

УДК 594.382

**РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА  
*BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (PULMONATA; BULIMINIDAE)  
ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО ПРИЧОРНОМОР'Я**

**Н. Вичалковська\*, С. Крамаренко \*\***

\*Миколаївський державний університет  
вул. Нікольська, 24, Миколаїв 54030, Україна  
e-mail: vychalkovskay@mail.ru

\*\*Миколаївський державний аграрний університет  
вул. Парижської комуні, 9, Миколаїв 54010, Україна  
e-mail: kssnail@rambler.ru

Проаналізовано розмір кладок, розмірні показники яєць та новонароджених наземних равликів *Brephulopsis cylindrica*. З'ясовано, що стратегія розмноження виду спрямована на оптимальний внесок ресурсів у формування повноцінного яйця. Збереженість яєць і потомства забезпечена масовим розмноженням в обмежені терміни та інтенсивним використанням новонародженими особинами енергетичних запасів яйця.

*Ключові слова:* *Brephulopsis*, розмноження, яйцекладка, репродуктивна стратегія Північно-Західне Причорномор'я, Україна.

Наземні черевоногі моллюски – це різноманітна та численна група тварин: сьогодні відомо близько 24 тисяч видів наземних гастропод [13]. Однак ця оцінка приблизна, оскільки останніми дослідженнями виявлено раніше невідомі різноманітні групи моллюсків у тропічних лісах [12]. Недостатньо вивчений також біологічний цикл переважної більшості видів, особливо аспекти біології їхнього розмноження. Наприклад, характеристики яйцекладки та розміри яєць відомі лише для 113 видів цієї групи моллюсків [12].

Наземний равлик *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) є фоновим видом аридних ландшафтів Криму та Північно-Західного Причорномор'я: він населяє відкриті біотопи природних та урбанізованих біогеоценозів [8]. Особливості географічної мінливості, популяційної екології та морфофізіологічних характеристик цього виду частково вивчені нами раніше [1–6]. Головна мета нашого дослідження тепер – аналіз особливостей плодючості моллюсків *B. cylindrica* та, передусім, оцінка об'єму кладки та розмірні характеристики яєць і новонароджених равликів.

Використовували статевозрілих равликів *B. cylindrica*, зібраних 19 квітня 2003 р. одразу після виходу із зимової сплячки (гібернації) з однієї локальної популяції м. Миколаєва (Миколаївська обл., Південна Україна, Північно-Західне Причорномор'я). Моллюсків утримували в лабораторних умовах поодиноці в ємностях на 200–500 мл, що на 5 см заповнені ґрунтом, а зверху затягнуті сіткою. Ємності регулярно зволожували. За період з 14.05.03 р. по 11.06.03 р. отримано 19 кладок *B. cylindrica*, з них дві повторні. Після вилучення з ґрунту кожену кладку ретельно відмивали, кожне яйце вивільняли від слизової оболонки, на якій були частки ґрунту. Для кожної кладки підраховували кількість яєць, а потім вимірювали діаметр кількох яєць (7–25 залежно від кількості в кладці) під бінокулярним мікроскопом МБС-10 з точністю до 0,01 мм.

Яйця з кожної кладки розміщували для інкубації в чашках Петрі, дно яких було вкрите вологим фільтрувальним папером. Температура, при якій утримували яйця, стано-

вила  $20,0 \pm 2^\circ\text{C}$ , а відносна вологість –  $80,0 \pm 5\%$ . Після вилуплення кожної новонародженої особини вимірювали кількість обертів її черепашки (з точністю до 0,05 оберту) та її максимальний діаметр (з точністю до 0,01 мм).

Отримані дані опрацьовували методами параметричної і непараметричної статистики за загальноприйнятими методиками [7] з використанням пакета прикладних програм STATISTICA.

Загалом під час експерименту отримано 19 кладок від 17 особин *B. cylindrica*, загальна кількість яєць в кладках становила 344, з яких виміряно 275. Підсумкові результати аналізу даних по всіх кладках наведені в таблиці.

