

УДК 594.32:575.18

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА И ХАРАКТЕР ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ДВУХ ВИДОВ ЛУЖАНОК *VIVIPARUS VIVIPARUS* (LINNAEUS, 1758) И *VIVIPARUS CONTECTUS* (MILLET, 1813) (GASTROPODA, VIVIPARIDAE) В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ

Андрійчук Т. В., Межжерін С. В.

Половая структура и характер полового диморфизма двух видов лужанок Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758) и Viviparus conlectus (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) в пределах Украины — Т.В. Андрійчук¹, С.В. Межжерін² — Исследование двух экологически близких видов моллюсков семейства Viviparidae дало следующие результаты. В популяциях обоих видов имеет место явный дефицит самцов, их доля (15%) у депрессивного вида Viviparus conlectus существенно ниже, чем у относительно многочисленного V. viviparus (25%). При этом выраженность полового диморфизма по конхиологическим признакам, а также степень изменчивости этих признаков у самцов у последнего вида по сравнению с самками выражены сильнее, чем у первого. Таким образом получается, что стенобионтный редкий вид V. conlectus характеризуется нестандартным соотношением полов и менее выраженной половой структурой. Это должно ограничить амфимиксис и может стать причиной спонтанного партеногенеза, что автоматически приведет к дальнейшему снижению численности.

Ключевые слова: *Viviparus viviparus, Viviparus conlectus, соотношение полов, половой диморфизм, численность.*

Адрес. ¹Житомирский государственный университет имени Ивана Франко. 10008. Житомир, ул. Большая Бердичевская, 40. ²Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 01601. Киев ул. Б.Хмельницкого 15 e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Статева структура і характер статевого диморфізму двох видів лужанок Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758) і Viviparus conlectus (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) в межах України – Т.В. Андрійчук¹, С.В. Межжерін² – Дослідження двох екологічно близьких видів молюсків родини Viviparidae дало наступні результати. В популяціях обох видів має місце наявний дефіцит самців, їх частка (15%) у депресивного виду Viviparus conlectus істотно нижча, ніж у відносно численного V. viviparus (25%). При цьому вираженість статевого диморфізму за конхіологічними ознаками, а також ступінь мінливості цих ознак у самців останнього виду у порівнянні з самками виражені сильніше, ніж у першого. Таким чином виходить, що стенобіонтний рідкісний вид V. conlectus характеризується нестандартним співвідношенням статей і менш вираженою статевою структурою. Це має обмежити амфіміксис і може стати причиною спонтанного партеногенезу, що автоматично призведе до подальшого зниження чисельності.

Ключові слова: *Viviparus viviparus, Viviparus conlectus, співвідношення статей, статеви диморфізм, чисельність*

Адреса. ¹Житомирський державний університет імені Івана Франко. 10008. Житомир, вул. Велика Бердичевська, 40. ²Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України. 01601. Київ. вул. Б. Хмельницького 15 e-mail: mezh@izan.kiev.ua

The sexual structure and nature of sexual dimorphism of two species of viviparids, Viviparus viviparus Linnaeus, 1758 and Viviparus conlectus (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) within Ukraine - T.V. Andriichuk¹, S.V. Mezherin² - A study of two ecologically similar species of mollusks belonging to the family Viviparidae gave the following results. In both species there is a clear shortage of males; their percentage (15%) in the less abundant Viviparus conlectus is significantly lower than that recorded for the more numerous V. viviparus (25%). The expression of sexual dimorphism of conchological features as well as the degree of variability of these traits in males of the latter species compared to females, are more pronounced than in the first species. Thus it turns out that stenobiotic rare species V. conlectus is characterized by an unusual sex ratio and a less pronounced sexual structure. This should limit amphimixis within its populations and may cause spontaneous parthenogenesis, which will automatically lead to a further decline in numbers.

Keywords : *Viviparus viviparus, Viviparus conlectus, sex ratio, sexual dimorphism, population numbers*

Address: ¹Ivan Franko Zhytomyr State University, Velika Berdychevska 40, Zhytomyr 10008, Ukraine; ²Dep. Evol. Genet. Basis of Systematics, Schmalhausen Institute of Zoology NAS of Ukraine, B. Khmelnytskogo 15, Kiev 01601, Ukraine. e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Введение

Половая структура и различие в морфо-физиологической организации животных разного пола, получившее название половой диморфизм,

явления, представляющие большой теоретический и в особенности эволюционный интерес. Общая тенденция исторического развития процесса

воспроизводства себе подобных представляется следующим образом: от бесполого размножения к половому (по сути, от одноклеточной организации к многоклеточной), а далее от гермафродитного к двуполому (у животных: от низкоорганизованных к высокоорганизованным многоклеточным, а у растений так и осталось гермафродитным). В результате у всех высокоорганизованных животных (артропод, головоногих моллюсков, позвоночных) имеет место только половое размножение, причем с обязательным наличием самок и самцов, а бесполое размножение и гермафродитизм — явления не просто исключительные, а для этих групп патологические.

