыши на завершающей стадии развития размером 0,8–1,0 мм. Размер молодых моллюсков, завершивших эмбриональное развитие и покинувших яйцевые капсулы, 0,9–1,1 мм.

Описание *O. troscheli* дано по 50 яйцевым капсулам, отложенным в лаборатории при индивидуальном содержании моллюсков. Измеряли длину и ширину яйцевых капсул (или их диаметр) и основной индекс яйцевых капсул (отношение их длины к их ширине) [19]. Морфология кладок (длина, ширина и высота кладки) изучена в лабораторных условиях, промеры сделаны под биноклем МБС-9.

Температуру воды в р. Каргат измеряли 3 раза в день (в 9, 15 и 21 ч) во все годы исследований. На основании этих сведений рассчитывали среднесуточные и среднедекадные температуры.

Статистический анализ материала проведен в соответствии со стандартными методами одномерной статистики согласно рекомендациям Г. Ф. Лакина [20].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Температурный режим р. Каргат в годы исследований приведен в табл. 1. Наиболее

Т а б л и ц а 1  
Среднесуточные температуры воды (°С) в устье р. Каргат в 1995–2002 гг.

Месяц	Декада	Год						
		1995	1996	1997	1998	1999	2000	2002
Апрель	III	7,9	–	11,7	–	–	–	–
	I	12,2	10,6	11,8	7,7	–	–	–
Май	II	13,9	11,9	12,6	17,6	14,7	–	–
	III	16,3	12,6	22,4	12,9	19,7	–	–
	I	14,4	17,3	21,4	21,9	20,0	18,4	17,9
Июнь	II	17,2	20,0	17,4	19,2	23,9	19,9	20,7
	III	19,7	22,2	20,5	22,7	18,8	24,6	21,6
	I	23,8	23,0	20,9	23,9	23,3	22,4	20,8
Июль	II	23,7	25,6	20,9	24,1	25,0	20,7	20,1
	III	21,9	24,4	21,6	22,7	23,6	21,4	20,8
	I	22,3	23,0	20,9	22,9	20,0	23,5	19,8
Август	II	22,3	17,5	19,4	17,9	18,8	20,8	18,7
	III	16,9	15,0	15,5	13,1	19,0	17,6	16,8
	I	16,5	11,2	11,9	11,7	–	–	–
Сентябрь	II	13,1	11,5	13,8	–	–	–	–
	III	7,6	–	–	–	–	–	–

теплое лето было в 1999 г. (1924 градусо-дней); несколько холоднее – в 1996, 1998 и 2000 гг. (от 1880 до 1893 градусо-дней) и наиболее холодное – в 1997 и 2002 гг. (1785 и 1772 градусо-дней соответственно).

### Особенности морфологического строения кладок *O. troscheli*

В отличие от кладок легочных моллюсков, обитающих в тех же биотопах, сем. Vithuniidae не имеют общей оболочки – синкапсулы. Их яйцевые капсулы слипаются друг с другом неослизненными оболочками. Обычно кладка представляет собой группу склеившихся яйцевых капсул, расположенных в одной горизонтальной плоскости, образующих двухрядный шнур, однако встречаются одно- и трехрядные или комбинированные, когда двухрядные переходят в одно- или трехрядные.

Ширина двухрядных кладок, отложенных *O. troscheli* при лабораторном содержании, варьировала от 2,25 до 2,50 мм, высота – 0,80–1,00 мм. Длина кладок увеличивается с количеством яйцевых капсул (корреляция 0,98). Доля комбинированных кладок не превышала 1,2 %. Яйцевые капсулы при выходе из гонодукта имеют сферическую форму, но после прикрепления к субстрату приобретают форму многогранника. В целом кладка имеет форму ленты с ровными краями и выпуклым слабобугристым верхом. Одиночные яйцевые капсулы, не прикрепленные к субстрату, сохраняют форму шара, а прикрепленные – полушара.

Размеры яйцевых капсул *O. troscheli* вдоль кладки варьировали от 0,75 до 1,85 мм (средняя  $1,17 \pm 0,26$ ). Размеры яйцевых капсул поперек кладки варьировали от 1,00 до 2,25 мм ( $1,34 \pm 0,34$ ). Основной индекс яйцевых капсул варьировал даже в одной кладке от 0,58

