

ORIGINAL ARTICLE

## The Ability to Self-fertilization as a Factor of Eurybiontness in Freshwater Pulmonate Mollusks

Bodilovskaya O.A.<sup>1</sup>, Khomich A.S.<sup>1</sup>, Axenov-Gribanov D.V.<sup>2</sup>,  
Shatilina Z.M.<sup>2</sup>, Shirokova Y.A.<sup>2</sup>, Timofeyev M.A.<sup>2</sup>, Lubyaga Y.A.<sup>2\*\*</sup>,  
Golubev A.P.<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> International Sakharov Environmental University. 220070 Minsk, 23, Dolgobrodskaya str., Belarus

\* Tel. : + 375 17 242 70 52; E-mail: [algiv@rambler.ru](mailto:algiv@rambler.ru)

<sup>2</sup> Institute of Biology at Irkutsk State University. 664003 Irkutsk, 3 Lenin str., Russia

\*\* Tel.: +7(3952) 600 893; E-mail: [yuliya.a.lubyaga@gmail.com](mailto:yuliya.a.lubyaga@gmail.com)

Received March 6, 2015

The reproduction parameters of eurybiontic (*Lymnaea stagnalis*) and stenobiontic (*Stagnicola corvus*) species originating from the reservoirs of Belarus and Russia with the different anthropogenic pollution are determined during experiment with cross-fertilization (CF) and self-fertilization (SF). There are the Chernobyl nuclear accident zone reservoirs, a warm effluent channel of a heat electric power station, the degrading ameliorative channel, the strongly polluted Svisloch River, non-contaminated Naroch Lake and a reservoir in the Angara river floodplain. *L. stagnalis* from non-contaminated reservoirs is characterized by high fecundity at the reproduction by SF and CF. With increase in the extent of reservoir pollution these parameters in *L. stagnalis* sharply decreased. *S. corvus* from the reservoir of the Chernobyl zone didn't breed at all through SF though its fecundity at CF far was rather high. Therefore *S. corvus* can exist only in reservoirs with rather stable environmental conditions, where their population density doesn't fall below some critical level. At the same time *L. stagnalis* population even at very low density can be restored by an single survived individual.

*Key words:* adaptation, environmental contamination, life history, *Lymnaea stagnalis*, population growth, *Stagnicola corvus*, self-fertilization, stress factors

Возрастающее антропогенное загрязнение пресных водоемов оказывает негативное воздействие на состояние их биоты, в том числе и на сообщества пресноводных легочных моллюсков. Данная группа зообентоса является одной из доминирующих в экосистемах пресных водоемов умеренной зоны Евразии. Загрязнение водоемов приводит к снижению численности популяций многих видов моллюсков, вплоть до полного исчезновения отдельных видов. В настоящее время до 25% видов пресноводных моллюсков Беларуси находится в списках редких и исчезающих видов многих стран Европейского Союза (Golubev, Laenko, 2012). В большинстве случаев – это стенобионтные виды со специфическими требованиями к среде обитания. В тоже время отдельные виды легочных моллюсков, чаще эврибионтные, успешно адаптируются к существованию в неблагоприятных условиях среды.

Одним из важнейших факторов адаптации популяций легочных моллюсков к существованию в нестабильных условиях среды является наличие у них, наряду с перекрестным оплодотворением (ПО, что является нормальной формой размножения для большинства видов), его вынужденной формы – самооплодотворения (СО, форма размножения, которая имеет место при длительном отсутствии партнера по копуляции) (Berezkina, Starobogatov, 1988). Благодаря СО даже небольшое число выживших моллюсков способно достаточно быстро восстановить исходную численность

популяции. Влияние способа размножения на параметры роста и воспроизводства у пресноводных легочных моллюсков, определяющие скорость роста численности их природных популяций, изучено подробно, однако полученные результаты достаточно противоречивы: у большинства видов отмечено существенное снижение перечисленных параметров в потомстве, полученного от СО по сравнению с потомством от ПО (Jarne, Delay, 1990; Golubev, 1996; Escobar *et al.*, 2011 и др.). Это может являться результатом инбредной депрессии, поскольку СО у легочных моллюсков является аналогом близкородственного скрещивания у двуполых видов (Escobar *et al.*, 2008). В то же время, у других видов негативного воздействия на эти показатели не установлено даже в ряду последовательных поколений СО (Tuan, Simões, 1998).

