

НЕКОТОРЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ КЛАДОК ЯИЦ ПРЕСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

У роботі обговорюються морфологічні типи кладок яєць прісноводних черевоногих моллюсків та основні шляхи їх еволюційної адаптації до розмноження у прісних водоймах.

В последние десятилетия прошедшего века шло интенсивное изучение строения кладок яиц пресноводных гастропод – как *Pulmonata* [1; 2; 3; 4; 5], так и *Prosobranchia* [4; 6; 7; 8; 9]. Накопленный материал позволяет достаточно полно представить основные направления эволюции репродуктивных адаптаций брюхоногих моллюсков при заселении ими пресных водоёмов.

В огромной мере успех гастропод в освоении сред с низким осмотическим давлением, с широкой изменчивостью важнейших абиотических факторов стал возможен благодаря развитию в кладках яиц ряда специализированных структур. Несмотря на то что вселение разных групп моллюсков в пресные водоёмы происходило неодновременно и различными путями, эти адаптации имели одинаковое функциональное назначение и потому морфологически оказались в большей или меньшей мере сходными у многих пульмонат и прозобранхий.

Важнейшей задачей адаптации размножения нужно рассматривать создание достаточно надёжных осморегуляторных механизмов. Этой задаче отвечает формирование многочисленными железами овидукта серии оболочек, защищающих яйцеклетку и создающих благоприятные условия для её развития. Непосредственно в гонаде она покрывается только первичной, или вителлиновой, оболочкой. В одном из участков проксимальной части овидукта (часто в квадринии) яйцеклетку покрывают выделяемая белковой железой питательная жидкость, содержащая необходимые для развития зародыша питательные вещества, а также тонкая, в большей или меньшей степени эластичная мембрана (внутренняя оболочка капсулы). В результате яйцеклетка оказывается заключённой в яйцевую капсулу, где она относительно защищена от неблагоприятного внешнего воздействия. Далее у многих гастропод стенки проксимальной части яйцевода поверх капсульной мембраны (внутренней оболочки) строят наружную оболочку капсулы. Она имеет различную толщину, консистенцию и структуру, может быть однородной или слоистой, способной или не способной к набуханию после овипозиции. Белковый матрикс капсулы и её оболочки являются вторичными оболочками яйцеклетки.

Очень часто железы дистальной части овидукта выделяют вещества, объединяющие более или менее многочисленные капсулы в синкапсулу, это синкапсульный матрикс и синкапсульная оболочка – третичные оболочки яйцеклетки. Они тоже могут иметь различную консистенцию и структуру и обеспечивают усиление осморегуляции, механическую защиту капсул и прочную фиксацию кладки на субстрате.

Третичные оболочки участвуют в построении не только синкапсул, но и отдельных капсул (у *Neritidae*, *Lithoglyphidae*, *Benedictiidae* и *Baicaliidae*).

Наконец, железы ноги поверх всех этих оболочек могут надстраивать еще так называемую четвертичную оболочку, функцией которой является уже не столько осморегуляция, сколько более прочная фиксация кладки на субстрате.

В зависимости от развития тех или иных структур, их свойств и общей морфологии, кладки яиц пресноводных гастропод целесообразно разделять на шесть основных групп, которые в значительной степени отражают эволюцию кладок яиц. При этом чётко просматриваются параллелизмы в выработке адаптаций у достаточно далёких систематических групп.

I. *Одиночные яйцевые капсулы Benedictiidae, Baicaliidae и Lithoglyphidae.* Капсулы содержат внутри жидкого матрикса одну яйцеклетку и снаружи ограничены мембраной и тонкой третичной оболочкой, которая нередко заметно уплотняется. Выход молодой особи происходит через отверстие, прогрызаемое ею в своде, где толщина оболочки наименьшая.

II. *Одиночные яйцевые капсулы Neritidae.* У *Theodoxus fluviatilis* (L.) оболочки капсул двуслойные: внешняя – плотнее и темнее окрашена, внутренняя – беловатая, эластичная, но всегда толще мембраны, ограничивающей яйцевые капсулы легочных моллюсков. Внешняя оболочка имеет поперечный шов и фактически состоит из двух створок – основания и крышечки, между которыми располагается складочка внутренней оболочки. Набухание содержимого капсулы в ходе развития зародыша приводит к расправлению складочки и к заметному расхождению створок. Молодой моллюск проделывает отверстие во внутренней оболочке, после чего крышечка легко им смещается.