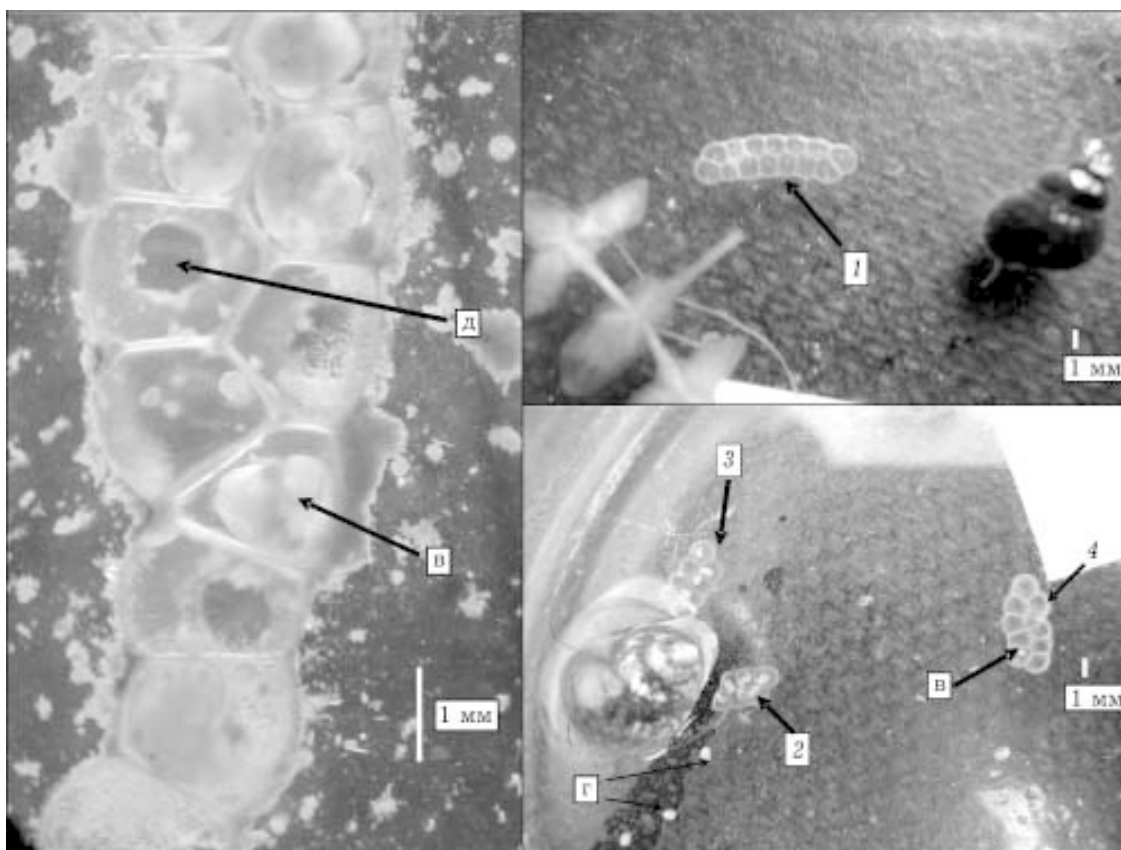


Рис. 1. Разновозрастные кладки *Opisthorchophorus troscheli*: 1 – молодая, возраст 20 ч, 2 – 16 сут, 3 – 18 сут, 4 – “покинутая кладка”, возраст 21 сут; в – молодой моллюск, завершивший эмбриональное развитие, перед выходом из яйцевой капсулы; г – молодые моллюски, завершившие эмбриональное развитие и покинувшие кладку; д – “покинутая” яйцевая капсула.

до 1,25 мм ( $0,88 \pm 0,14$ ). Яйцевые капсулы заполнены вязкой жидкостью, которая около 50 ч сохраняет беловатый оттенок, затем становится прозрачной. Свежеотложенные кладки, сохраняющие беловатый оттенок, мы называем молодыми (рис. 1). Каждая яйцевая капсула содержит по одному, а иногда и по два яйца. На верхней стенке яйцевой капсулы имеется округлое матовое пятно – капсульная крышечка, предназначенная для выхода молоди. Завершив эмбриональное развитие, молодь выходит в водоем из каждой капсулы индивидуально. По мнению Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатова, молодые моллюски для этого прогрызают отверстие в своде капсулы [21].

### Изменчивость яйцекладок битиний по количеству яйцевых капсул

Количество яйцевых капсул в яйцекладках битиний, собранных из водоема, варьировало от 2 до 55 шт. (рис. 2). Трехрядные кладки отмечены только у *B. tentaculata*, их доля составила 3,8 %. Большинство кладок *B. tentaculata* (91,9 %), обнаруженных в естественных условиях, содержало от 6 до 32 яйцевых капсул, а 93,4 % кладок *O. troscheli* – от 4 до 22. Средний размер кладок у *B. tentaculata* ( $18,4 \pm 0,76$  яйцевых капсул)

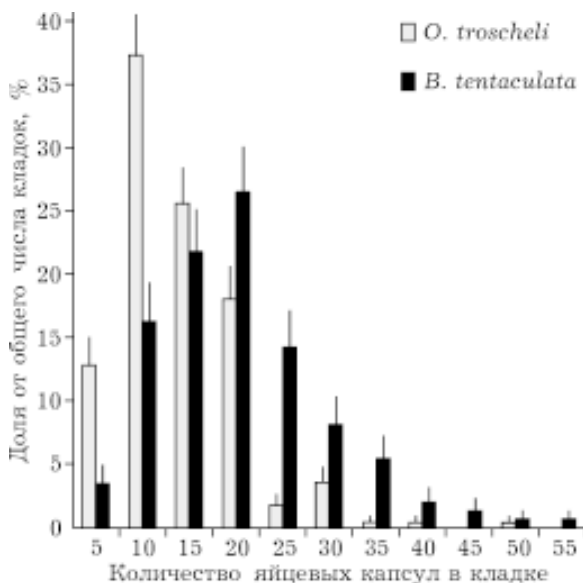


Рис. 2. Распределение кладок с разным количеством яйцевых капсул в популяциях *Bithynia tentaculata* и *Opisthorchophorus troscheli*.

достоверно выше, чем средний размер кладок *O. troscheli* ( $11,9 \pm 0,43$ ,  $df = 238$ ;  $p < 0,0001$ ).

В лабораторных условиях количество кладок *O. troscheli* обратно пропорционально числу их яйцевых капсул. Средний размер кладок *O. troscheli*, собранных из водоема и полученных при аквариумном содержании моллюсков в составе группы, одинаков –  $11,9 \pm 0,43$  и  $11,2 \pm 6,2$  яйцевых капсул соответственно ( $df = 599$ ;  $p = 0,08$ ). Таким образом, проведенное сравнение показало, что кладки *O. troscheli* в среднем состоят из 12 яйцевых капсул.