Мы предполагаем, что различия в уровнях инбредной депрессии у разных видов легочных моллюсков при размножении посредством СО являются возможными причинами разной степени эврибионтности и адаптивного потенциала их природных популяций. Для проверки этой гипотезы проведены сравнительные исследования параметров роста и воспроизводства при разных способах размножения (ПО и СО) у двух близкородственных видов из семейства легочных моллюсков *Lymnaeidae* – эврибионтном большом прудовике *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и стенобионтном болотном прудовике *Stagnicola corvus* (Gmelin, 1791).

## MATERIALS AND METHODS

**Модельные виды.** Большой прудовик *L. stagnalis* – эврибионтный палеарктический вид, распространенный по всей территории Европы, Сибири и Дальнего Востока, за исключением арктических регионов (Starobogatov, 1970). Моллюск обитает преимущественно в литоральной зоне стоячих или медленно текущих водоемов, на илисто-песчаных грунтах и зарослях полупогруженной растительности, где часто является доминирующим по биомассе видом в сообществах малокофауны. Способен существовать в водоемах с высокими уровнями индустриально-бытового, теплового и радиационного загрязнения (Golubev, 1995; Golubev et al., 2011).

Стенобионтный болотный прудовик *S. corvus* имеет достаточно ограниченный ареал, простирающийся от Британских островов и атлантического побережья Европы до бассейнов рек Черного и Балтийского морей и от юга Скандинавского полуострова до Передней Азии. Населяет литораль озер и зарастающие речные старицы. Численность данного вида ниже, чем у *L. stagnalis* (Jakubik et al., 2014). В странах Западной Европы, по критериям Международного союза охраны природы, *S. corvus* имеет охранный статус LC (Least Concern), т.е. вызывающий наименьшие опасения. Тем не менее, вид включен в Красную Книгу Чехии (Prie, 2011). Данный вид встречается на всей территории Беларуси, однако немногочислен и представлен в ограниченном числе водоемов (Laenko, 2012).

**Модельные водоемы.** Исследования проведены на лабораторных линиях модельных видов, происходящих из природных популяций ряда водоемов с разными формами и уровнями антропогенного загрязнения:

Водоемы в зоне загрязнения Чернобыльской АЭС (Хойникский р-н Гомельской области, Беларусь):

*озеро Персток* (непроточное), имеет наивысший в белорусском секторе зоны уровень радиационного загрязнения воды и донных отложений (Golubev et al., 2011). Тем не менее, летом 2014 г. поглощенная доза от внешнего и внутреннего ионизирующего излучения для *L. stagnalis* в нем не превышает  $4,0 \text{ мГр}\cdot\text{час}^{-1}$  (В.П. Миронов, персональное сообщение.). Согласно критериям Международной комиссии по радиационной защите (ICRP), такие дозы считаются безопасными для популяций пойкилотермных животных, но могут вызывать негативные изменения на молекулярно-генетическом уровне (Howard et al., 2008).

*Борщевское затопление и затока р. Припять* характеризуются средним и низким уровнями радиационного загрязнения для водоемов зоны ЧАЭС соответственно.

Указанные выше водоемы находятся в 15-километровой зоне отчуждения ЧАЭС, где с момента аварии (26.04.1986) не ведется никакой хозяйственной деятельности. В связи с этим, другие формы антропогенного загрязнения в водоемах в настоящее время отсутствуют.

*Теплый сбросной канал* водоема-охладителя Березовской ГРЭС (Березовский район Брестской области, Беларусь) характеризуется высокой температурой - 30 – 33 °С, что близко к верхнему критическому уровню для пресноводных беспозвоночных (Khmeleva *et al.*, 1985; Golubev, 1995).

*Мелиоративный канал*, расположенный в агроландшафте вблизи Березовской ГРЭС, отличается естественным терморезимом и достаточно чистой водой (Golubev, 1995). В настоящее время канал находится в стадии деградации и стал практически непроточным вследствие зарастания полуводной растительностью и накопления на дне значительного количества иловых отложений.

*Участок озера Нарочь* в курортной зоне Национального парка «Нарочанский» (Мядельский район Минской области, Беларусь) отличается низким уровнем антропогенного загрязнения.

