

УДК 594.32:594.32
<https://doi.org/10.33989/2414-9810.2019.5.2.194434>

Н. М. Макарова

Національний медичний університет ім. О. О. Богомольця
 просп. Перемоги, 34, Київ, Україна, 02000

natalia_makarova_st@ukr.net

ORCID 0000-0002-7245-009X

ВІКОВІ ОСОБЛИВОСТІ І СЕЗОННА ДИНАМІКА ГАМЕТОГЕНЕЗУ У ПОПУЛЯЦІЯХ *ESPERIANA ESPERI* (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, MELANOPSIDAE) УКРАЇНИ

У статті представлено результати особливостей гаметогенезу та його сезонної динаміки у *Esperiana esperi* (Férussac, 1823). В Україні ці реофільні молюски зазвичай мешкають у прибережних зонах великих річок, які відносяться до гідромережі Правобережної України. Популяції цих тварин належать до категорії поліциклічних, тобто таких, до складу яких входять особини кількох поколінь, з максимальною тривалістю життя, яка становить близько двох років. В ході дослідження встановлено, що гаметогенез у *E. esperi* – це синхронний процес, який відбувається за однакових умов середовища під час сперматогенезу та овогенезу. Дослідженням гістології статевих залоз цих тварин було з'ясовано, що гаметогенез у них нараховує п'ять стадій зрілості гонад (початкова стадія, активний гаметогенез, переднерестова, нерестова і нульова стадії), які є характерними для певних сезонів року. Згідно проведеного аналізу простежується пряма залежність між стадіями гаметогенезу і температурними умовами середовища. Встановлено, що гаметогенез у південних популяціях молюсків відбувається раніше порівняно з північними популяціями.

За кількістю зрілих ооцитів визначено час настання піків народжуваності, які припадають в основному на липень для північних популяцій і на червень для таких же південних популяцій молюсків, що свідчить про різний температурний оптимум. Згідно останнього найвищим ступенем стабільності характеризуються південні популяції досліджуваних видів. Узагальнені відомості за кількістю ооцитів характеризують також тривалість періодів життєвих циклів *E. esperi* з північної і південної території ареалу за України за сучасних кліматичних умов. Встановлено, що у цих молюсків найдовшим є передрепродукційний період, який триває близько року. Репродукційний займає всього лише 3,5 місяці, а тривалість післярепродукційного становить 3 місяці (у рідких випадках може затягнутися до 7 місяців у північних популяціях).

Ключові слова: *Esperiana esperi*, життєві цикли, гаметогенез, сперматогенез, овогенез, передрепродукційний, репродукційний, після репродукційний періоди.

Вступ. Життєвий цикл – це процес з послідовністю фаз розвитку, в завершенні яких настає статева зрілість і організм дає початок новому поколінню. У *E. esperi* він є простим. Передує ембріональному розвитку процес запліднення, надалі настає ювенільна фаза, яка переходить у фазу зрілості, після якої особини приступають до розмноження і завершується їх життєвий цикл смертю. Це порівняно нещодавно отримані відомості. Попри те, що ці тварини були об'єктами досліджень протягом двох століть, донедавна ця група молюсків залишалася однією з найменш досліджених груп прісноводних гребінчастозябрових видів. Ці відомості були фрагментарними і потребували детального їх вивчення, оскільки статевий цикл це вкрай важлива і невід'ємна складова життєвого циклу усіх тварин. Особливий інтерес до цього питання виникає в умовах вкрай негативної екологічної ситуації, що склалася у водних системах України.

Закономірності життєвого циклу *E. esperi* це своєрідний комплекс адаптацій до розмноження у водоймах з континентальними умовами, які далеко не завжди стабільні і сприятливі, а є повсякчас мінливими в умовах їх місцеперебувань. Про-

цес адаптації до таких умов водного середовища сформувався у цих тварин в результаті довготривалої еволюції, що дозволяє популяціям досліджуваних тварин виживати у несприятливих наразі екологічних умовах (Макарова, 2018).

Матеріал та методи. Матеріалом слугували збори (1231 екз.), які були проведені на чотирьох точках відбору (р. Горинь, Гоща Рівненської обл.; Дунай, Вилкове і Дністер, Маяки Одеської обл.; Дніпро, Херсон) протягом теплого періоду 2019 р. Вікова структура популяцій молюсків досліджена згідно математико-статистичних методів, що описані С. С. Крамаренком та ін. (2003). Гістологічні дослідження здійснено за загальноприйнятими методиками. Фарбування зрізів проводили за допомогою геметоксиліна Гайденайна-еозину.