Доли маленьких кладок *O. troscheli* (содержащих до 12 яйцевых капсул) преобладали в обеих выборках: “лабораторная” – 62,4 % и из водоема – 60,1 % (рис. 3). Однако в маленьких кладках содержится не более 40 % яйцевых капсул.

### Сроки размножения *O. troscheli* в приустьевых участках р. Каргат

При видовом определении битиний, собранных на приустьевых участках р. Каргат, в результате декадных учетов численности выявлено, что моллюски репродуктивного возраста относятся к двум видам – *O. troscheli* и *B. tentaculata*. Плотность *O. troscheli* за один весенне-летний сезон варьировала от 38 до 153 экз./м<sup>2</sup> в отдельные декады. Моллюски *B. tentaculata* в тех же биотопах единичны – не более 10 экз. за весь сезон, а на контрольных участках не обнаружены ни разу.

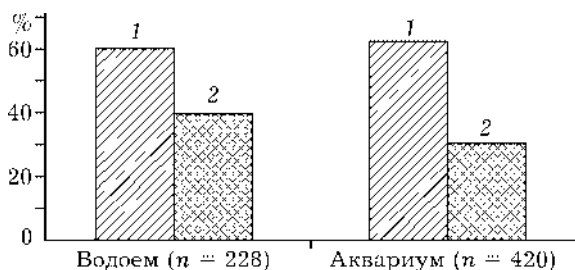


Рис. 3. Сравнительная характеристика соотношений доли маленьких кладок *Opisthorchophorus troscheli* и яйцевых капсул в них между кладками, взятыми из водоема, и кладками, отложенными в лаборатории.

1 – доля кладок в выборке, содержащих от 1 до 12 яйцевых капсул, 2 – доля яйцевых капсул в них.

Поскольку в исследованных биотопах доминировали моллюски вида *O. troscheli*, то и обнаруженные там кладки, вероятнее всего, принадлежали к этому виду.

Основным признаком, характеризующим репродуктивный период *O. troscheli*, по нашему мнению, является наличие в водоеме молодых яйцекладок, а их отсутствие свидетельствует о завершении периода размножения. Многолетние наблюдения с мая по сентябрь в приустьевых участках р. Каргат показали, что первые яйцекладки *O. troscheli*, свидетельствующие о начале размножения, отмечены во 2-й декаде июня (1995, 1997, 1998, 2002 гг.) или в последние дни мая (1996, 1999 и 2000 гг.). Первые кладки битинид в водоеме зарегистрированы при температуре воды выше 17 °С. Завершение размножения *O. troscheli*, о котором свидетельствуют последние молодые яйцекладки (за сезон), обнаружены не позже 2-й декады июля во все годы исследований. Температурный режим водоема менялся в разные годы. Так, например, в 1995, 1996, 1998 и 1999 гг. температура воды в водоеме со 2-й декады июля снижалась, а в 1997, 2000 и 2002 оставалась прежней (см. табл. 1), однако сроки окончания размножения во все годы наблюдений оставались постоянными.

По темпам появления молодых кладок в водоеме ежегодно в репродуктивном периоде *O. troscheli* выделяются три этапа: начальный, массовый и завершающий. В начале периода размножения яйцекладки в водоеме единичны, затем их численность резко возросла, что может свидетельствовать о массовом размножении моллюсков обследуемой популяции. Снижение числа молодых яйцекладок в водоеме – основная характеристика завершающего этапа репродуктивного периода. Максимальное количество кладок на 1 м<sup>2</sup> существенно различалось по годам: от 10 шт./м<sup>2</sup> (1997 и 1998 гг.), 26 (1995 г.), 36 (1999 г.) до 200 шт./м<sup>2</sup> (1996, 2002 гг.). Однако во все годы наблюдений массовое откладывание яиц *O. troscheli* отмечено с 3-й декады июня по 1-ю декаду июля включительно. Можно предположить, что это определялось температурным режимом водоема. Действительно, от 2-й к 3-й декаде июня, как правило, температура воды в реке повышалась на 1–3°, однако массовое размно-

жение *O. troscheli* в те же сроки отмечено и в 1999 г., когда зарегистрировано понижение среднесуточных температур воды на 5 °С. Сроки массового размножения в обследуемой популяции не изменялись и в годы с более ранним началом размножения. Однако они всегда совпадали с периодом, когда продолжительность светлой фазы суток максимальна. С 10 июля количество кладок *O. troscheli* в водоеме уменьшалось во все годы исследования, а после 20 июля, когда продолжительность светлой фазы суток снижается до 16 ч 20 мин, молодые кладки не обнаружены ни разу. Следует заметить, что в лабораторных условиях некоторые моллюски *O. troscheli* способны отложить яйцевые капсулы в конце июля или начале августа при искусственном увеличении продолжительности светлой фазы суток до 17–18 ч. Однако эти случаи единичны.