В этой связи интерес представляют начальные стадии становления полового размножения на основе двуполой половой структуры. К ныне живущим организмам, у которых еще только происходит становление дифференцировки на самок и самцов, относятся, например, брюхоногие моллюски *Gastropoda*. В этом классе можно встретить как ситуации гермафродитизма, так и четкую раздельнополость. Конкретно подкласс переднежаберных *Prosobranchia* и представляют собой такую смешанную группу с разными типами полового размножения, при этом в пресноводном семействе живородковых *Viviparidae* правилом является раздельнополость, а однополость — исключение, причем как случай партеногенеза в факультативной или облигатной формах [1].

Модельной группой для исследований половой структуры и полового диморфизма в пределах Украины вполне могут послужить два экологически близких вида: лужанка речная (живородка обыкновенная) *Viviparus viviparus* Linnaeus, 1758 и лужанка озерная *Viviparus contectus* (Millet, 1813), которые являются традиционным объектом для такого рода исследований [2-5]. Первоначальной задачей должно было бы стать получение ответа на следующие три вопроса. Первый, насколько в популяциях первично раздельнополых организмов, еще неустойчиво дифференцированных по полу, соотношение между самками и самцами близкое к 1:1, свойственное большинству групп животных. Второй, выражен ли половой диморфизм у этих моллюсков по основным морфометрическим признакам. Третий, отличаются ли по уровню индивидуальной изменчивости самки от самцов. С целью получения ответов на эти вопросы и проведено данное исследование.

Материал и методы

Фактической основой данного исследования послужили серии выборок двух видов лужанок, собранные в водоемах Украины с мая по октябрь. Лужанка речная *V. viviparus* в работе представлена 30 выборками и 824 экз. Материал взят по основным речным бассейнам Украины, при этом

большая часть получена из северо-западных регионов Украины. Лужанка озерная *V. contectus* — вид в современных условиях гораздо более редкий — 12 выборок, 230 экз. Серии в основном из северо-западного региона Украины, где еще сохранились относительно многочисленные популяции этого вида.

Оценка индивидуальной изменчивости и характера полового диморфизма проведена по следующим промерам: ВР — высота раковины, ШР — ширина раковина, ВУ — высота устья, ШУ — ширина устья, ВКР — высота крышечки раковины, ШКР — ширина крышечки раковины, ВПО — высота последнего оборота, ЧО — число оборотов, ВЗ — высота завитка. С целью определения изменчивости пропорций проводилась индексация. Для чего промеры были отнесены к наибольшей высоте раковины, а также оценивалась средняя длина одного оборота (ВР/ЧО, мм).

Статистическая обработка материалов проведена с помощью пакета Statistica v. 6.

Результаты

Соотношение полов. В исследованных популяциях *V. viviparus* соотношение полов варьировало в широких пределах (рис. 1). В отдельных водоемах самцы численно доминировали (Люботинское оз., Харьковская обл. — 72%; затока Базарчук, окрестности с. Вилково, Одесская обл. — 52%). Хотя чаще они были в явном меньшинстве, а в двух выборках их даже не удалось обнаружить (р. Северский Донец, окрестности г. Станично-Луганск; с. Грабовое, р. Западный Буг, Волынская обл.). Средняя доля самцов составила по выборкам 0,25, а их доля в общей выборке $0,248 \pm 0,015$, что означает сдвиг полов в популяциях четко в сторону самок.

В выборках *V. contectus* был еще более выраженный дефицит самцов. Максимальная их доля была только 0,33 (с. Пряжево, р. Гуйва, Житомир. обл.). При этом в 3 выборках из 12 (р. Западный Буг, с. Сторонибабы, Львовская обл.; р. Случ, пгт. Барановка Житомирский р-н; р. Западный Буг, с. Грабовое, Волынская обл.) самцы не были выявлены. В результате средняя доля самцов по выборкам этого вида составила 0,135, а их доля в общей выборке по Украине оказалось равной $0,152 \pm 0,024$, что означает в высшей степени достоверные отличия ($t = 3,34$, $p < 0,001$) от аналогичного показателя у *V. viviparus*.