Результати та їх обговорення. *E. esperi* – типовий представник родини Melanopsidae Н. Adams et A. Adams, 1854, які населяють річки та деякі інші проточні водойми Південної Європи, Передньої і Південно-Східної Азії (Старобогатов, 1970). Як правило, у цих молюсків видовжена овально-конічна черепашка з гострою верхівкою вгорі, має опуклі оберти і устя, яке закривається кришечкою. Чорнушки є компонентом річкового бентосу і як молюски-фільтратори сприяють природному самоочищенню водойм. (Анистратенко В., & Анистратенко О., 2001; Жадин, 1952; Стадниченко, & Макарова, 2016).

Для встановлення конкретних етапів статевого циклу чорнушкових прослідкували за сезонними змінами гістології їх гонад. До цього часу подібні дослідження у *E. esperi* на протязі всіх стадій їх репродуктивного розвитку не проводились. І, як правило, це унеможливило з'ясування вікового і сезонного перебігу розмноження цих молюсків, оскільки такі дані допомагають зрозуміти інші процеси у водних екосистемах, яким характерні ці молюски, особливо в негативних екологічних умовах гідромережі України. Вивчення специфіки вище описаних процесів у чорнушок, з різних природно кліматичних зон України, є неможливими без результатів дослідження статевої поведінки *E. esperi* (Макарова, 2016; Макарова, 2018).

В ході дослідження встановлено, що гаметогенез у *E. esperi* характеризується циклічним розвитком гамет, притаманними якому є п'ять стадій їх зрілості: початок гаметогенезу, його активний стан, переднерестова, нерестова і кінцева післянерестова або нульова стадії. Кожна з них має місце в певні сезони року. В кінці квітня розпочинається гаметогенез і у обох статей відмічено активне формування гамет. В цей період стінки ацинів у молюсків є потовщеними, але поступово тоншають в міру заповнення гаметами. Перша стадія гаметогенезу тривала в цьому році до початку травня і під її кінець на гістологічних зрізах помітні були ацини, які заповнені у самок оогоніями та дрібними ооцитами, а у самців відповідно сперматогоніями і сперматоцитами. Активний гаметогенез, а саме його друга стадія, припадає зазвичай на травень з тривалістю, як правило, до трьох тижнів. У обох статей *E. esperi* наявні багаточисельні гамети, подекуди і на різних стадіях розвитку, які щільно прилягають до стінок ацинів. Таке явище мало місце у самців *E. esperi* з Дніпра (Херсон) в травні 2019 року (Макарова, 2018).

На початку третьої стадії гаметогенезу статеві гонади у обох статей молюсків помітно потовщуються та збільшуються в розмірах і в цей період досить легко визначити статеву належність тварини, якщо попередньо звільнити її від черепашки. В цей період ацини щільно прилягають один до одного, їх стінки значно тоншають за рахунок заповнення гаметами, ооцитами – у самок і, відповідно, сперматозоїдами у самців, які вже дозріли та досягли своїх найбільших розмірів. Ця стадія починається в червні і закінчується на початку липня, але в північних областях України тривалість її може затягнутися до середини даного місяця, що зумовлено температурним фактором. В липні зазвичай має місце нерестова стадія. На його початку у однорічних особин *E. esperi* з'являються поодинокі кладки світло жовтого кольору, які прикріплені до водяної рослинності. Але подекуди на півдні України, зокрема у молюсків з Дунаю (смт. Вилкове в Одеській області) поодинокі кладки можна помітити вже наприкінці червня. Знову ж таки причиною цього є температурний фактор, який є значно вищим ніж на півночі України. Останньою стадією в цьому циклі розвитку є післянерестова або нульова. В цей час стінки ацинів спадаються і стають складчастими, в них відсутні гамети, але інколи помітні поодинокі дегенеруючі ооцити, в самців сперматозоїди цитолізуються і у зимовий період їх ацини і гонади знаходяться у стані спокою. Остання стадія триває, як правило, з кінця вересня і до кінця квітня. Та подекуди, в умовах аномального підвищення температури восени, зокрема у вересні,

а де-не-де і в жовтні, можуть спостерігатися поодинокі кладки. Та як правило, з настанням холодів, таке «пізніє» потомство гине. Спостерігається чітка тенденція прямої залежності тривалості гаметогенезу із посезонною зміною водного середовища.