#### **Количественная характеристика размножения популяции *O. troscheli* в приустьевых участках р. Каргат**

О сезонной динамике размножения популяции *O. troscheli* в водоеме мы судим по динамике появления новых кладок. В 1996 г. первые молодые яйцекладки *O. troscheli* обнаружены 29 мая при среднесуточной температуре воды 17,2 °С. В мае число новых кладок увеличивалось в среднем на (14,3 ± 3,6) шт./м<sup>2</sup> за сутки. В 1-й декаде июня каждые сутки прибавлялось в среднем по (12,1 ± 2,8) шт./м<sup>2</sup>. К концу 1-й декады, когда численность кладок на контрольных участках превысила 150 на 1 м<sup>2</sup>, появление новых снизилось почти вдвое. В течение 2-й декады июня количество кладок увеличивалось за сутки в среднем на (6,3 ± 1,6) шт./м<sup>2</sup>. Количество кладок достигло 200 на 1 м<sup>2</sup>. В 3-й декаде июня количество новых кладок увеличивалось за сутки в среднем на (10,1 ± 2,5) шт./м<sup>2</sup>. Количество кладок на контрольных участках оставалось прежним (~200 на 1 м<sup>2</sup>). В 1-й декаде июля темпы образования новых кладок были примерно такими же (в среднем по (9,7 ± 2,4) шт./м<sup>2</sup> за сутки). Поскольку темпы образования новых кладок на контрольных участках были практически равными, вероятно, в 3-й декаде июня и в 1-й декаде июля было достигнуто динамическое равновесие,

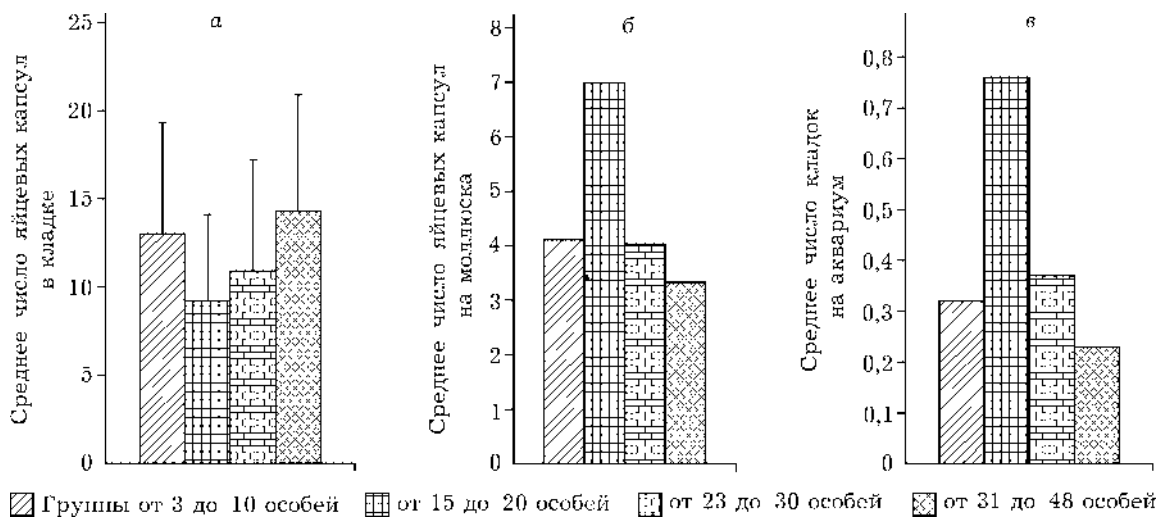


Рис. 4. Плодовитость *Opisthorchophorus troscheli* при содержании группами в аквариумах (плотность посадки 100 мл воды на моллюска).

т. е. количество молодых кладок примерно равно количеству “покинутых”. Во 2-й декаде июля на контрольных участках отмечено уменьшение количества кладок почти вдвое, что связано со снижением темпов образования новых кладок до  $(3,1 \pm 0,8)$  шт./м<sup>2</sup> за сутки. В 3-й декаде июля появления новых кладок не отмечено. Следует заметить, что в 3-й декаде июля и в начале августа в водоеме, как и на контрольных участках, встречались яйцекладки моллюсков *O. troscheli*, но отложены они были не позже 2-й декады июля, о чем свидетельствовали размеры эмбрионов.

На основании полученных данных подсчитано, что за период размножения 1996 г. (с 3-й декады мая по 2-ю декаду июля) моллюсками *O. troscheli* отложено в среднем 455 яйцекладок на 1 м<sup>2</sup>. Если учесть, что одна кладка *O. troscheli* содержит в среднем 12 яйцевых капсул, то на приустьевых участках р. Каргат за период размножения 1996 г. на 1 м<sup>2</sup> развивалось в среднем 5414 эмбрионов моллюсков.

#### Размножение моллюсков *O. troscheli* при экспериментальном содержании в лаборатории

В условиях лаборатории проведены наблюдения за 1216 моллюсками, объединенными в 53 группы. Количество отложенных ими

кладок варьировало от 1 до 33 в разных группах; в среднем 8,6 и 7,6 кладок на группу в 1996 и 2002 гг. соответственно. В аквариумах, стоящих у окна и хорошо освещенных солнечными лучами, кладки располагались на боковых стенках. В других аквариумах, на которые падал рассеянный свет, кладки отложены на самые освещенные стенки. Замечено, что во всех аквариумах кладки отложены в непосредственной близости друг от друга, что ранее отмечено в условиях водоема [10]. Глубина расположения скоплений кладок была разной. Около трети кладок  $(31,6 \pm 2,3)$  % отложены у поверхности воды (до 2 см глубины). На глубине от 2 до 8 см отложено  $(26,4 \pm 2,2)$  % кладок. Почти половина кладок  $(42,1 \pm 2,4)$  % находились глубже 8 см или на дне аквариумов.

По данным 1996 г., прослежены динамика числа кладок и их изменчивость по количеству яйцевых капсул в аквариумах, содержащих разное количество моллюсков. Все кладки ( $n = 146$ ) отложены со 2 по 21 июня. Несмотря на то что плотность посадки моллюсков практически одинакова, замечено, что моллюски, содержавшиеся группами от 3 до 10 особей, отложили по 2–3 кладки на аквариум (в среднем 2,4 шт.). Эти кладки состояли в среднем из  $13,2 \pm 6,3$  яйцевых капсул (рис. 4, а), максимально – 38.

