

ISSN 0044-5134

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Зоологический журнал



ТОМ 71
ВЫП. 2



«НАУКА»
МОСКВА 1992

- Борхсениус Н.С., 1966. Каталог щитовок мировой фауны: Наука. М.—Л. С. 54.
- Хаджибейли З.К., 1983. Кокциды субтропической зоны Грузии: Мецниереба, Тбилиси. С. 171—172.
- Яснош В.А., 1968. Виды рода *Physcus* How (Hymenoptera, Chalcidoidea) — паразиты щитовок фауны Советского Союза // Энтомол. обозр. Т. 17. Вып. 1. С. 205—206.
- Грузинский научно-исследовательский институт защиты растений, Тбилиси;
Институт зоологии АН АзербССР, Баку
- Поступила в редакцию
21 марта 1991 г.

V.A. YASNOSH, G.A. MUSTAFAEVA

A NEW PARASITE OF POMEGRANATE SCALE
COCCOBIUS GRANATI SP.N. (HYMENOPTERA, APHELINIDAE)

Georgian Scientific Plant Protection Institute, Tbilisi; Institute of Zoology, Azerbaidjan SSR, Baku

Summary

Coccobius granati sp.n. (known as *Physcus*), parasite of *Lepidosaphes granati* Kor. (Homoptera, Coccinea) is described from Azerbaidjan, Caspian Sea coast. The species belongs to *P. testaceus* Masi group and is similar to *P. pistacicolus* Jasnoch.

УДК 574.224:594.381

© 1992 г.

А.П. ГОЛУБЕВ

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПРЕДРЕПРОДУКТИВНОГО ВОЗРАСТА
И ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У МОЛЛЮСКА
PHYSELLA INTEGRATA (PULMONATA, PHYSIDAE)
ПРИ ПЕРЕКРЕСТНОМ ОПЛОДОТВОРЕНИИ И САМООПЛОДОТВОРЕНИИ

В жизненном цикле гермафродитных легочных моллюсков имеет место как перекрестное оплодотворение, так и самооплодотворение. При этом, как показали исследования с привлечением специальных генетических методов (Cain, 1956), даже в кладках, отложенных после копуляции с другой особью, т.е. перекрестного оплодотворения, может находиться до 40% самооплодотворенных яиц. Функциональное и адаптивное значение обоих типов размножения в популяциях легочных моллюсков подробно обсуждались ранее (Березкина, Старобогатов, 1988). У моллюсков, размножающихся самооплодотворением, что имеет место лишь после достаточно длительной изоляции отдельных особей, отмечаются задержка начала размножения, снижение частоты кладок и уменьшение их размеров и т.д. С другой стороны, легочные моллюски характеризуются значительной вариабельностью по длительности эмбрионального развития в отдельных кладках, в результате чего выход молоди из кладки происходит не синхронно, а растягивается на достаточно длительный период времени. Так, у *Lymnaea fragilis* выход молоди из кладки начинается через 8 суток после ее вымета и длится в зависимости от размера кладки от 2—3 до 7—8 суток (Дрегольская, 1986). У *Ancylus fluviatilis* крайние сроки эмбриогенеза в кладках при 19° составляют 18—39 суток, а при 25° — 12—24 суток (Streit, 1976). В этой связи вполне обоснованным выглядит предположение, что одной из причин вариабельности по длительности эмбриогенеза в отдельных кладках может быть неодинаковая скорость эмбрионального развития яиц, осемененных в результате самооплодотворения и перекрестного оплодотворения. Поскольку подобные данные в литературе отсутствуют, нами проведены исследования длительности эмбриогенеза в кладках, полученных при обоих типах размножения, у моллюска физеллы *Physella (Costatella) integra* (Haldeman, 1841).

Эксперименты проведены в лабораторных условиях при 30°. Для получения кладок от перекрестного оплодотворения половозрелых моллюсков отлавливали в летний период в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС (Брестская обл.). Температура воды в водоеме во время отлова изменялась в пределах 28—32°. Отловленных моллюсков (сырая масса тела 50—70 мг) рассаживали по пять-шесть особей в сосуды объемом 0,5 л с водой из водоема-ох-

ладителя и помещали в термостатирующую установку. Из нескольких отложенных кладок (сроки вымета регистрировали) в каждом сосуде оставляли по одной с числом яиц в пределах 25–40. Прочие кладки удаляли вместе с моллюсками. Минимальные значения возраста и массы тела особей, дающих первые кладки при перекрестном оплодотворении в условиях оптимальной плотности (до 8 экз/л) при 30° С, получены по данным предыдущих исследований (Голубев, 1990).