Плодючість равликів *B. cylindrica* варіювала від 8 до 44 яєць в одній кладці і становила в середньому  $18,2 \pm 1,9$  яєць. Діаметр яєць коливався від 1,35 до 2,00 мм, а в середньому для 275 яєць становив  $1,72 \pm 0,01$  мм. В окремих кладках середній діаметр яєць варіював від  $1,55 \pm 0,01$  до  $1,84 \pm 0,02$  мм. Що стосується середнього розміру яєць у кладці, то для наземних молюсків *B. cylindrica* зафіксовано тенденцію до зниження цього показника в пізніших кладках (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена:  $r_s = -0,460$ ;  $n = 19$ ;  $p < 0,05$ ) (рис. 1).

Статистичні показники плодючості наземних молюсків *B. cylindrica*

| Показники плодючості                               | Об'єм вибірки, $n$ | Розмах, $lim$ | $\bar{x} \pm SE\bar{x}$ |
|--|--------------------|---------------|-------------------------|
| Кількість яєць у кладці, ШТУК                      | 19                 | 8–44          | $18,2 \pm 1,9$          |
| Діаметр яйця *, мм                                 | 275                | 1,35–2,00     | $1,72 \pm 0,01$         |
| Кількість обертів черепашки новонародженої особини | 56                 | 1,00–1,75     | $1,48 \pm 0,02$         |
| Діаметр черепашки новонародженої особини *, мм     | 56                 | 1,20–1,90     | $1,55 \pm 0,01$         |

\* Показники розраховані загально для всіх кладок.

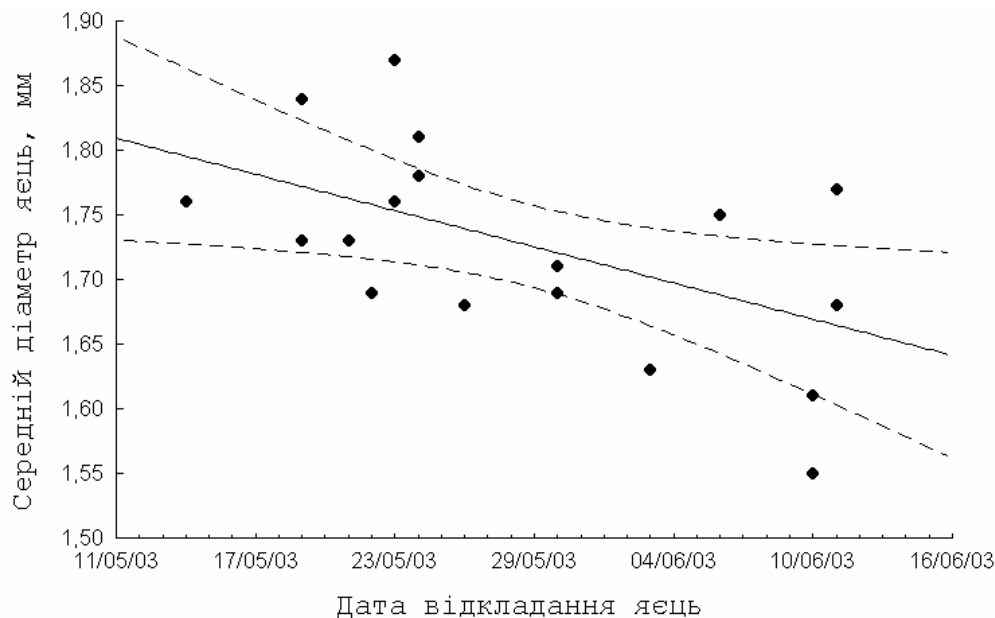


Рис. 1. Залежність розміру яєць наземних молюсків *B. cylindrica* від дати їхнього відкладення.

Однак коефіцієнт варіації діаметра яєць в кожній кладці досягає мінімальних значень у середині періоду відкладання яєць (25.05.03–30.05.03), тоді як для перших та останніх кладок характерний значний рівень мінливості яєць за розмірами (рис. 2).