Моллюсками, содержавшимися группами от 15 до 20 особей, отложено гораздо больше кладок (от 7 до 20) на аквариум (в сред-

нем 13,4). Кладки, отложенные этими моллюсками, немного меньше и содержали в среднем  $9,3 \pm 4,9$  капсул, максимально – 31. Увеличение состава группы не всегда приводило к увеличению количества кладок. Так, например, моллюски, содержавшиеся группами от 23 до 30, отложили от 1 до 20 кладок на аквариум (в среднем 9,5). Кладки состояли в среднем из  $10,8 \pm 6,4$  яйцевых капсул, максимально – 28. А группы моллюсков в составе от 31 до 48 особей отложили от 5 до 13 кладок на аквариум (в среднем 9,3). Эти кладки содержали несколько больше яйцевых капсул как в среднем ( $12,7 \pm 6,6$ ), так и максимально – 55.

На основании исследований, выполненных в 1996 г., установлено, что *O. troscheli*, содержащиеся в аквариумах, отложили кладки не позднее 14 сут после изъятия моллюсков из водоема. Статистический анализ полученных данных показал, что кладки по среднему количеству яйцевых капсул достоверно не различаются. Больше всего кладок отложено моллюсками, которые содержались группами по 15–20 особей (рис. 4, б). В этих же аквариумах среднее число яйцевых капсул на моллюска почти вдвое больше, чем в остальных (рис. 4, в).

#### Сезонная изменчивость яйцекладок *O. troscheli* по количеству яйцевых капсул

По материалам, полученным при содержании моллюсков группами в лабораторных условиях в 2002 г., изучена сезонная изменчивость яйцекладок *O. troscheli* по количеству яйцевых капсул. С 1-й декады июня к

середине июля уменьшается размер кладок ( $p = 0,001$ ) как максимальный, так и средний (табл. 2). Соотношение кладок с разным количеством яйцевых капсул – маленьких (1–12) и больших (13–55) – изменялось на протяжении периода размножения. Если доля маленьких кладок увеличивалась к концу размножения на 15 % (от 62,1 % в 1-й декаде июня до 76,9 % во 2-й декаде июля), то доля яйцевых капсул, входящих в них, увеличилась вдвое (от 28,8 до 60 % соответственно). Количество откладываемых кладок также изменялось в течение репродуктивного периода. Моллюски, собранные в июне, откладывали в среднем от 0,20–0,23 до 0,63 кладок на одну особь; в начале июля количество кладок на моллюска снизилось до 0,51, а к середине июля – до 0,16. В конце июля моллюски *O. troscheli* прекратили откладывать кладки.

#### Продолжительность эмбрионального развития *O. troscheli*

Известно, что для моллюсков, кладки которых находятся во внешней среде, продолжительность эмбрионального развития зависит от абиотических факторов, прежде всего от температуры окружающей среды. Нами изучена продолжительность эмбрионального развития *O. troscheli* в лабораторных условиях при естественном освещении, но при разных температурных режимах. Среднесуточные температуры в лаборатории варьировали от 15,2 до 23,6 °С, а на веранде – от 14,2 до 25,4 °С (рис. 5). Ежедневное сравнение среднесуточных температур показало,

Т а б л и ц а 2

Плодовитость *O. troscheli* при содержании их в составе группы (2002 г.)

Дата сбора моллюсков	Количество повторностей	Число кладок на моллюска	Число яйцевых капсул на моллюска	Размер кладки		Количество моллюсков <i>n</i>
				максимальный	средняя $x \pm m$	
Июнь: 1-я декада	5	0,20	2,98	55	15,1±10,1	147
2-я »	6	0,23	2,76	51	13,1±9,1	188
3-я »	8	0,63	5,82	35	10,2±7,5	126
Июль: 1-я »	5	0,51	5,47	28	11,2±6,5	192
2-я »	8	0,16	1,33	15	8,3±3,9	162
3-я »	4	–	–	0	–	52
Всего	36				10,4	867