*Чижовское вдхр. на реке Свислочь* в черте г. Минска, сильно загрязнено индустриальными и коммунально-бытовыми стоками. Среди крупных рек Беларуси Свислочь является самой загрязненной.

Для сравнения был выбран водоем, находящийся в черте г. Иркутска:

*Пойменный водоем*, связанный с рекой Ангарой, в рекреационной зоне г. Иркутска, существенное антропогенное загрязнение которого отсутствует (State report..., 2014).

В дальнейшем для краткости оба последних

водоема будут именоваться реками Свислочь и притоком р.Ангары.

### **Определение параметров роста и воспроизводства**

У особей, отловленных в указанных водоемах в летне-осенний период, в лабораторных условиях были получены кладки от ПО. Молодь, отрожденную из этих кладок, выращивали индивидуально в сосудах объемом 250 мл и в группах по 5 особей в сосудах с объемом 1 л. Таким образом, особи, содержащиеся поодиночке, размножались посредством СО, а в группах – посредством ПО.

Период выращивания продолжался 7 – 8 месяцев (от августа – сентября до апреля – мая). Это соответствует средней длительности двух сезонов вегетации в водоемах умеренной зоны, разделенных продолжительным осенне-зимним периодом, т.е. среднемаксимальной продолжительностью жизни обоих видов. В это время моллюсков кормили свежими листьями салата (с избытком). Смену воды проводили не реже двух раз в неделю. Температура воды в период эксперимента изменялась в пределах от 17 °С до 20 °С.

Всех экспериментальных особей, в том числе и новорожденную молодь, периодически взвешивали на электронных весах KERN ALS-220 (Германия) с точностью до 0,1 мг. Выметанные моллюсками кладки удаляли из сосудов для взвешивания и подсчета яичевых капсул, после чего кладки культивировали поодиночке в отдельных сосудах для определения выживаемости эмбрионов. На

основании этих данных рассчитывали следующие параметры:

- Доля размножающихся моллюсков в общем числе половозрелых особей ( $\alpha_1$ );
- Выживаемость эмбрионов в отдельных кладках ( $\alpha_2$ );
- Возраст ( $D_9$ ) и масса особей ( $W_9$ ) при вымете ими первой кладки (начало овипозиции);
- Масса особей в конце эксперимента ( $W_d$ , дефинитивная масса);
- Суммарная плодовитость особей ( $F$ ), или общее число эмбрионов, произведенных одной особью за период эксперимента.

При расчетах средних значений  $F$  при одиночном и групповом содержании использованы данные для всех особей, в том числе и не размножавшихся. Для каждого исследованного параметра определяли средние значения и их стандартные отклонения ( $\sigma$ ). Достоверность различий между средними значениями исследованных параметров определена по  $t$ -критерию Стьюдента. Статистические расчеты выполнены в пакете программ Statistica 8.0.

## RESULTS

В ходе проведенного исследования установлено, что выживаемость ювенильных особей обоих видов во всех сериях экспериментов была достаточно высокой – свыше 95%. Выживаемость эмбрионов в кладках *L. stagnalis*, полученных от ПО и СО практически не различалась и достигала 98 – 99%. Во всех исследованных лабораторных линиях *L. stagnalis*

было отмечено размножение посредством СО. При этом во всех случаях выявлена инбредная депрессия, выражающаяся в снижении доли размножающихся одиночных особей и средней плодовитости, а также в увеличении возраста начала овипозиции (Табл.1). В наибольшей степени это характерно для особей из линии р. Свислочь. Из 14-ти экспериментальных одиночных особей данной линии размножалась только одна ( $\alpha_1 = 0,071$ ), а из пяти экспериментальных групп, размножение отмечено только в трех ( $\alpha_1 = 0,60$ ). При этом плодовитость единственной размножавшейся одиночной особи за период эксперимента составила только 143 яйца, что значительно ниже аналогичных показателей для одиночных особей из остальных линий *L. stagnalis*. Столь же низкой плодовитостью отличались и особи данной линии, выращенные в группах. Получение кладок в лаборатории от особей из р. Свислочь, оказалось серьезной проблемой. В течение месяца содержания группы половозрелых моллюсков в оптимальных условиях, удалось получить только 5 кладок с числом яиц, достаточным для использования в эксперименте. Напротив, получение необходимого для экспериментов количества кладок от моллюсков обоих видов, отловленных в остальных водоемах, проблемы не составило.