Середній діаметр яєць у кладці позитивно корелює з розмірами черепашки материнської особини (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена  $r_s = 0,489$ ;  $n = 19$ ;  $p < 0,05$ ). Характерно, що повторні кладки одних і тих же особин відповідали тенденції, зафіксованій раніше, і мали яйця, діаметр яких у середньому був вірогідно нижчим, ніж у перших кладках (критерій Стьюдента  $t = 7,19$  та  $t = 7,34$ , відповідно; в обох випадках  $p < 0,001$ ).

Це ж підтверджено і розрахунком часткових коефіцієнтів кореляції між середнім діаметром яйця в кладці (залежна змінна), датою відкладання та висотою черепашки материнської особини (незалежні змінні). Після вилучення впливу розмірів материнської особини тенденція до зниження розмірів яєць у кладці наприкінці сезону розмноження залишається вірогідною (коефіцієнт часткової кореляції  $r_{part} = -0,498$ ;  $p < 0,05$ ), тоді як після елімінації впливу дати відкладання яєць зв'язок між розмірами яєць і розмірами материнської особини стає невірогідним ( $r_{part} = 0,178$ ;  $p = 0,49$ ).

Кількість обертів черепашки новонароджених особин варіює в різних кладках від 1,00 до 1,75 і в середньому становить  $1,48 \pm 0,02$ . Характерно, що середня кількість обертів новонародженої особини вірогідно корелює з розмірами кладки (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена  $r_s = -0,802$ ;  $n = 9$ ;  $p < 0,01$ ) (рис. 3).

Діаметр черепашки новонародженої особини, навпаки, залежить від середніх розмірів яєць у кладці (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена:  $r_s = 0,701$ ;  $n = 9$ ;  $p < 0,05$ ). Середній діаметр яєць в окремій кладці не залежить від кількості яєць у кладці. Діаметр черепашок новонароджених молюсків позитивно корелює з кількістю їхніх обертів (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена:  $r_s = 0,647$ ;  $n = 56$ ;  $p < 0,001$ ).

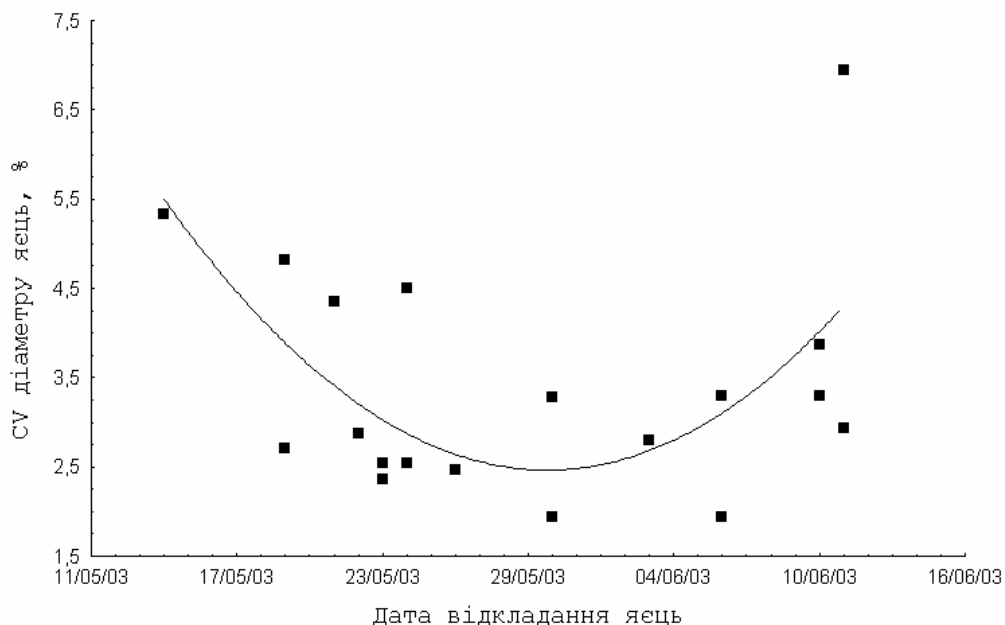


Рис. 2. Залежність мінливості розміру яєць наземних молюсків *B. cylindrica* від дати їхнього відкладання.