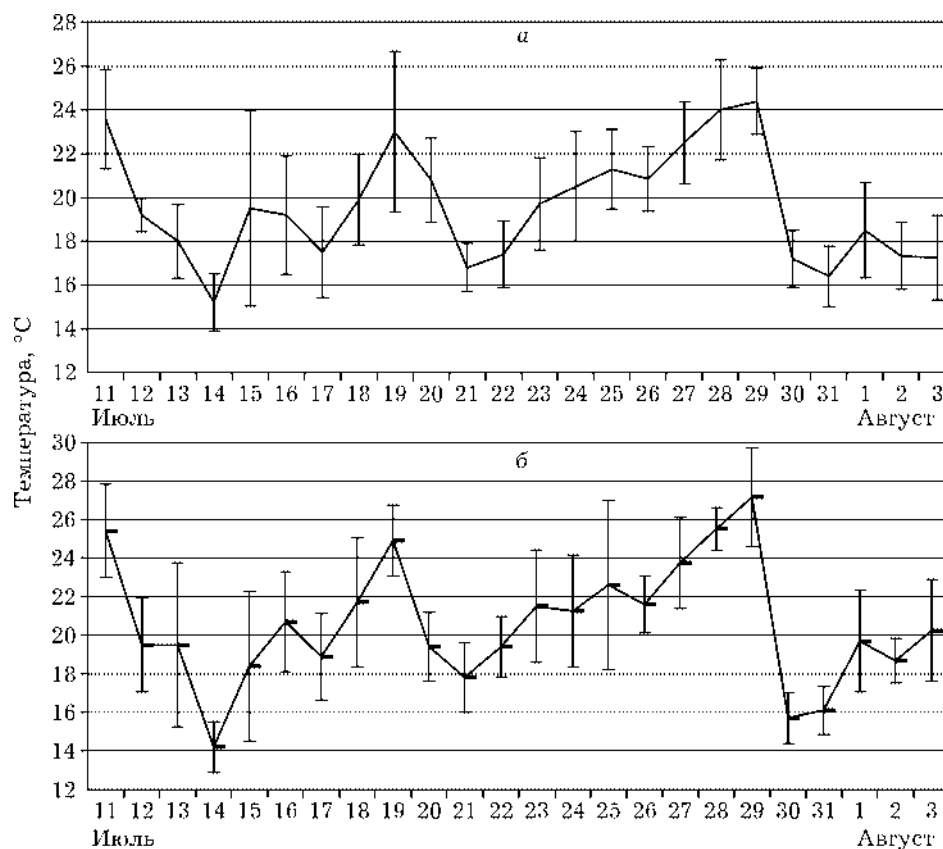


Рис. 5. Динамика среднесуточных температур с 11 июля по 3 августа 2002 г.: а – в лаборатории, б – на веранде.

что в лаборатории они ниже на 0,3–2,7 °С, чем на веранде. Отмечена разная динамика температурного режима в экспериментальных помещениях. Как правило, в лаборатории минимальные температуры регистрировали утром в 10 ч (12 дней из 18), а максимальные – в 16 ч. Для температурного режима веранды характерны минимальные температуры в 22 ч (15 дней), а максимальные – с 13 до 16 ч.

Результаты исследования яйцевых капсул обеих групп на 6-е сут (16 июля) показали, что около трети зародышей находились на стадии двух-четырех бластомеров, остальные достигли стадии бластулы. Размеры эмбрионов в обеих группах варьировали от 0,15 до 0,25 мм, и отличались их средние размеры. Средний размер зародышей, развивавшихся в первой группе (лаборатория), был несколько меньше, чем во второй (веранда). Вероятно, это связано с более низкой температурой, которая к 16 июля для эмбрионов первой группы составляла 114,7 градусо-дней, а для эмбрионов второй – 117,7 гра-

дусо-дней (табл. 3). Исследования яйцевых капсул на 12-й день развития (22 июля) выявили, что большинство зародышей достигло следующей стадии эмбрионального развития, при которой хорошо заметна эмбриональная раковина в виде колпачка. Доля таких зародышей составила 72,2 % в первой группе и 90 % – во второй (рис. 6). Следует заметить, что зародыши первой группы достоверно больше, чем второй ( $df = 158; p = 0,001$ ). Их размеры варьировали от 0,25 до 0,75 мм, в отличие от зародышей второй группы (от 0,20 до 0,55 мм). Погибшие зародыши (2,2 %) зарегистрированы только в кладках второй группы. На 18-е сут в обеих группах обнаружены первые моллюски *O. troscheli*, завершившие свое эмбриональное развитие и покинувшие яйцевые капсулы (1,2 % в первой группе и 5,6 % – во второй). Погибшие зародыши отмечены только в кладках второй группы – 7,8 %. Остальные зародыши обнаружены на двух стадиях эмбрионального развития: зародыши с эмбриональной раковиной в виде колпачка или зародыши на по-

Темпы эмбрионального роста *O. troscheli* при разных температурных режимах

Показатель	Лаборатория			Веранда		
	6-е	12-е	18-е	6-е	12-е	18-е
Средняя температура за 18 сут, °С	19,6±2,57			20,6±3,21		
Продолжительность эмбрионального роста, сут	6-е	12-е	18-е	6-е	12-е	18-е
Количество градусо-дней	114,7	230,1	334,9	117,7	239,1	349,8
Размеры эмбрионов, мм:						
средние	0,199±0,033	0,493±0,170	0,918±0,109	0,201±0,039	0,417±0,090	0,528±0,164
границы	0,15–0,25	0,25–0,75	0,5–1,0	0,15–0,25	0,20–0,55	0,30–0,85

следней стадии развития, готовые к выходу. В кладках первой группы преобладали моллюски, завершившие свое эмбриональное развитие (92,9 %), а в кладках второй доля таких моллюсков составила только 18 %.

Исследование показало, что в лабораторных условиях для завершения эмбрионального развития *O. troscheli* необходимо 335–350 градусо-дней.

В 1996 г. на приустьевых участках р. Каргат первые кладки обнаружены 29 мая, а первые покинутые кладки – 17 июня. Эмб-

риональное развитие битиниид в условиях водоема при температуре воды 11,7–20,9 °С продолжалось 20 сут (345,9 градусо-дней), что соответствует данным, полученным при лабораторных исследованиях.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что температурный фактор влияет на регуляцию размножения, прежде всего благодаря прямому влиянию на гаметогенез. В частности, нейросекреторная активность клеток церебральной комиссуры моллюсков, вырабатывающих гормоны, инициирующих овипозицию, зависит от температуры [22–26]. Представленные результаты многолетних исследований показали, что *O. troscheli* начинают размножаться при среднесуточных температурах воды выше 17 °С. Водоемы юга Западной Сибири прогреваются до указанных температур, как правило, ко 2-й декаде июня (и гораздо реже – к последним дням мая), после чего битинии откладывают первые в сезоне кладки. В условиях прудов Санкт-Петербурга первые кладки битиниид также обнаружены при температуре 16–17 °С [9], что совпадает с нашими данными.