У *L. stagnalis* наивысшей плодовитостью отличались одиночные особи из незагрязненных водоемов – Нарочи и притока Ангары, у них же и наивысшие значения  $\alpha_1$  (более 0,90). Близкие значения ( $\alpha_1 = 0,883$ ) имеют и одиночные особи из

линии затоки Припяти, в которой радиационное загрязнение к настоящему времени практически снизилось до естественного (до аварийного) уровня (Golubev *et al.*, 2011). Значения  $\alpha_1$  для одиночных особей, происходящих от естественных популяций из водоемов с разными формами загрязнения (оз. Персток, теплый сбросной и мелиоративный каналы), находятся в промежуточных пределах – от 0,50 до 0,65.

У одиночных особей *L. stagnalis* из всех линий было отмечено существенное увеличение возраста начала овипозиции по сравнению с особями, выращенными в группах. Это обычно для пресноводных моллюсков, поскольку такое явление отмечено в большинстве подобных исследований (Berezkina, Starobogatov, 1988; Golubev *et al.*, 1996; Jarne, Delay, 1990; Escobar *et al.*, 2011).

В экспериментах с *L. stagnalis* также отмечено существенное измельчение половозрелых особей ( $W_g$  и  $W_d$ ), содержащихся в группах, по сравнению с одиночными особями. В ряде линий эти различия оказались статистически значимыми ( $p > 0,1$ ). У моллюсков такое замедление роста обычно объясняется специфическим воздействием метаболитов разных особей, накапливающихся в ограниченном объеме воды (Schwartz *et al.*, 1976). В связи с этим, данное явление маловероятно в их разреженных природных популяциях. Напротив, в наших экспериментах с *S. corvus* средние значения дефинитивной массы особей при одиночном и групповом выращивании различались статистически незначимо ( $p > 0,05$ ).

Снижение средних значений  $W_d$  по сравнению

с  $W_g$  в группах *L. stagnalis* линий теплого и мелиоративного каналов обусловлено смертностью самых крупных особей в конце эксперимента.

В экспериментах с *S. corvus* особи, содержащиеся в группах, начали размножаться уже в возрасте 3 – 3,5 месяцев при массе тела 450 – 580 мг. Одиночные особи данного вида, напротив, за 8-месячный период эксперимента не произвели ни одной кладки, хотя уже к возрасту 4-4,5 месяцев моллюски достигли размеров особей, размножавшихся в группах. Возможно, *S. corvus* не способен к размножению посредством СО; во всяком случае, эта способность у него гораздо ниже, чем у *L. stagnalis*.

Средняя плодовитость *S. corvus* при групповом содержании была существенно выше, чем в группах *L. stagnalis*, даже в линиях из чистых водоемов – оз. Нарочи и притока р. Ангары. Наряду с этим, выживаемость эмбрионов в кладках *S. corvus* от ПО составляет не более 85%, тогда как в кладках от ПО *L. stagnalis* смертность не превышала 1%.

Средняя масса новорожденных особей *S. corvus* (не более 2 часов после выхода из кладки) изменялась в пределах 0,18 – 0,24 мг. Это значительно меньше таковой у *L. stagnalis* из разных водоемов Беларуси и Польши – в пределах 0,30 – 0,65 мг (Golubev, 1999).

Интегральным показателем адаптивных возможностей роста природных популяций является удельная скорость роста их численности ( $r$ , время<sup>-1</sup>). В нашем случае  $r$  можно приближенно

рассчитать согласно (Pianka, 2011):

$$r = \ln(\alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 F) / 0,5(D_g + D_f), \quad (1)$$

где  $\alpha_1$  – доля размножавшихся особей материнского поколения от общего числа половозрелых особей этого поколения;  $\alpha_2$  и  $\alpha_3$  – выживаемость эмбрионов и ювенильных особей дочернего поколения соответственно ( $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  и  $\alpha_3$  выражены в долях от единицы);  $F$  – средняя плодовитость размножавшихся особей материнского поколения за жизненный цикл;  $D_g$  – средний возраст особей в начале овипозиции;  $D_f$  – их средний возраст при окончании периода размножения (в конце эксперимента). Значения  $D_f$  в наших экспериментах с *L. stagnalis* составили в среднем  $\approx 1,2D_g$ , а с *S. corvus*  $\approx 2,0D_g$ .