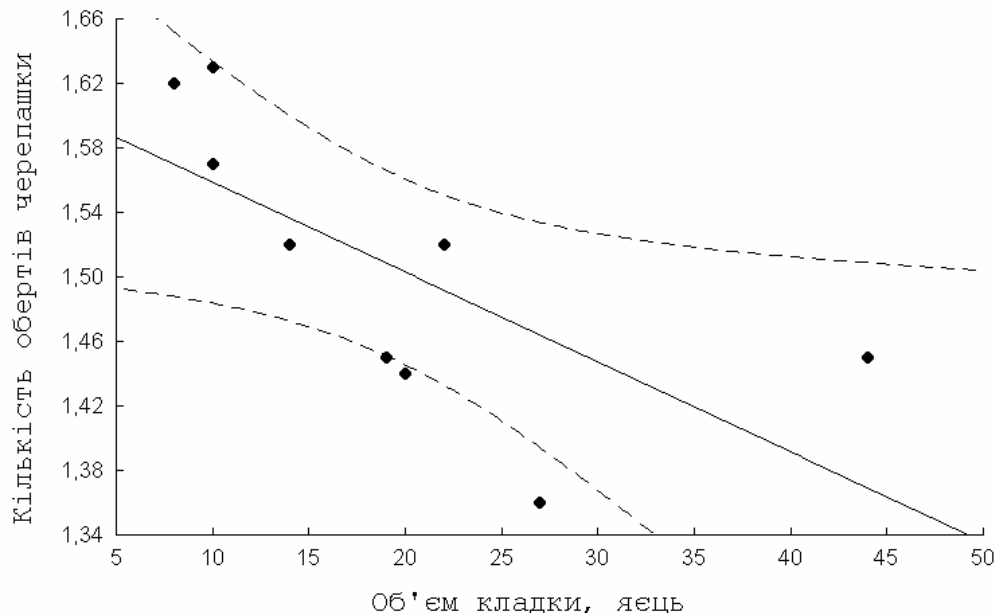


Рис. 3. Залежність кількості обертів черепашки новонароджених особин наземних моллюсків *B. cylindrica* від об'єму кладки.

Діаметри яєць із першої та повторної кладок, які отримано від однієї материнської особини, вірогідно відрізнялись (критерій  $t$  Стьюдента:  $t = 7,19$ ;  $df = 32$ ;  $p < 0,001$ ). Вірогідно відрізнялись за кількістю обертів черепашки новонароджених особин з першої та повторної кладок, отримані від однієї материнської особини (критерій  $t$  Стьюдента,  $t = 5,17$ ;  $df = 20$ ;  $p < 0,001$ ), а також діаметр їхніх черепашок ( $t = 2,81$ ;  $df = 20$ ;  $p = 0,01$ ).

Розмір яйця є важливою компонентою пристосованості у тварин, які відкладають яйця. Якщо розглядати розмір яйця з погляду внеску ресурсів у репродукцію, то для моллюсків можливе збільшення кількості відкладених яєць унаслідок зменшення розмірів кожного яйця, або навпаки. Оптимальний розподіл між розміром яйця та кількістю яєць може залежати від перспективи виживання нащадків і від характеристик материнської особини (її розміри, умови харчування, ступінь зараження паразитами), а також від погодних умов під час сезону розмноження [9]. Розмір яйця значно детермінує розмір новонародженої особини і, як наслідок, швидкість його наступного росту та якості, які сприяють виживанню [12].

Показники розмірів яєць надзвичайно широко коливаються серед видів наземних гастропод. І у равликів, і у слимаків є висока залежність між розміром тіла тварини і розміром яєць. Найменші відомі розміри яєць (близько 4 мм) має *Carychium tridentatum* (родина Ellobiidae), а найбільші (51×35 мм) – *Megalobulinus popelairianus* (родина Acaevidae), вид з висотою черепашки 150–230 мм, який трапляється в Колумбії та Еквадорі [12]. Для представників родини Buliminidae (=Enidae) відомі дані про розміри яєць тільки для одного виду – *Zebrina detrita* (Muller). За середніх розмірів черепашки дорослих равликів близько 17–20 мм, середній діаметр яєць *Z. detrita* становить 2,4 мм [11].