Як відмічено вище, у молюсків з різних ландшафтно-кліматичних зон України гаметогенез дещо різниться в часі. Насамперед ця залежність пов'язана з температурним фактором. В горинських і случанських популяціях чорнушок пік народжуваності припадає на липень, а у південних популяціях – на кінець червня – початок липня (табл. 1) (Макарова, 2015).

Дана стратегія гаметогенезу українських популяцій *E. esperi*, дозволила цим тваринам максимально підвищити репродуктивний потенціал популяції.

Таблиця 1

Терміни перебігу гаметогенезу у молюсків родини *Melanopsidae* з річок різних природно географічних зон України

Стадії гаметогенезу	Поліська зона	Степова зона
	Термін перебігу	Термін перебігу
Початок гаметогенезу	початок травня до II його декади	кінець квітня - I декада травня
Активний гаметогенез	III декада травня – I декада червня	II декада травня – кінець III його декади
Переднерестова стадія	червень – I декада липня	кінець травня – до III декади червня
Нерестова стадія	Середина липня до III декади серпня	III декада червня – кінець липня
Післянерестова стадія	II декада вересня – початок травня	початок жовтня – II-III декади квітня

Впродовж всієї активної життєдіяльності у гонадах *E. esperi* одночасно наявні гамети у обох статей на різній стадії зрілості. На початку репродуктивного періоду у цих тварин переважають ранні ооцити. З початком літа вони спостерігаються у молюсків з усіх природно-кліматичних зон України, але найвища їх кількість (32%) була відмічена у південних популяціях *E. esperi*. Відсоткова частка ооцитів на стадії превітелогенезу є нестабільною і коливається впродовж всього репродукційного періоду. Фолікулярні ооцити у північних популяціях *E. esperi* були наявні на початку літа. Їх показник у червні становив 27%, тоді як у молюсків з південних популяцій вони з'явилися вже у травні і домінували до липня (44%), та подекуди спостерігалися і в серпні. Таке явище зазвичай притаманне на піку народжуваності. Домінуюча кількість дегенеруючих ооцитів траплялася наприкінці вересня – початку жовтня у північних *E. esperi* і у жовтні – листопаді у молюсків з південних популяцій (рис. 1).

Репродуктивні процеси у молюсків із Степової ландшафтно-кліматичної зони починаються раніше і, порівняно з *E. esperi*, з Лісостепу протікають більш прискорено (табл. 2). Однією з причин такого могут бути різниця температур зовнішнього середовища і пізній вихід останніх із стану зимового анабіозу.

Таблиця 2

Терміни перебігу оогенезу у молюсків родини *Melanopsidae* з річок різних природно географічних зон України

Стадії оогенезу	Поліська зона	Степова зона
	Термін перебігу	Термін перебігу
Превітелогенез	I декада травня – кінець його останньої декади	остання декада квітня – кінець I декади травня
Вітелогенез	остання декада травня – I-II декади червня	II декада травня – початок I декади червня
Пізній вітелогенез	кінець III декади червня - липень	червень – до середини липня
Зрілі ооцити	серпень – початок вересня	липень – кінець III декади серпня
Дегенеруючі ооцити	III декада вересня-травень	жовтень – II-III декади квітня

Частка ооцитів значно зростає перед овуляцією, а під час фолікулярної фази зменшується, але завжди домінує порівняно до співвідношення інших клітин на стадії превітелогенезу.