Проведенные количественные учеты кладок в водоеме, а также наблюдения за размножением *O. troscheli* в лабораторных условиях показали, что к середине июля снижается общее количество кладок и уменьшается их размер. По нашему мнению, это свидетельствует о завершении репродуктивного периода *O. troscheli* к 3-й декаде июля, поскольку снижение числа яйцевых капсул в кладках к концу размножения отмечено и

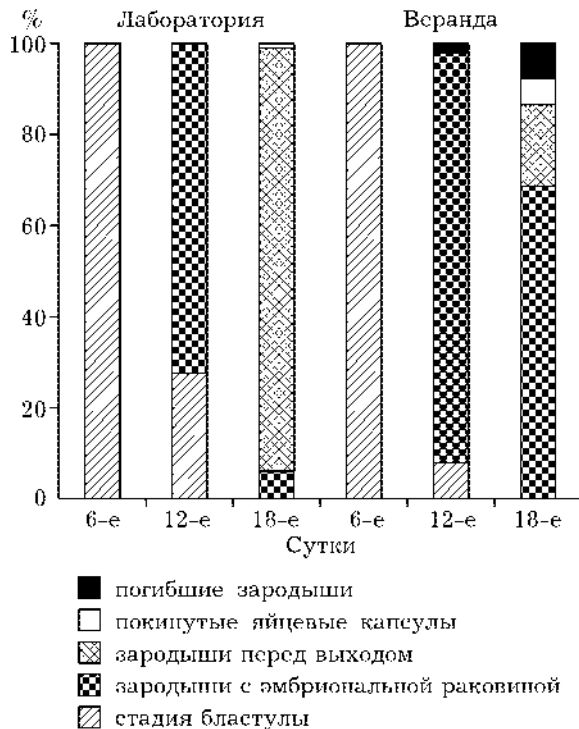


Рис. 6. Динамика эмбрионального развития *Opisthorchophorus troscheli* при разных температурных режимах.

у других видов пресноводных брюхоногих моллюсков [21, 27]. Обращает на себя внимание тот факт, что ежегодно период размножения *O. troscheli* как в лабораторных условиях, так и в условиях водоема завершался во 2-й декаде июля. Поскольку температурный режим водоема отличался в разные годы, а репродуктивный период в изучаемой популяции *O. troscheli* завершался ежегодно в одни и те же сроки, то, вероятно, этот процесс регулируется не температурой, а другими факторами. Например, известно, что фотопериод с увеличивающейся световой фазой способствует репродуктивным процессам, в частности, стимулирует процессы откладки яйцевых капсул, а переход к короткому световому дню подавляет их [28–30]. В исследуемой популяции *O. troscheli* размножение начиналось, когда продолжительность светлой фазы суток повышалась до 17 ч. На начальном этапе размножения общее количество кладок на единицу площади увеличивалось от 43 в мае, до 200 ко 2-й декаде июня (продолжительность светлой фазы суток возрастает на 20 мин). При массовом размножении общее количество кладок составляет около 200 на 1 м<sup>2</sup> и продолжается, как правило, в последующие две декады (3-й – июня и 1-й – июля), когда продолжительность светлой фазы суток достигает максимальных значений. Во 2-й декаде июля, когда продолжительность светлой фазы суток снизилась до 16,5 ч, общее количество кладок на 1 м<sup>2</sup> уменьшилось почти вдвое и продолжало снижаться. При снижении продолжительности светлой фазы суток до 16 ч 20 мин молодые яйцекладки *O. troscheli* в водоеме отсутствовали. Мы предполагаем, что световой режим, ежегодно характеризующийся строгим постоянством и периодичностью, может быть одним из важнейших факторов, регулирующих процесс размножения и у переднежаберных моллюсков *O. troscheli*, как это ранее выявлено для ряда пульмонат [21, 28–30].

Несмотря на то что в литературе сведения о динамике размножения разных видов моллюсков семейства Bithyniidae противоречивы, следует отметить, что продолжительность репродуктивного периода у разных представителей семейства Bithyniidae приблизительно одинакова: около 40–50 сут [6–10]. Так, например, четырехлетние наблю-

дения за *Bithynia greace* (Westerlund) в условиях водоемов Греции показали, что репродуктивный период продолжался в разные годы с 1 марта по 15 апреля [8]. Размножение *B. tentaculata* в условиях водоемов Европы начиналось в конце весны, продолжаясь до середины лета [5, 6, 9]. Эти сведения согласуются с нашими данными о продолжительности периода размножения *O. troscheli* в условиях водоемов Западной Сибири. Характеризуя репродуктивный период популяции *O. troscheli*, можно выделить три этапа: начальный, массовый и завершающий. Продолжительность начального и завершающего этапов размножения составляет, как правило, по 10–15 сут, а массовое размножение продолжается около 20. Иногда продолжительность начального этапа размножения может увеличиваться за счет более ранних сроков начала, что определяется температурным режимом водоема.

Не секрет, что температурой среды определяется продолжительность эмбриогенеза моллюсков. Как правило, с увеличением температуры сроки их эмбрионального развития сокращаются [31, 32]. Однако проведенные исследования показали, что увеличение темпов роста эмбрионов при более высоких среднесуточных температурах отмечено только в первую неделю. Результаты промеров на 12-е сут выявили, что у большинства особей темпы роста эмбрионов при более высоких среднесуточных температурах снижались. Можно предположить, что причиной этого послужили резкие перепады температур в течение суток (от 14 до 29 °С). Поскольку температура влияет на окислительно-восстановительные процессы [24], то резкое изменение температуры в течение короткого времени замедляет или нарушает обмен веществ у эмбрионов *O. troscheli*. В результате среди зародышей второй группы основную долю составляют особи с замедленным ростом и развитием, а также отмечены погибшие эмбрионы.