Половой диморфизм. Использование дисперсионного анализа (критерия “One-way ANOVA”) показывает, что влияние половой принадлежности на изменчивость целого ряда признаков статистически достоверно. Однако степень этой достоверности и, следовательно, выраженность полового диморфизма у лужанок разная. Гораздо в большей степени различия полов проявляются у *V. viviparus*, чем у *V. contectus* (табл. 1). При этом затрагиваются разные типы

признаков. Если у *V. contectus* различия между самками и самцами размерные (высота раковины самок $2,74 \pm 0,04$ и самцов $2,44 \pm 0,08$ соответственно $t = 3,37$; $p < 0,001$), то у *V. viviparus* — это в большей степени различия по пропорциям, а тогда как различия в размерах раковин самок и самцов у этого вида на границе достоверности ($BP_{\text{♀}} = 2,50 \pm 0,02$; $BP_{\text{♂}} = 2,42 \pm 0,04$; $t = 2,24$; $p < 0,05$).

Такую же тенденцию дают и результаты дискриминатного анализа. Если у *V. viviparus* самцы и самки по совокупности промеров и индексов дискриминируются на 100% (табл. 3), то у *V. contectus* совсем не так: самки по этим признакам определяются достаточно четко на 98,5%, а самцы только на 22,8%. Вывод очевиден: самцы у *V. contectus* внешне очень похожи на самок.

Изменчивость самок и самцов. Сопоставление среднеквадратических отклонений исследованных 17 морфометрических параметров двух видов лужанок доказывает (табл. 3), в общем, ожидающуюся тенденцию увеличения варьирования самцов по сравнению с самками, но только у лужанки речной *V. viviparus*. Достоверные различия отмечены по 5 признакам.

Таблица 1. Степень влияния фактора половой принадлежности на изменчивость морфометрических показателей раковины и ее достоверность у двух видов лужанок

Признак	<i>V. contectus</i>		<i>V. viviparus</i>	
	F	p	F	p
ВР	8,9	0,003	3,6	0,05
ШР	5,3	0,022	5,9	0,02
ВУ	6,7	0,010	3,7	0,05
ШУ	7,1	0,008	3,5	0,06
ВКР	6,8	0,010	10,6	0,001*
ШКР	9,4	0,002	15,5	0,0001*
ВПО	10,7	0,001*	3,0	0,08
ЧО	0,2	0,627	0,0	0,84
ВЗ	9,4	0,002	12,0	0,001*
ШР/ВР	7,3	0,008	0,0	0,94
ВУ/ВР	6,1	0,014	2,6	0,11
ШУ/ВР	2,5	0,118	3,0	0,08
ВКР/ВР	3,5	0,063	91,3	0,000000*
ШКР/ВР	0,01	0,914	705,1	0,000000*
ВПО/ВР	0,2	0,655	52,5	0,000000*
ЧО/ВР	11,0	0,001*	5,0	0,03
ВЗ/ВР	0,4	0,519	18,1	0,00002*

Примечания. Расшифровка признаков в разделе «Материалы и методы». F – критерий Фишера, p – достоверность влияния. * $p < 0,001$

Таблица 2. Классификационная матрица дискриминатного анализа

<i>V. contectus</i>	%	♀	♂
♀	98,5	192	3
♂	22,9	27	8
В целом	87,0	219	11
<i>V. viviparus</i>	%	♀	♂
♀	100	546	0
♂	100	0	181

В целом	100	546	181
---------	-----	-----	-----

Таблица 3. Значения критерия Фишера, полученные при сопоставлении среднеквадратических отклонений морфометрических признаков у самцов и самок двух видов лужанок

Признак	<i>V. viviparus</i>		<i>V. contectus</i>	
	$n_1 = 179$		$n_1 = 35$	
	$n_2 = 546$		$n_2 = 195$	
ВР	1,2*		0,8	
ШР	1,1		0,8	
ВУ	1,1		0,8	
ШУ	1,1		0,8	
ВКР	0,9		0,8	
ШКР	0,0		0,8	
ВПО	1,0		0,8	
ЧО	1,4**		0,9	
ВЗ	1,2*		0,7	
ШР/ВР	1,3*		1,3	
ВУ/ВР	1,1		1	
ШУ/ВР	1,1		0,9	
ВКР/ВР	1,4**		1,4	
ШКР/ВР	1,0		1,1	
ВПО/ВР	2,2***		1,0	
ЧО/ВР	1,1		0,8	
ВЗ/ВР	1,1		1,0	

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; n_2 – число самцов, n_1 – число самок.