По данным представленной ранее таблицы рассчитаны значения  $r$  для обоих видов при разных способах размножения. Значения  $\alpha_3$  во всех случаях приняты равными 0,1, что соответствует 90%-ной смертности ювенильных особей. Несомненно, в природных популяциях легочных моллюсков этот показатель может быть существенно выше, например, при резком падении уровня водоемов, что приводит к массовой гибели малакофауны в сообществах литоральной зоны.

Расчетные значения  $r$  позволяют провести сравнительную оценку потенциальных возможностей роста популяций при разных способах размножения. По величинам  $r$ , при размножении посредством СО, исследованные лабораторные линии *L. stagnalis* подразделяются

на ряд групп. В первую группу вошли чистые линии из водоемов притока р. Ангары и оз. Нарочь, для которых значения  $r$  являются максимальными – свыше  $0,021$  сутки<sup>-1</sup>. При этом для линии Нарочи этот показатель был выше, чем при размножении посредством ПО.

Вторую группу составили лабораторные линии из водоемов с определенной степенью загрязнения антропогенного загрязнения – водоемов зоны ЧАЭС, теплового сбросного канала Березовской ГРЭС, а также деградирующего мелиоративного канала. Значения  $r$  для них находятся в пределах  $0,0124$  –  $0,0184$  сутки<sup>-1</sup>.

Третью группу составила только линия сильно загрязненного Чижовского вдхр. на реке Свислочь, отличающаяся наименьшими значениями  $r$  при обоих способах размножения – ниже  $0,01$  сутки<sup>-1</sup>. При этом, у всех водоемов второй и третьей групп значения  $r$  при размножении посредством ПО оказались существенно выше, чем при размножении посредством СО.

Значение  $r$  для линии *S. corvus* при размножении посредством ПО, равное  $0,0213$  сутки<sup>-1</sup>, сопоставимо с аналогичными показателями для *L. stagnalis* даже из незагрязненных водоемов. Исходя из (1), критическая выживаемость ювенильных особей ( $\alpha_{3cr}$ , %), при которой  $r = 0$ , составляет:

$$\alpha_{3cr} = (1 / \alpha_1 \alpha_2 F) \cdot 100\% \quad (2)$$

**Таблица 1.** Параметры роста и размножения в воспроизводства в лабораторных линиях *Lymnaea stagnalis* и *Stagnicola corvus*, происходящих из водоемов с разными уровнями и формами антропогенного загрязнения

Вид моллюсков, водоем	Выращивание	Число особей/ групп	$D_{gr}$ сутки	$W_{gr}$ мг	$W_{os}$ мг	$F_1$ яйца-особь <sup>-1</sup>	$\alpha_1$	$\alpha_2$	$r_1$ сутки <sup>-1</sup>	$\alpha_{3cr}$ %
<i>L. stagnalis</i> , Персток	Одиночки	18	171 ± 36	2466 ± 598*	2918 ± 435	236 ± 392	0,619	0,99	0,0184	0,43
	Группы	6	155 ± 33	1845 ± 550	2015 ± 636	250 ± 497	1,0	0,99	0,0207	0,40
<i>L. stagnalis</i> , Припять	Одиночки	18	205 ± 30	2160 ± 680	2450 ± 708	161 ± 193	0,833	0,99	0,0135	0,63
	Группы	6	150 ± 36	1678 ± 493	1828 ± 531	182 ± 89	1,0	0,99	0,0275	0,56
<i>L. stagnalis</i> , Теплый канал	Одиночки	14	225 ± 19	2593 ± 530	2653 ± 792	240 ± 304	0,50	0,99	0,0124	0,42
	Группы	3	119 ± 12	2094 ± 359	1541 ± 43	171 ± 31	1,0	0,99	0,0238	0,59
<i>L. stagnalis</i> , Мелиоративный канал	Одиночки	14	214 ± 25	2801 ± 600	3224 ± 518	244 ± 284	0,643	0,99	0,0149	0,41
	Группы	3	129	1893 ± 140	1385 ± 18	107 ± 17	1,0	0,99	0,0183	0,94
<i>L. stagnalis</i> , Нарочь	Одиночки	18	197 ± 16	2062 ± 430	3370 ± 837	536 ± 308	0,944	0,99	0,0211	0,19
	Группы	6	188 ± 21	1390 ± 279	1894 ± 452	193 ± 306	1,0	0,99	0,0121	0,54
<i>L. stagnalis</i> , Свислочь	Одиночки	14	153**	2226**	2171 ± 293	14 ± 38	0,071	0,99	0,0021	7,22
	Группы	5	141 ± 10	1112 ± 254	1001 ± 364	37 ± 71	0,60	0,99	0,0093	2,70
<i>L. stagnalis</i> , Ангара	Одиночки	24	130 ± 9	2609 ± 580	2997 ± 408	320 ± 236	0,917	0,99	0,0267	0,30
	Одиночки	9	---	---	801 ± 152	0	---	---	0	---
Борщевское затопление	Группы	4	110 ± 6	538 ± 58	725 ± 196	482 ± 93	0,90	0,76	0,0351	0,30