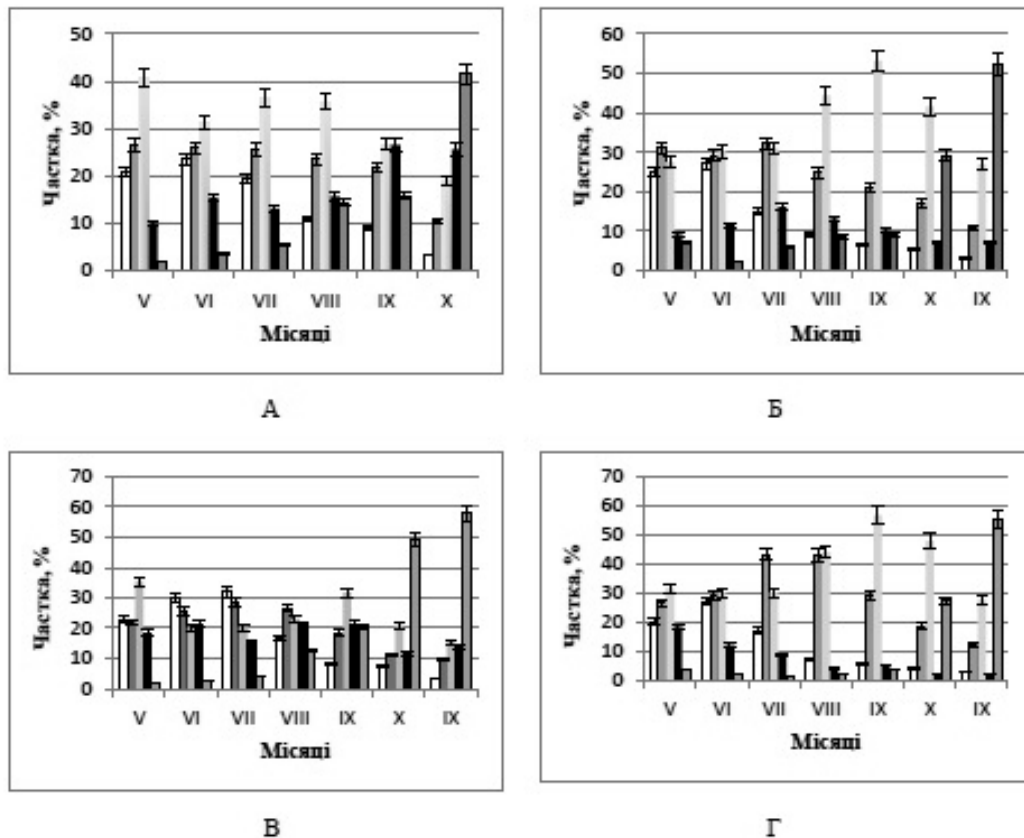


Рис. 1. Відсотковий розподіл ооцитів *E. esperi* на різних стадіях овогенезу впродовж теплого сезону року:

E. esperi; А – Горинь, Гоща Рівненської обл.; Б – Дніпро, Херсон; В – Дунай, Вилкове Одеської обл.; Г – Дністер, Маяки Одеської обл. □ - превітелогенез; ■ - вітелогенез; ■ - пізній вітелогенез;

■ - зрілі ооцити; ■ - дегенеруючі ооцити.

Сперматогенез, порівняно з оогенезом у цих молюсків протікає простіше. Для останнього характерне продукування статевих клітин протягом всього активного стану тварин під час теплих сезонів року і тривалий період їх спокою у зимовий період. Статевій зрілості самці досягають вже в наступному році навесні. Загальновідомо, що у них відсутній парувальний орган, то вони продукують статеві продукти у водне середовище, які потім потрапляють у мантийну порожнину самок, де і відбувається процес запліднення (Жадин, 1952).

Висновки. Найдовшим за термінами у *E. esperi* є передрепродукційний період, з тривалістю до року. Тривалість репродукційного періоду становить 3,5 місяці, а після репродукційного від одного–до трьох (інколи як виключення 7 місяців).

Пік народжуваності у північних популяціях *E. esperi* припадає на липень, а у південних видів – на кінець червня – початок липня, що виникає внаслідок пізніх термінів завершення сперматогенезу у молюсків з півночі.

Тривалість життя даного виду становить два роки. Смертність у обох популяціях графічно описана з двома піками. Перший з яких припадає на період масової загибелі цього річок. Це має місце в середині літа. Другий пік відмічається у вересні під час відмирання старих дворічних особин.

Спостерігається значна тенденція скорочення ареалів цих молюсків через збільшення малопродатних площ з несприятливим поєднанням біокліматичних факторів. У зв'язку з такою ситуацією необхідними є наукові дослідження і розробки природоохоронних стратегій задля уникнення високої імовірності у майбутньому зникнення даного виду внаслідок негативних змін у водних екосистемах.

Список використаної літератури:

- Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. Класс Панцирные, или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia. Киев : Велес, 2001. 240 с.
- Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Макарова (Стельмашук) Н. М. Деякі аспекти біології та демекології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України. *Вісник Львівського університету. Серія Біологія*. 2016. Вип. 72. С. 140–148.
- Макарова Н. М. Поширення і деякі особливості екології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) у водоймах України. *Гидробиологический журнал*. 2015. Т. 51(5). С. 67–74.
- Макарова Н. М. Чорнушкові (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) України (фауна, систематика, екологія, поширення) : автореф. дис. ... канд. біолог. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія». Київ, 2018. 20 с.
- Стадниченко А. П., Макарова Н. М. До видової структури родини чорнушкових (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України. *Materials of the XII International scientific and practical conference, "Areas of scientific thought", 2015/2016. Biological sciences. Chemistry and chemical technology. Veterinary medicine. Vol. 14. Sheffield : Science and education LTD, 2016. P. 25–26.*
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Ленинград : Наука, 1970. 371 с.