Тогда как у *V. contectus* достоверные различия не установлены. Таким образом и это обстоятельство подтверждает невыраженность мужского „начала” у самцов лужанки озерной по сравнению с лужанкой речной.

Обсуждение результатов

Полученные результаты позволяют ответить на поставленные в начале исследования вопросы и в конечном счете даже сформулировать достаточное интересную гипотезу.

1. Соотношение полов у лужанок явно сдвинуто в сторону самок, причем у лужанки речной самцы составляют 25%, а у лужанки озерной только 15%. Нередки случаи однополых выборок, а также ситуации, когда доля самцов менее 10%. Полученные результаты интересны тем, что ранее для водоемов Украины соотношение полов для этих двух видов указывалось как 1:1 при единичных исключениях – сдвигах в сторону самок [6].

2. Половой диморфизм присутствует у двух видов, но выражен в разной степени. По совокупности конхиологических признаков самцы и самки *V. viviparus* дискриминируются на 100%, а различия между полами касаются прежде всего индексов раковины. Соответственно у *C. contectus* основные различия связаны с уменьшением размеров раковины самцов, которые дискриминируются только на 22,8%.

3. Степень изменчивости конхиологических признаков у самцов *V. viviparus* по многим признакам выше, чем у самок, что в целом

согласуется с концепцией эволюционно высокого потенциала особей мужского пола [7], тогда как у *V. contectus* такие отличия не выявлены.

При сравнении демографических показателей этих двух экологически мало отличающихся видов становится очевидным, что в водах Украины численность *V. viviparus* выше, а распространение существенно шире, чем *V. contectus*. По имеющимся предварительным данным даже в северо-западных наиболее благоприятных для лужанки озерной водоемах на один экземпляр этого вида в среднем приходится не менее 10 особей лужанки речной. И это при том, что, на первый взгляд, для такого сокращения численности популяций *V. contectus* нет явных экологических оснований. Вероятно, что ведущим

фактором депрессии популяций *V. contectus* стали генетические факторы, которые играют важную роль в определении пола. Очевидно, что «здоровая» генетическая структура популяций у двуполых организмов формируется только при нормальном амфимиксисе. Тогда как при таком дефиците самцов, как в украинских популяциях *V. contectus*, это становится уже невозможно. Очевидно, что в такой ситуации возможен просто переход к спонтанному партеногенетическому размножению, как это доказано у американских вивипарид рода *Compeloma* [1]. А это обстоятельство вполне может привести к резкому снижению выживаемости потомков, что очень актуально для *V. contectus*.

1. **Johnson S. G., Leefe W.R.** Clonal diversity and polyphelitive origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Compeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the South eastern United States // J. Evol. Biol. 1999. V.12. P.1056-1068.
2. **Jakubik B.** Reproductive pattern of *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Viviparidae) from littoral aggregations in a through-flow reservoir (Central Poland) // Pol. J. Ecol. 2006. V. 54. N1. P. 39-55
3. **Jakubik B.** Life strategies of Viviparidae (Gastropoda; Caenogastropoda; Archtaenioglossa) in various aquatic habitats *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813) // Fol. Mal. 2012. V.20. N3. P. 145-179.
4. **Jakubik B.** Reproduction of the freshwater snail *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda; Caenogastropoda; Archtaenioglossa) // Fol. Mal. 2009. V.17. N4. P. 223-230.
5. **Beršiene L., Ribič G., Borsyte D.** Comparative karyological analysis of five species of *Viviparus* (Gastropoda, Protobranchia) // J. Mollusk. Study. 2000. V. 66. P. 259-271.
6. **Левина О. В.** Моллюски семейства Viviparidae водохранилищ днепровского каскада // Гидроб. ж.. 1992. Т. 28. №1. С.60-64.
7. **Геодакян В. А.** Половой диморфизм // Биол. журн. Армении. 1986. Т. 39. № 10. С. 823-834.

Отримано: 24 травня 2013 р.

Прийнято до друку: 3 вересня 2013 р.