**Примечание:** \* - жирный шрифт – различия для одиночных особей и групп в отдельных линиях достоверны при уровне значимости  $p < 0,05$ ;

\*\* значение для единственной размножавшейся особи,

Максимальные значения  $\alpha_{3cr}$  (Табл. 1) во всех линиях *L. stagnalis*, за исключением линии Свислочи, существенно ниже 1%. При этом в

линиях Нарочи и притока Ангары, при размножении посредством  $CO_2$ , значения  $r_1$  остаются положительными, даже когда  $\alpha_{3cr}$

находятся в пределах до 0,2 – 0,3%. Это соответствует катастрофической смертности ювенильных особей в природных популяциях. Столь же низкие  $\alpha_{3cr}$  отмечены и для *S. corvus* при размножении посредством ПО.

## DISCUSSION

Исследованные виды легочных моллюсков показали резко различную способность к размножению посредством СО. Так, стенобионтный вид *S. corvus* в лабораторных условиях не размножался посредством СО, хотя плодовитость его особей, выращенных в группах, была достаточно высокой. При этом повышенная плодовитость *S. corvus* при размножении посредством ПО сочетается с уменьшением возраста начала овипозиции и более мелкими размерами новорожденных особей, которые обладают и пониженной выживаемостью в природных условиях. Поэтому в рамках концепции r/K-отбора *S. corvus* является типичным r-стратегом, повышенная плодовитость которого позволяет поддерживать стабильность его природных популяций в условиях высокой смертности и значительных колебаний их численности (Pianka, 2011).

У эврибионтного вида *L. stagnalis* из всех исследованных водоемов в эксперименте отмечено размножение посредством СО, хотя разные формы и уровни антропогенного загрязнения исследованных водоемов оказали неоднозначное воздействие на параметры жизненного цикла моллюсков при разных способах размножения.

Высокий уровень антропогенного загрязнения

р.Свислочь в черте г. Минска привел к значительному снижению репродуктивного потенциала местной популяции *L. stagnalis*, даже при условии 100%-ной выживаемости эмбрионов. Причиной этого, скорее всего, является накопление в ее генофонде рецессивных мутаций, вызванных многолетним воздействием высокого уровня антропогенного загрязнения. Их негативный эффект сохранился даже в первом лабораторном поколении, полученном от особей этой популяции и выращенном в незагрязненной среде. В свою очередь, размножение посредством СО, приводящее к увеличению степени гомозиготизации генофонда, способствует проявлению в генотипе мутантных, как правило, рецессивных генов (Charlesworth, 2003). Кроме того, у *L. stagnalis* из природной популяции р. Свислочь по сравнению с популяцией озера Нарочь отмечена активизация синтеза стрессовых белков семейства БТШ70, а также возрастание активности ряда ферментов системы антиоксидантной защиты (Gnatishina et al., 2011; Golubev et al., 2013). Функция последних в клетках заключается в нейтрализации повреждающего воздействия свободных радикалов, которые непрерывно образуются в клетках при стрессовых воздействиях разной природы. Таким образом, популяция *L. stagnalis* в загрязненной р. Свислочь существует в условиях хронического стресса, который оказывает негативное воздействие как на биохимические механизмы стресс-резистентности отдельных особей, так и на репродуктивный потенциал всей популяции. Для этой линии

значение  $\alpha_{scr}$  составило 2,7% при размножении посредством ПО, а при размножении посредством СО этот показатель возрастал до 7,22% (Табл. 1).