Згідно з нашими даними, середній діаметр яєць *B. cylindrica* з популяції, яку досліджено, становив  $1,72 \pm 0,01$  мм за середніх розмірів черепашки материнських особин

18,67±0,24 мм. Отже, розміри яєць *B. cylindrica*, з урахуванням розмірів черепашки материнської особини, цілком можна порівняти із відповідними даними для *Z. detrita*, умови мешкання якого подібні до умов, характерних для *B. cylindrica*. Обидва види трапляються у степових ландшафтах, часто підіймаються на стебла кущів і трав, можуть утворювати щільні скупчення [8].

Багаторазово висловлювали припущення про те, що розмір яєць окремих особин одного виду – це надійний індикатор кількості та якості ресурсів, які передано кожному нащадкові (припускають, що більші яйця містять більше живильного матеріалу). Однак це припущення не можна вважати абсолютним, оскільки розміри яєць варіюють більше ніж вміст поживних речовин. Можливо, причиною цього є нечіткий контроль регулювання розмірів яєць у процесі вітелогенезу [10].

Як зазначено вище, плодючість моллюсків *B. cylindrica* змінюється від 8 до 44 яєць у кладці та в середньому становить 18,2±1,9 яєць. У середині репродуктивного періоду (з 25.05.2003 по 30.05.2003) показник внутрішньокладкової мінливості (коефіцієнт варіації діаметра яєць у кожній кладці) досягає мінімальних значень, тобто саме в середині репродуктивного періоду формуються найповноцінніші яйця. Діаметр яєць в окремих кладках не залежить від кількості яєць у ній, а кількість яєць у кладці не залежить від розмірів материнської особини. Водночас середній діаметр яєць позитивно корелює з розмірами черепашки материнської особини. Відповідно, можна припустити, що особини з більшими розмірами черепашки роблять значніший “внесок” у формування наступної генерації порівняно з особинами менших розмірів. Можливо, вони витрачають значно більше ресурсів на формування повноцінного яйця, роблячи, здебільшого, одну кладку з оптимальним енергетичним забезпеченням кожного яйця. Стосовно інших видів наземних моллюсків такої тенденції раніше не спостерігали. Зафіксовано лише окремі випадки позитивної кореляції між розмірами материнської особини, кількістю та розміром кладок [16, 17].

Очевидно, таку стратегію регулюють також чинники зовнішнього середовища, передусім характер сезонних змін клімату. Для формування повноцінних яєць *B. cylindrica* потребує комплексного поєднання трьох чинників протягом не менш ніж двох тижнів після виходу з гібернації і до початку відкладання яєць: температури повітря в межах 20–25°C, високого рівня вологості й можливості харчуватися [1]. В умовах Північно-Західного Причорномор'я таке поєднання сприятливих чинників простежується з початку травня до середини червня з деякими коливаннями термінів залежно від гідротермальних умов поточного року. В пізніші терміни опади, як звичайно, трапляються зрідка, а в разі їхнього випадання ґрунт швидко пересихає. Можливо, з огляду на це репродуктивний період *B. cylindrica* є коротким, але він дає змогу організму не тільки підготуватися до відкладання яєць, а й забезпечити успішний розвиток та неушкодженість нащадків.

У лабораторних умовах особини *B. cylindrica* відкладали яйця з 26.04.2003 по 11.06.2003. Однак перші повноцінні за кількістю та станом яєць кладки зроблені починаючи з 14.05.2003. Повторні кладки від двох особин отримано в ті ж терміни. Періоди між відкладанням повторних кладок становили 18–19 діб. Характерно, що в повторних кладках моллюски відкладали яйця з розвинутими ембріонами. Цей факт можна трактувати, як модифікацію простого яйценодження у випадку вимушеного утримання яєць у репродуктивних шляхах за несприятливих для їхнього відкладання умов. Продукцію яєць з розвиненими ембріонами можна пояснити як максимізацію пристосованості

до аридних умов мешкання, що виявляється в забезпеченні батьками гарантованого розвитку ембріонів до початку посушливого періоду й оптимізації термінів масової появи молодих моллюсків.