N. M. Makarova

Bogomolets National Medical University

AGE PECULIARITIES AND SEASONAL DYNAMICS OF GAMETOGENESIS IN POPULATIONS OF *ESPERIANA ESPERI* (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, MELANOPSIDAE) OF UKRAINE

Article presents the results of features of gametogenesis and its seasonal dynamics in *Esperiana esperi* (Férussac, 1823). In Ukraine, these rheophilic mollusks are common in the coastal stretches of large rivers that form part of the hydroelectric network of its Right Bank. The populations of these animals belong to the category of polycyclic, that is, consisting of individuals of several generations, with a maximum life expectancy of about two years. The study found that gametogenesis in *E. esperi* is a synchronous process that occurs under the same environmental conditions during spermatogenesis and oogenesis. Examination of the histological sections of the sex glands of these mollusks revealed that it is a stage process that involves five stages of maturity of the gonads: the beginning of gametogenesis, active gametogenesis, pre-spawning, spawning and post-spawning stages, which are characteristic for certain seasons of the year. According to the analysis, there is a direct correlation between the stages of gametogenesis and the temperature conditions of the environment. Accordingly, gametogenesis in southern mollusk populations has been found to occur earlier than northern populations. The number of mature oocytes determines the time of occurrence of fertility peaks, which occur mainly in July for northern populations and for June for the same southern populations of molluscs, indicating a different temperature optimum. According to the latter, the highest levels of stability are characterized by southern populations of the species studied. Generalized information on the number of oocytes also characterizes the duration of periods of *E. esperi* life cycles from the northern and southern territories of the habitat in Ukraine under current climatic conditions. These molluscs are found to have the longest reproduction period, which lasts about a year. Reproduction takes only 3.5 months, and post-reproduction takes 1-3 (as an extreme rarity - up to 7 months in northern populations).

Key words: *Esperiana esperi*, life cycles, gametogenesis, spermatogenesis, oogenesis, pre-reproductive, reproductive, after reproductive periods.

References

- Anistratenko, V. V., & Anistratenko, O. Yu. (2001). *Klass Pantsirnye, ili Khitony, klass Bryukhonogie – Cyclobranchia, Scutibranchia i Pectinibranchia* [Class Polyplacophora or Chitons, Class Gastropoda – Cyclobranchia, Scutibranchia and Pectinibranchia]. Kiev: Veles [in Russian].
- Makarova (Stelmashchuk), N. M. (2016). *Deiaki aspekty biolohii ta demekolohii moliuskiv rodu Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) Ukrainy [The biology and demecology of *Fagotia* genus Molluscs (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) in Ukraine]. *Visnyk of Lviv University. Biological Series*, 72, 140-148 [in Ukrainian].
- Makarova, N. M. (2015). *Poshyrennia i deiaki osoblyvosti ekolohii moliuskiv rodu Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) u vodoimakh Ukrainy [Distribution and ecological peculiarities of Mollusks of Genus *Fagotia* (Gastropoda: Pectinibranchia: Melanopsidae) in water bodies of Ukraine]. *Hydrobiological Journal*, 51(5), 67-74 [in Ukrainian].
- Makarova, N. M. (2018). *Chornushkovi* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) Ukrainy (fauna, systematyka, ekolohiia, poshyrennia) [*Microcolpia daudebartii* and *Esperiana esperi* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) in Ukraine (fauna, taxonomy, distribution, ecology)] (Extended abstract of PhD dissertation). Kyiv [in Ukrainian].
- Stadnychenko, A. P., & Makarova, N. M. (2016). *Do vydovoi struktury rodyny chornushkovykh* (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) Ukrainy [To the species structure of the Melanopsidae family (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) in Ukraine]. *In Materials of the XII International scientific and practical conference, "Areas of scientific thought", 2015/2016. Biological sciences. Chemistry and chemical technology. Veterinary medicine* (Vol. 14, pp. 25-26). Sheffield: Science and education LTD.
- Starobogatov, Ya. I. (1970). *Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe raionirovanie kontinental'nykh vodoemov* [Molluscs fauna and zoogeographic zoning of continental waters]. Leningrad: Nauka [in Russian].
- Zhadin, V. I. (1952). *Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR* [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR]. Moskva; Leningrad: Izd-vo AN SSSR [in Russian].

Отримано 10.10.2019