Таким образом, проведенные исследования показали, что в условиях юга Западной Сибири продолжительность размножения *O. troscheli* варьирует от 40 до 60 сут в разные годы. За один период размножения моллюски *O. troscheli* способны отложить до 455 яйцекладок на 1 м<sup>2</sup> (или около 5414 эмбрио-

нов). Начало репродуктивного периода детерминировано температурным режимом водоема, а окончание – фотопериодом. Выявлено снижение числа яйцевых капсул в кладках к концу размножения. В естественных условиях юга Западной Сибири максимальное число кладок составляет от 10 до 200 шт./м<sup>2</sup> в разные годы. Количество яйцевых капсул в яйцекладках битиний варьировало от 1 до 55. Средний размер кладки у *O. troscheli* 12, а *B. tentaculata* – 18 яйцевых капсул. Продолжительность эмбрионального развития *O. troscheli* при температуре 15–27 °С продолжается не менее 18 сут.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, грант 03–04–48807.

Автор выражает благодарность ученице 4-й средней школы г. Новосибирска Маргарите Седых за помощь, оказанную при содержании моллюсков в лаборатории.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. R. N. Huges, D. J. Roberts, *Oecologia*, 1980, **47**: 1, 130–136.
2. C. J. Hannaford-Ellis, *Ibid.*, 1983, **49**: 2, 98–106.
3. А. И. Гранович, Паразиты и болезни водных беспозвоночных, М., 1986, 37.
4. А. И. Гранович, С. О. Сергиевский, *Зоол. журн.*, 1990, **69**: 8, 32–40.
5. B. Vincent, G. Vaillancourt, M. Harvey, *Can. J. Zool.*, 1981, **59**, 1237–1250.
6. J. S. Mattice, *Ekol. Pol.*, 1972, **20**, 525–539.
7. А. И. Шустов, Моллюски, их система эволюции и роль в природе, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1975, 74–76.
8. N. Eieutheriadis, M. J. Lazaidon-Dimitrakadov, *Mollusc Stud.*, 1995, **61**: 2, 347–355.
9. Е. В. Козминский, *Зоол. журн.*, 2003, **82**: 3, 325–331.
10. Е. А. Сербина, Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда, Барнаул, 1999, 108–110.
11. Е. А. Сербина, Проблемы гидрологии на рубеже веков, СПб., 2000, 167–168.
12. Е. А. Сербина, Автореф. канд. дис., Новосибирск, 2002.
13. С. А. Беэр, А. А. Лурье, *Паразитология*, 1980, **14**: 2, 103–107.
14. Е. А. Сербина, *Биологическая наука и образование в педагогических вузах*, Новосибирск, 2002, **2**, 119–123.
15. Я. И. Старобогатов, Э. А. Стрелецкая, Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун, Л., 1967, 221–268.
16. Я. И. Старобогатов, М. И. Затравкин, Моллюски: результаты и перспективы их исследований, Л., 1987, 150–153.
17. G. V. Beriozkina, O. V. Levina, Ya. I. Starobogotov, *Ruthenica*, 1995, **5**: 1, 27–38.
18. В. И. Жадин, Жизнь пресных вод СССР, М.–Л., 1956, **4**, 279–382.
19. Л. А. Прозорова, Тр. Зоол. ин-та, Л., 1991, **228**, 74–110.
20. Г. Ф. Лакин, Биометрия, М., Высш. шк., 1990, 1–352.
21. Г. В. Березкина, Я. И. Старобогатов, Тр. Зоол. ин-та, Л., 1988, **174**, 1–308.
22. J. K. M. Hodasi, *Parasitenk.*, 1976, **48**: 3–4, 281–286.
23. J. Joosse, C. J. Veld, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1972, **18**, 599–600.
24. H. H. Boer, J. Joosse, *Endocrinology the Pulmonates*, 1975, **1**, 245–302.
25. E. W. Roubos, *Cell. Tiss.*, 1975, **160**, 291–314.
26. R. W. Berry, *Journ. Neurobiol.*, 1982, **13**: 4, 327–335.
27. А. Ф. Алимов, Е. С. Аракелова, Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1983, 212–213.
28. E. J. McCrone, J. van Minnen, P. G. Sokolove, *J. Comp. Physiol., ser. A*, 1981, **143**: 3, 311–315.
29. S. Bolken, J. Joosse, *Int. J. Invertebrate Reprod.*, 1982, **4**: 4, 213–222.
30. M. A. El-Emam, H. Madsen, *Hydrobiologia*, 1982, **88**: 3, 26.
31. A. Richards, *Z. Naturforsch.*, 1965, **20**, 347–349.
32. R. E. Harris, W. A. G. Charleston, *N. Z. Journ. Zool.*, 1977, **4**: 1, 45–49.

## Reproduction Bithyniidae Snails (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia) from Chany Lake Basin (South of Western Siberia)

B. A. SERBINA

The results of long-term studies of reproduction of snail population *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1942) in outfall of Kargat river (from Chany Lake Basin) was brought. The article include data about morphology of Bithyniidae snails laying. Data about periood and duration of reproduction of *O. troscheli* in different years with temperature regime of pond was presented. The quantitative characteristics of Bithyniidae reproduction in natural conditions on south of the Western Siberia was provided. The findings was completed the results of laboratory research. The quantity of egg clusters in laying came down to finish of reproduction. The duration of embryonic development in *O. troscheli* was studied at different temperature conditions. Ecological aspects of reproduction Bithyniidae snails for the Western Siberia was investigated for the first time in Siberia.