Переривання відкладень яєць деякими особинами може бути пов'язане зі значними енергетичними втратами під час першої в сезоні кладки, значними витратами вологи (у вигляді слизу), та, можливо, також з механічними порушеннями яйцевої камери, унаслідок чого моллюск швидко покидає її [1]. В будь-якому випадку після переривання відкладень яєць зберігається перспектива повторної кладки без шкоди для нащадків завдяки можливості утримання яєць і розвитку ембріонів у репродуктивних шляхах моллюска. Б. Баур (1994) припустив, що головною вигодою такого утримання яєць та яйцеживонародження може бути мінімізація потенційного ризику загибелі яєць з причини посухи чи пошкодження їх хижаками. В нашому дослідженні виявлено гнучкість репродуктивної стратегії *B. cylindrica*, унаслідок якої моллюски здатні продукувати яйця або ембріони залежно від тривалості терміну перебування яєць у репродуктивних шляхах, але в межах оптимальних термінів репродуктивного періоду, які обмежені умовами навколишнього середовища. З іншого боку, можливість виконання повторних кладок з розвинутими ембріонами дає змогу підтримати життєздатність популяції в разі загибелі за будь-яких умов кладок, які зроблені раніше.

Для *B. cylindrica* зафіксовано тенденцію до зниження середнього розміру яєць у пізніх кладках. Згідно з теорією, розмір черепашки перед першою гібернацією критично важливий оскільки зимова смертність найбільша у найдрібніших особин [14]. За однакового розміру черепашки одразу після виходу із яйця равлики, які з'явилися раніше від інших у період сезону розмноження, можуть мати більший шанс вижити порівняно з "пізніми", бо особини, які з'явилися пізніше, мають менше часу для росту [15; 17]. Проте розмір черепашки під час народження залежить від розміру яйця [12]. Тому равлики, які народжуються пізніше, можуть мати підвищені шанси вижити, якщо вони розвиваються з більших яєць. Можна припустити, що розміри яєць мають збільшуватись протягом сезону відкладання яєць. Така залежність справді зафіксована у видів, які протягом сезону роблять декілька кладок, у цьому випадку розміри яєць стійко збільшуються від одної кладки до іншої. Тільки в кінці періоду відкладання яєць простежується тенденція до зниження цього показника, що, очевидно, пов'язане зі зниженням енергетичних ресурсів, які особина витрачає на розмноження [9]. Аналогічну закономірність можна виявити і щодо об'єму кладки. В нашому випадку поява повторних кладок швидше виняток, ніж правило. В разі несприятливих погодних умов кладка не з'являється, а розвиток ембріонів починається в репродуктивних шляхах материнської особини. Затримка відкладання яєць, що пов'язана з несприятливими умовами, можливо, і є головною причиною, яка визначає тривалість репродуктивного періоду; моллюски, відчуваючи прес таких умов, певно, продукують дрібніші яйця внаслідок витрачання частки ресурсів на потреби власного організму.

Діаметр черепашки новонароджених значно залежав від середніх розмірів яєць у кладках і позитивно корелював з кількістю обертів новонародженої особини. Аналіз кількості обертів новонародженої черепашки (та її діаметра) ускладнений фактом росту черепашки всередині яйця після її формування. Під час спостережень за розвитком яєць виявлено, що після появи отвору в яйцевій оболонці і за наявності достатнього зволоження моллюск перебуває всередині яйця ще протягом кількох діб. Одночасно його чере-

пашка зростає, що підтверджено формуванням дифінітивних обертів, які впливають на показники діаметра черепашки та кількості обертів черепашки.