Для получения кладок от самооплодотворения в водоеме-охладителе отбирали молодь физеллы в возрасте не более 2–3 суток (сырая масса до 1 мг) и рассаживали поодиночке в сосуды объемом 0,5 л.

В качестве корма использовали собранный в водоеме-охладителе оброст зеленой водоросли *Zygnema* sp. с сопровождающим его бактериальным компонентом. Корм всегда задавали с избытком. Через каждые 5 суток производили полную смену воды и корма. Сосуды с одиночными моллюсками просматривали ежесуточно, после вымета первой кладки моллюсков удаляли из сосуда и взвешивали, а кладки оставляли для дальнейших наблюдений.

В период выхода особей из кладок все сосуды просматривали ежесуточно через каждые 3–6 ч до полного выхода молоди из кладки. Отрожденную молодь просчитывали и немедленно удаляли из сосудов. Продолжительность эмбриогенеза особей была принята нами равной промежутку времени от вымета кладки материнской особью до выхода молоди из яйцевых оболочек во внешнюю среду. Такой подход является общепринятым в гидроэкологических и эколого-энергетических исследованиях (Рошин, 1980; Аракелова, 1986).

Внешняя морфология яйцекладок физеллы, отложенных самооплодотворяющимися особями, неотличима от описанной ранее (Березкина, Старобогатов, 1988) для яйцекладок данного вида от перекрестного оплодотворения. Кладки, или синкапсулы, при обоих типах размножения имеют чаще всего яйцевидную форму размерами не более 10–12 мм. Они покрыты достаточно прочной светопроницаемой оболочкой, внутри которой в прозрачной слизи не более чем в один-два слоя лежат яйца овальной формы размером 0,8 × 0,6 мм. Каждое яйцо, или капсула, ограниченное двухслойной мембраной, содержит яйцеклетку, помещенную в белковый матрикс. Развитие у физеллы, как и у других легочных моллюсков, прямое. Из яиц выходит молодь, внешне сходная со взрослыми особями, а по раковине – с начальными частями взрослых моллюсков.

Число яиц в кладках, произведенных самооплодотворяющимися особями, было в пределах 15–40, что вполне соответствует средним значениям для кладок, полученных при перекрестном оплодотворении. В то же время при изолированном выращивании физеллы начинают производить кладки в среднем на 2 недели позже, чем при содержании в группе в условиях оптимальной плотности. Соответственно этому и средняя масса тела особей, давших первые кладки, при самооплодотворении выше, чем при перекрестном оплодотворении (таблица). Такая задержка размножения у изолированных моллюсков является весьма значительной, с учетом того, что при 30° средняя продолжительность жизни физеллы не превышает 2–2,5 месяцев. Пределы изменчивости возраста и массы тела особей физеллы в начале периода продуцирования яйцекладок при обоих типах размножения не перекрываются.

Полученные результаты в целом подтверждают уже имеющиеся данные о задержке размножения (сроком от 1–3 недель до 1,5 месяцев) и возрастании размеров тела в процессе вымета первых кладок при индивидуальном выращивании по сравнению с таковым при парном выращивании для легочных моллюсков в семействах Lymneidae, Planorbidae, Bulnidae (Березкина, Старобогатов, 1988). Известно, что в онтогенезе легочных моллюсков формирование женской половой системы несколько отстает от формирования мужской. В результате этого в разновозрастной группе особей моллюски при первых копуляциях функционируют только как самцы. Однако лишь этим обстоятельством нельзя полностью объяснить столь значительную задержку размножения у изолированных особей физеллы. При выращивании одновозрастных особей данного вида в группе при оптимальной плотности (до 8 экз/л) и температуре 30° первые кладки выметываются уже при достижении хотя бы двумя-тремя моллюсками в возрасте 13–15 суток массы тела 25–30 мг (Голубев, 1990). В то же время минимальная масса тела изолированных особей физеллы при вымете первых кладок составляет 52 мг, а средняя доходит до 81 мг. Следовательно, самооплодотворение является вынужденным способом полового размножения физеллы и у этого вида имеет место лишь по истечении определенного срока (2 недели и более), в течение которого у особей не произошло нормальной копуляции с другими моллюсками. Самооплодотворение некоторой части яиц в кладках, отложенных после нормальной копуляции, обычно объясняется тем, что собственная сперма копулирующей особи (аутосперма) смешивается в семенных пузырьках со спермой партнера по копуляции (аллосперма) и наравне с ней участвует в оплодотворении (Березкина, Старобогатов, 1988, стр. 113–114). Однако вполне допустимо, что имеет место также возврат аутоспермы половым партнером.