Необходимо отметить более низкий по сравнению с аналогичными данными для большинства остальных линий возраст начала овипозиции у *L. stagnalis* из линии р. Свислочь при обоих условиях содержания. Исходя из (1), это можно рассматривать как адаптивный механизм, позволяющий данной популяции в определенной степени компенсировать негативное влияние загрязнения водоема на ключевые параметры воспроизводства – снижение доли размножающихся особей и их плодовитости. Тем не менее, очевидно, что популяция *L. stagnalis* в Свислочи существует на нижней границе своих адаптационных возможностей.

У моллюсков *L. stagnalis* из чистого оз. Нарочь скорость роста популяций при СО была выше, чем при ПО, а значение  $\alpha_{scr}$  снижалось при СО до 0,19%. Это указывает на высокий адаптивный потенциал данной популяции в условиях резких колебаний численности. Это же можно сказать и о популяции притока р. Ангара. Нами ранее показано, что даже при высокой смертности молоди (до 97 – 99%) в природных популяциях *L. stagnalis*, размножение посредством СО способно обеспечивать их нормальное воспроизводство, по меньшей мере, в течение 10-12 последовательных поколений (Golubev *et al.*, 2013).

Повышенные уровни радиационного и теплового загрязнения водоемов (в оз. Персток и сбросном канале Березовской ГРЭС

соответственно.) также оказали негативное воздействие на репродуктивный потенциал популяций *L. stagnalis*, что выразилось, прежде всего, в существенном снижении доли размножающихся одиночных особей и увеличении у моллюсков возраста начала овипозиции. Однако в целом, судя по значениям  $r$  и  $\alpha_{scr}$  при ПО и СО (Табл.1), природные популяции *L. stagnalis* из этих водоемов находятся в достаточно стабильном состоянии. Показательно, что и вариабельность ключевых биохимических параметров энергетического и углеводного обмена у особей из этих популяций существенно не отличались от особей из слабо загрязненной р. Припять (Gnatishina *et al.*, 2012). Отсюда размножение посредством СО является эффективным механизмом сохранения природных популяций *L. stagnalis* в условиях резких колебаний их численности в незагрязненных водоемах. Однако при существенном загрязнении водоемов способности популяций этого вида к СО резко снижаются, что уменьшает их адаптивный потенциал.

При этом, среди других пресноводных легочных моллюсков, *L. stagnalis* выделяется достаточно высокой стойкостью к загрязнению среды. По шкале сапробности он относится к  $\beta$ -мезосапробным видам, тогда как большинство видов пресноводных моллюсков, в том числе и *S. corvus*, являются олигосапробными стенобионтными видами (Yashnov, 1979). Очевидно, такие виды более уязвимы, чем *L. stagnalis*, к воздействию загрязнения среды.

Так, у *S. corvus* способности к размножению посредством СО резко снижены, поэтому высокая плодовитость особей еще не гарантирует выживание природных популяций, поскольку в условиях значительной смертности у малоподвижных половозрелых моллюсков уменьшается и вероятность найти партнера по копуляции. Поэтому популяции *S. corvus* могут существовать лишь в водоемах с достаточно стабильными условиями среды, в которых их плотность популяций не опускается ниже критического уровня. Напротив, популяции *L. stagnalis* могут сохраняться даже в условиях резких колебаний численности, поскольку теоретически популяцию может восстановить даже единственная выжившая половозрелая особь.

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

## ACKNOWLEDGEMENTS

Работа выполнена в рамках Задания № 5.3.14 Государственной программы научных исследований Республики Беларусь «Химические технологии и материалы, природно-ресурсный потенциал», а также при частичной финансовой

поддержке проектов МИНОБРНАУКИ РФ (ГЗ 1354–2014/51; 6.382.2014/К), РНФ (14-14-00400), CRDF (FSCX-15-61168-0), РФФИ (14-04-00501, 15-04-06685) и ФГБОУ ВПО «ИГУ».