III. *Нерегулярные группы одиночных капсул* отмечены у тех же моллюсков, что и первые две группы кладок, и обусловлены, возможно, дефицитом пригодных для овипозиции субстратов при интенсивном нересте.

IV. *Регулярные примитивные синкапсулы Bithyniidae.* Они образованы благодаря прочному слипанию боковых участков мембран одна за другой выделяемых из тела моллюска капсул. Каждая капсула независима от других и выход происходит через отверстие, прогрызаемое молодым моллюском в верхней – свободной части оболочки своей капсулы.

V. Синкапсулы с третичными оболочками. В них более или менее многочисленные яйцевые капсулы объединены синкапсульным матриксом и оболочкой, облегчающими осморегуляцию и представляющими собой механическую защиту для развивающихся зародышей.

Свойства третичных оболочек синкапсул могут заметно различаться. Так, у Planorbidae синкапсульный матрикс слабо вязкий, способный набухать, а синкапсульная оболочка тонкая и неслоистая, очень слабо ослизненная снаружи. У *Bulinidae* (род *Planorbarius* Dumeril) и синкапсульный матрикс, и неослизняемая синкапсульная оболочка уплотненные настолько, что, практически, делают невозможным изменения параметров капсул и их набухание даже в совершенно бессолевой среде; сами они при этом тоже не набухают. У *Lymnaeidae*, *Physidae* и *Valvatidae* синкапсульный матрикс вязкий, способный к очень заметному набуханию, особенно в первые часы после откладки синкапсулы во внешнюю среду. В обеих группах пульмонат синкапсульная оболочка слоистая, упругая и эластичная, снаружи ослизненная. У ряда *Valvatidae* она, наоборот, плотная, а нередко и непрозрачная [7].

Очень обычны приспособления в строении кладок, обеспечивающие строго упорядоченное и оптимальное расположение, или даже фиксацию яйцевых капсул внутри синкапсулы. У *Lymnaeidae* и *Physidae* такую функцию выполняют межкапсульные тяжи, являющиеся своеобразным продолжением наружной – слоистой капсульной оболочки. В процессе формирования синкапсулы они частично соприкасаются и склеиваются с синкапсульной оболочкой, а потому при набухании кладки прочно закрепляют капсулы внутри слизистого тяжа.

Сходные структуры замечены и у *Valvatidae*, однако здесь, помимо межкапсульных тяжей, есть дополнительные халазы – образования, скорее всего развивающиеся по концам капсулы из материалов внутренней капсульной оболочки.

Столь сложные структуры синкапсул затрудняют выход молоди во внешнюю среду после завершения развития. В зависимости от строения кладок яиц он происходит по-разному. На синкапсульных оболочках *Planorbidae* и *Valvatidae* предусмотрен крышечный шов, который вскрывается к завершению развития молодых особей, благодаря набуханию синкапсульного матрикса. У *Bulinidae* сформировавшиеся моллюски прогрызают отверстия в своде синкапсулы. У *Lymnaeidae* и *Physidae* молодь после разрушения капсульных оболочек некоторое время перемещается внутри кладки, а затем покидает её через отверстие, образуемое на одном из концов благодаря набуханию синкапсульного матрикса.

VI. Синкапсулы, имеющие, кроме третичных, четвертичную оболочку, свойственны *Acroloxidae* и отдельным *Planorbidae*, в частности, роду *Ancylus* O.F. Muller. Синкапсульная оболочка в таких кладках тонкая, и четвертичная оболочка усиливает фиксацию кладки в условиях текучих вод. Молодь выходит через вскрывающийся крышечный шов (*Planorbidae*) или прогрызаемое ею отверстие в оболочках синкапсулы (*Acroloxidae*).