Длительность эмбриогенеза в кладках физеллы, полученных при обоих типах размножения, оказалась практически одинаковой (таблица). Выход молоди из кладок, отложенных как изолированными, так и содержащимися в группе особями, в большинстве случаев начинался на 4–5-е сутки после их откладки. Лишь в единичных кладках (не более 10% от их общего числа), полученных также при обоих типах размножения, начало выхода молоди сдвигалось

Некоторые показатели размножения у физеллы при перекрестном оплодотворении и самооплодотворении в эксперименте при 30°

Показатель	Перекрестное оплодотворение	Самооплодотворение
Число кладок	19	14
Минимальный возраст при вымете первой кладки, сутки	13–15*	28–30
	14	29
Сырая масса при вымете первой кладки, мг	25–30*	52–105
	28	81
Начало выхода молоди из кладки, считая от момента ее вымета, сутки	4–6	4–7
	4,9	5,3

* По Голубеву (1990). Числитель — пределы изменчивости показателей, знаменатель — их средние значения.

на 6–7-е сутки после вымета кладки во внешнюю среду. Различия по средним значениям минимальной продолжительности эмбриогенеза для кладок, полученных при перекрестном оплодотворении и самооплодотворении, статистически недостоверны при уровне значимости $P > 0,1$. Как правило, процесс выхода молоди из кладок физеллы при 30° растягивается на 3–5 суток. При этом в первые 2 суток из кладки выходит до 60–70% находящихся в ней особей. Определенных различий по суточной динамике выхода молоди из кладок, образованных при обоих типах размножения, не установлено. Таким образом, в отдельных кладках физеллы, отложенных как изолированными, так и содержащимися в группе особями, возможно двукратное изменение длительности эмбрионального развития. При этом весь период пребывания в кладках развивающиеся эмбрионы находились в яйцевых капсулах. Их перемещений во внекапсулярной слизи не наблюдалось.

Проведенные исследования позволяют заключить, что сделанное нами предположение о различной скорости эмбрионального развития яиц физеллы, осемененных в результате перекрестного оплодотворения и самооплодотворения в первом поколении, не подтвердилось. Напротив, установлена высокая степень генетической детерминации этого показателя, вернее, нормы его реакции. Однако нужно учитывать теоретическую возможность того, что ряд яиц в кладках может быть самооплодотворенным во втором поколении, если особь, их отложившая, сама отрождена из самооплодотворенного яйца. Для легочных моллюсков показано крайне негативное воздействие самооплодотворения уже во втором-третьем поколениях на жизнеспособность отрожденных особей (Березкина, Старобогатов, 1988). В то же время жизнеспособность и выживаемость особей, отрожденных из яиц, самооплодотворенных в первом поколении, практически не уступает таковой для особей, вышедших из яиц, осемененных в результате перекрестного оплодотворения. Визуальные наблюдения над молодью физеллы, отрожденной в данном эксперименте из самооплодотворенных яиц, подтверждают этот вывод. Таким образом, заключение, что тип оплодотворения яиц физеллы не влияет на скорость их эмбрионального развития, еще не является окончательным. Для окончательного решения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования с привлечением более тонких генетических и эмбриологических методов.