## REFERENCES

- Berezkina G.V., Starobogatov Y.I. (1988) Ecology of reproduction and egg laying of freshwater snails (Pulmonata). *Tr. Zool. Inst. USSR* **174**: 1-306.
- Charlesworth D. (2003) Effects of inbreeding on the genetic diversity in populations. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* **358**: 1051 – 1070.
- Escobar J.S., Auld J.R., Correa A.C., Alonso J.M., Bony Y.K., Coutellec M.A., Koene J.M., Pointier J.P., Jarne P., David P. (2011) Patterns of mating-system evolution in hermaphroditic animals: among selfing rate, inbreeding depression, and timing of reproduction. *Evolution* **65** (5): 1233 – 1253.
- Escobar J.S., Nicot A., David P. (2008) The different sources of variation in inbreeding depression, heterosis and outbreeding depression in a metapopulation of *Physa acuta*. *Genetics* **180**: 1593 – 1608.
- Gnatishina L.L., Falfushinskaya G.I., Golubev A.P., Dallinger R., Stoliar O.B. (2011) Role of metallothioneins in adaptation of *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Pulmonata) to environment pollution. *Hydrobiological Journal* **47**(5): 56 – 66.
- Gnatyshyna L., Falfushynska G., Bodilovska O., Oleynik O., Golubev A., Stoliar O. (2012) Metallothionein and glutathione in *Lymnaea stagnalis* determine the specificity of responses

- on the effects of ionising radiation. *Radioprotection* **47(2)**: 231 – 242.
- Golubev A.P (1999) The variability of the parameters of life cycles of hydrobionts: quantitative aspects and adaptive value. *Dis. Sc.D.* Minsk, 356.
- Golubev A.P. (1995) The thermal resistance and radioresistance of populations of *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) from reservoirs with different forms of anthropogenic pressures. *Dokl. Biol. Sci.* **342(2)**: 280 – 283.
- Golubev A.P., Laenko T.M. (2012) The modern state of freshwater of malacofauna of Belarus and trends its variation. *Sc. Notes of Ternopil Volodymyr Hnatyuk Nat.Ped.Uni. s.biol.* **2(51)**: 62 – 66.
- Golubev A.P., Roshchina. N.N., Borisova N.S. (1996) Heterogeneity of growth and reproduction in families *Physella integra* (Pulmonata, Physidae) depending on the method of fertilization and order out of the egg layings. *Rus. J. Ecol.* **1**: 65 – 71.
- Golubev A., Sikorski V., Stoliar O. (2011) Ionizing radiation long-term impact on biota in water bodies with different levels radioactive contamination in Belarusian sector of Chernobyl nuclear accident zone. *Radioprotection* **46(6)**: 393 – 399.
- Golubev A.P., Bodilovskaya O.A., Slesareva L.E., Shavel A.A., Timofeyev M.A. (2013) Population dynamics of the pulmonate mollusk *Lymnaea stagnalis* under the conditions of prolonged reproduction by self-fertilization. *Reports of Biological Sciences* **452**: 300 – 304.
- Howard B.J. et al. (2008). Protect Draft Report. Numerical benchmarks for protecting biota against radiation in the environment: proposed levels and underlying reasoning. 48 p.
- Jakubic B., Koperski P., Lewandowski K. (2014) Diversity of molluska in lowland river-like system: lentic versus lotic patches. *Pol. J. Ecol.* **62**: 335–348.
- Jarne P., Delay B. (1990) Inbreeding depression and self-fertilization in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata). *Heredity.* **64(2)**: 169 – 175.
- Khmeleva N.N., Golubev A.P., Laenko T.M. (1985) Ecology gastropods from the hot springs of Kamchatka. *Journal of General Biology.* **46(2)**: 230 – 240.
- Laenko T.M. (2012) The fauna of aquatic molluscs of Belarus. *Minsk: Belorussian Science.* 128pp.
- Pianka E.R. (2011). *Evolutionary ecology.* 513p.
- Prie V., Proschwitz, T., Seddon M.B. 2011. *Stagnicola corvus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3
- Schwartz S.S., Pyastolova O.A., Dobrinskaya L.A., Runkova G.G. (1976) Group effect in animal populations and chemical evolution. *Moskow: Science.* 152pp.
- Starobogatov Y.I. (1970) The fauna of mollusks and zoogeographic zoning of continental reservoirs. *Leningrad: Science.* 372pp.
- State report (2014) "The state and Environmental Protection of the Irkutsk region in 2013". -

- Irkutsk: Institute of Geography. VB Sochava. 389 p.*
- Tuan R., Simões L. C. G. (1998). Effect of self-fertilization on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Pulmonata: Planorbidae). *Gen. Mol. Biol.*, 21(4).
- Yashnov V.A. (1979) Practicum in Hydrobiology. *Moskow: Higher school. 428pp.*