Вторым важным приспособлением гастропод к размножению в неблагоприятной среде пресных водоёмов стало прямое развитие или перемещение личиночного развития в благоприятную среду яйцевой капсулы. Это стало возможным благодаря накоплению в структурах кладки большого количества питательных веществ, достаточных для относительно длительного и оптимального развития молодого организма. *Valvatidae* эту проблему решили за счёт концентрации питательных веществ в самой яйцеклетке, что привело к резкому увеличению её размеров – она занимает почти всю капсулу и на долю капсульного матрикса остается очень узкий пристеночный участок или участки у полюсов [7]. Однако у большинства групп питательные вещества локализованы в основном вне яйцеклетки – чаще всего в белковом матриксе капсулы, имеющем сложный химический состав. Таковы все *Pulmonata*, а из *Prosobranchia* – *Lithoglyphidae*, *Baicaliidae*, *Benedictiidae*, *Bithyniidae* и даже *Viviparidae*. Содержание питательных веществ в капсульном матриксе [10] согласуется как с продолжительностью развития молоди, так и с осмотическими условиями среды: относительное количество белка минимально в капсулах кладок, располагающихся в пресной воде, имеет средние значения в капсулах кладок наземных гастропод и максимально в кладках *Viviparidae*, вынашиваемых самкой в теле. Нередко трофическую функцию выполняет синкапсульный матрикс, который активно поедается молодыми особями перед выходом (*Valvatidae* и большинство *Pulmonata*). У некоторых байкальских *Acroloxidae* Т.Я. Ситникова [7] зафиксировала развитие зародышей непосредственно в синкапсульном матриксе, вне яйцевых капсул.

У *Neritidae* (*Theodoxus fluviatilis* O.F. Muller) часть питательных веществ сосредоточена в капсульном матриксе, а часть – в достаточно многочисленных яйцеклетках, заполняющих капсулу, из которых полноценно и до конца развивается только одна, а остальные используются для питания зародыша и достаточно рано фрагментируются.

Однако полную независимость от неблагоприятных условий пресных водоёмов в размножении приобрели только *Viviparidae*: достаточно просто устроенные яйцевые капсулы (близкие к кладкам первой группы) самка вынашивает в матке; к её стенке капсулы прикрепляются халазами [9].



1. Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков рода *Lymnaea* (Gastropoda *Pulmonata*) // Зоол. Журн. – 1981. – Т.60. – В. 12. – С. 1756-1768.
2. Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Морфология кладок яиц некоторых моллюсков семейства *Planorbidae* (Gastropoda *Pulmonata* *Hugrophila*) // Зоол. Журн. – 1986. – Т.65. – В. 12. – С. 1818-1825.
3. Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 174. – Л.: ЗИН АН СССР, 1988. – С. 307.
4. Прозорова Л.А. Морфология кладок брюхоногих моллюсков Приморского края // Размножение и кладки яиц моллюсков. – Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 228. – Л.: ЗИН АН СССР, 1991. – С. 74-110.

5. Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Неизвестные кладки яиц моллюсков рода *Lymnaea* (Gastropoda Pulmonata Lymnaeidae) // Размножение и кладки яиц моллюсков. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 228. – Л.: ЗИН АН СССР, 1991. – С. 111-129.
6. Круглов Н.Д., Фроленкова О.А. Сравнительное изучение морфологии яйцевых капсул пресноводных гастропод Европейской части СССР. I. Подкласс *Pectinibranchia* (Planilabiata, Ectobranchia, Discopoda). II. Подкласс *Pulmonata* (Hygrophila) // Экология животных Смоленской и сопредельных областей. – Смоленск: СГПИ, 1980. – С. 49-70.
7. Ситникова Т.Я. Результаты исследования кладок яиц эндемичных байкальских моллюсков // Размножение и кладки яиц моллюсков. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 228. – Л.: ЗИН АН СССР, 1991. – С. 61-73.
8. Берёзкина Г.В. Морфология кладок яиц некоторых пресноводных переднежаберных моллюсков (Gastropoda Prosobranchia) // Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Вып. 3. – Смоленск: СГПУ, 2000. – С. 138-141.
9. Павлюченкова О.В. Особенности морфологии яйцевых капсул некоторых видов моллюсков семейства *Viviparidae* (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. Докладов. Сб. 8. ЗИН АН СССР. – Л.: Наука, 1987. – С.238-239.
10. Алякринская И.О. Некоторые адаптации к питанию и дыханию эмбрионов моллюсков // Моллюски. Основные результаты их изучения: Автореф. Докл. Сб. 6. ЗИН АН СССР. – Л.: Наука, 1979. – С. 131-133.

Матеріал надійшов до редакції 21.06.01.

Берёзкина Г.В. Некоторые направления адаптивной эволюции кладок яиц пресноводных брюхоногих моллюсков.

В работе обсуждаются морфологические типы кладок яиц пресноводных брюхоногих моллюсков и основные пути эволюции их адаптаций к размножению в пресных водах.

Beryozkina G.V. Some directions of the egg clusters adaptive evolution in freshwater gastropods.

The paper considers morphological types of egg clusters in freshwater gastropods and principal directions of the evolution of their adaptation for reproduction in fresh waters.