Из сказанного выше можно сделать общий вывод, что у физеллы самооплодотворение в первом поколении значительно удлиняет предрепродуктивный период и не оказывает влияния на скорость эмбрионального развития яиц. В целом самооплодотворение у данного вида моллюсков является вынужденным способом размножения, так как имеет место лишь после весьма длительной изоляции особей. В естественных условиях, где в отдельных биотопах плотность физеллы достигает нескольких тысяч на 1 м², самооплодотворение как способ размножения, очевидно, не имеет места. Однако оно имеет решающее значение при освоении моллюсками новых биотопов, куда первоначально способны проникнуть лишь единичные особи. Размножаясь самооплодотворением, они производят достаточное количество потомства, которое по достижении некоторой минимальной плотности приступает к размножению с перекрестным оплодотворением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аракелова Е.С., 1986. Количественные закономерности обмена, роста и питания пресноводных брюхоногих моллюсков // Автореф. канд. дисс. Л., С. 1–22.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И., 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 174. С. 1–308.
- Голубев А.П., 1990. Разнокачественность роста в полиморфных семьях моллюска *Physella integra* (Gastropoda, Pulmonata) в эксперименте при различных температурах // Докл. АН БССР. Т. 34. № 7. С. 662–665.
- Дрегольская И.Н., 1986. Асинхронность выплывания из кладки и изменчивость теплоустойчивости ювенильных прудовиков // Журн. общ. биол. Т. 47. № 3. С. 417–421.
- Роцин В.Е., 1980. Эколого-энергетическая характеристика эмбрионального развития некоторых видов пресноводных ракообразных // Автореф. канд. дисс. Минск. С. 1–24.
- Cain G.L., 1956. Studies on cross-fertilization and self-fertilization in *Lymnaea stagnalis appressa* Say // Biol. Bull. V. 111. N 1. P. 45–52.
- Streit B., 1976. Energy flow in four different field populations of *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda – Basommatophora) // Oecologia. V. 22. N 3. P. 261–273.

Институт зоологии
АН Беларуси, Минск

Поступила в редакцию
5 июня 1991 г.

A.P. GOLUBEV

DURATION OF PREREPRODUCTIVE PERIOD AND EMBRIONAL DEVELOPMENT OF MOLLUSCS *PHYSELLA INTEGRATA* (PULMONATA, PHYSIDAE) WHEN CROSS-FERTILIZATION OR SELF-FERTILIZATION TAKES PLACE

Institute of Zoology of the BSSR Academy of Sciences, Minsk

Summary

Isolated (self-fertilizing) individuals of *Physella integra* in experiments at 30° begin to reproduce two weeks later than those kept in groups with the optimal density. The mass of the body of individuals which begin to reproduce was substantially bigger in the former case. Duration of embryogenesis in egg masses produced by self-fertilized and by cross-fertilized molluscs did not differ. An assumption that the cause of asynchronous hatching from egg masses of pulmonats is unequal rate of embryogenesis of self-fertilized and cross-fertilized eggs (there is always a substantial fraction of self-fertilized eggs in egg masses of pulmonats produced after cross-fertilization) was not confirmed.

УДК 594.1

© 1992 г.

Ю.Б. ЗАЙЦЕВА, В.В. МАЛАХОВ

ОНТОГЕНЕЗ ЗАМКА ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *MUSCULUS DISCORS* (MYTILIDA, MYTILIDAE)

Настоящая работа – вторая публикация из серии задуманных нами статей, посвященных развитию замка в постларвальном онтогенезе двустворчатых моллюсков отряда Mytilida.

В работе описано развитие замка широко распространенного вида *Musculus discors*, не имеющего пелагической личинки. По данным Торсона (Thorson, 1935), яйца *M. discors* развиваются в слизистых кладках, из которых выходят молодые особи, ведущие донный образ жизни. Из кладок *M. discors* Торсоном (1935) были извлечены моллюски с размером раковины 300–400 мкм. По данным Наумова с соавторами (1987), зародышевая раковина *M. discors* имеет в длину 500 мкм.

Объектом настоящей работы были особи *M. discors* размером от 500 мкм до 23 мм, собранные в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ в Кандалакшском заливе Белого моря. Наиболее мелкие из собранных особей соответствуют по размерам моллюскам, недавно покинувшим кладку. У особей размером 500 мкм оба конца раковины округлые, макушка слабо развита, замковая линия прямая (рис. 1, А). В состав замка входят провин-