Отже, стратегія розмноження *B. cylindrica* спрямована на оптимальний внесок ресурсів у формування повноцінного яйця, в цьому разі внесок більших за розмірами особин вагомійший. Збереженість яєць і нащадків забезпечувана масовим розмноженням в обмежені терміни, пов'язані з сезонними коливаннями гідротермального режиму, а також затриманням яєць у репродуктивних шляхах та інтенсивним використанням енергетичних ресурсів яйця новонародженими.

1. *Вычалковская Н. В.* Некоторые особенности размножения наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) в лабораторных условиях // Вестн. зоологии. 2005. Т. 39. № 3. С. 77–83.
2. *Вичалковська Н. В., Крамаренко С. С.* Вплив інтерференційної конкуренції на дисперсію наземних молюсків *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) // Наук. праці ІІ біол. читань. Миколаїв: МДУ, 2003. С. 63–66.
3. *Вычалковская Н. В., Крамаренко С. С.* Межпопуляционные различия в сопротивлении к потере влаги у наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) // Эколого-функциональные та фаунистичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Зб. наук. праць. Житомир: Волинь, 2004. С. 27–30.
4. *Крамаренко С. С.* Новые данные о межпопуляционной изменчивости половой системы наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 2. С. 1430–1433.
5. *Крамаренко С. С.* Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) // Вестн. зоологии. 1997. Т. 31. № 4. С. 51–54.
6. *Крамаренко С. С.* Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) // Журн. общей биологии. 1997. Т. 58. № 1. С. 94–101.
7. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
8. *Шилейко А. А.* Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda; Pulmonata; Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 3. № 130. Л.: Наука, 1984. 399 с.
9. *Baur B.* Seasonal changes in clutch size, egg size and mode of oviposition in *Arianta arbustorum* (L.) (Gastropoda) from alpine populations // Zool. Anz. 1990. Vol. 225. P. 253–264.
10. *Baur B.* Parental care in terrestrial gastropods // Experientia. 1994. Vol. 50. P. 5–14.
11. *Fromming E.* Biologie der mitteleuropaischen landgastropoden. Duncker and Humblot: Berlin, 1954. 404 S.
12. *Heller J.* Life history strategies // The biology of terrestrial mollusks / Ed. G. M. Barker. CAB International, 2001. P. 413–445.
13. *Solem A.* Classification of the land mollusca // In: The Pulmonates, systematics, evolution and ecology. London: Academic Press, 1978. Vol. 2A. P. 49–96.
14. *Oosterhoff L. M.* Variation in growth rate as an ecological factor in the land snail *Cepea nemoralis* (L.) // Neth. J. Zool. 1977. Vol. 27. P. 1–132.

15. Wolda H. Natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Arch. Neerl. Zool. 1963. Vol. 15. P. 381–471.
16. Wolda H. The effect of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Evolution. 1967. Vol. 21. P. 117–129.
17. Wolda H., Kreulen D. A. Ecology of some experimental populations of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). Production and survival of eggs and juveniles // Neth. J. Zool. 1973. Vol. 23. P. 168–188.

**REPRODUCTIVE STRATEGY OF THE LAND SNAIL  
*BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (PULMONATA; BULIMINIDAE)  
IN THE NORTH-WEST BLACK SEA COAST REGION**

**N. Vitchalkovskaya\*, S. Kramarenko\*\***

\*Nikolaev State University  
Nikolska st. 24, Nikolaev 54030, Ukraine  
e-mail: vychalkovskay@mail.ru

\*\* Nikolaev State Agrarian University  
Paryzskoi Communy st. 9, Nikolaev 54010, Ukraine  
e-mail: kssnail@rambler.ru

Clutch size, egg size and hatchlings size were analyzed. The reproductive strategy is influenced by the optimum investment of resources into the full value egg. Egg survival is guaranteed by the mass egg production during the limited terms, and by the intensive egg resources using by the hatchlings.

*Key words:* *Brephulopsis*, reproduction, reproductive strategy, egg clutch, North-West Black Sea coast region, Ukraine.

Стаття надійшла до редколегії 15.12.05  
Прийнята до друку 3.04.06