

ОСОБЛИВОСТІ РОЗМНОЖЕННЯ АБОРИГЕННИХ ВИДІВ БЕЗЗУБОК УКРАЇНИ (MOLLUSCA, BIVALVIA, ANODONTINAE)

Л. Янович

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна
e-mail: yanovichzi@ukr.net

Досліджено репродуктивні цикли аборигенних видів беззубок, зібраних з усіх річкових басейнів України. Встановлено строки початку та закінчення розмноження. Показано, що виношування «зябрової вагітності» найдовше триває у несправжніх беззубок *P. complanata*. Підтверджено порційність яйцекладок. Відмічено відмінності у календарі розмноження досліджених видів. Показано, що процеси розмноження беззубок із водойм і водотоків України перебігають неповноцінно. Припускається, що причиною такого явища може бути низька щільність населення (до 6 екз./м²), що унеможливує нормальне запліднення, та, ймовірно, вплив забруднювачів водного середовища, адже статеві клітини надзвичайно чутливі навіть до низьких концентрацій токсиканта і зазнають руйнування ще в ацинусах гонади. Серед *A. anatina* лише у 57% пунктів збору розмножуються 100% самок, у решті пунктів «вагітними» виявляються лише 17–90%, в *A. cygnea* – 50% самок. Зареєстровано падіння індивідуальної плодючості особин видів. Так, у 70% пунктів збору самки *A. cygnea* та *P. complanata* мають частково (від ¼ до ¾) виповнені статевими продуктами марсупії. Кількість глохидіїв, що виношують самки *P. complanata*, є найменшою серед беззубок.

Ключові слова: беззубки (Anodontinae), розмноження, «зяброва вагітність», марсупії.

Проблема стрімкого падіння чисельності перлівницевих гостро постала у Європі в ХХ–ХХІ ст. Дослідники вважають, що впродовж усього минулого століття відбувалося постійне зниження чисельності цих двостулкових молюсків через надмірну евтрофікацію внаслідок зарегулювання стоку та забруднення водного середовища токсикантами [18]. Зазначається, що чисельність перлівницевих знизилась у 100–1000 разів [13]. Із 2003 р. в Європі відповідно до директиви ЄС ініційовано щорічну контролюючу схему, яка має охопити весь континент і спрямована на збереження вкрай важливої для прісноводних екосистем групи організмів-фільтраторів [19].

Усе це потребує вивчення процесів розмноження задля створення сприятливих умов для репродукції молюсків. Відсутність репродуктивного успіху перлівницевих дедалі частіше пов'язується із низькою щільністю населення, що унеможливує запліднення самок. Серед імовірних причин зникнення перлівницевих зазначається передчасне викидання ними статевих продуктів і незрілих глохидіїв із півзябер («абортівання») унаслідок термального та гіпоксичного стресу [10].

Для *P. complanata* як виду, що включений у Червоні списки в низці країн Європи, виявляють місця, де він ще зберігся, і встановлюють календар розмноження [16]. Будь-які види робіт на таких водоймах рекомендують проводити поза періодом розмноження перлівницевих, а самих тварин переселяти на безпечну відстань.

Вивчення процесів розмноження перлівницевих, у тому числі беззубок, особливо активізувалося в останні десятиліття у багатьох країнах світу (Фінляндія, США, Туреччина

та ін.) [11, 12, 15]. При цьому почали з'являтися повідомлення [17] про неповноцінність розмноження перлівницевих. Зокрема, зазначається, що марсупії виповнені статевими продуктами частково, не всі самки мають «зяброву вагітність», півзябра уражені інфекцією, глохидії в них мають аномальний розвиток.

Репродуктивні цикли видів родини Unionidae з європейських популяцій за особливостями розмноження виразно поділяються на дві групи. У представників підродини Unioninae процеси гаметогенезу відбуваються рано навесні, і, залежно від температурних умов місць існування, завершуються двома-трьома яйцекладками. Ембріогенез триває кілька тижнів і завершується утворенням личинки (глохидія). У моллюсків підродини Anodontinae спостерігається інший напрям розвитку стратегії розмноження. Відкладання яєць у марсупіальні кишені зябер відбувається одноразово влітку – на початку осені. Глохидії виношуються до весни і потім вибиваються.

Розмноження перлівницевих в Україні детально досліджено з водойм і водотоків Центрального Полісся [8]. Що ж стосується решти території країни, то спеціальні дослідження такого характеру не проводились.

Мета роботи – з'ясувати особливості розмноження моллюсків підродини Anodontinae фауни України.

Матеріали та методи

Матеріалом дослідження слугували збори, виконані протягом 2000–2012 рр. у річкових басейнах України, зокрема, Дунаю, Дністра, Західного Бугу, Південного Бугу, Прип'яті, Дніпра, Десни, Сіверського Дінця, на річках Приазов'я та Криму. Всього обстежено 302 можливих для існування перлівницевих пункти, при цьому тварин виявлено лише у 162 (54%) із них.

Беззубок збирали вручну на глибині від 0,1 до 2 м протягом року. Визначення щільності населення моллюсків здійснювали в місцях їх скупчення, використовуючи метод майданчиків [2]. При визначенні видової належності перлівниць за основу взята західноєвропейська система моллюсків [14], згідно з якою в Центральній Європі, в тому числі й Україні, мешкають три аборигенних види підродини Anodontinae (*Anodonta anatina* Linnaeus, 1758, *A. cygnea* Linnaeus, 1758, *Pseudanodonta complanata* Rossmässler, 1835).

Трапляння *A. anatina* становило 39%, *A. cygnea* та *P. complanata* 10%. У всіх пунктах збору встановлювали за статевими продуктами, отриманими з гонад, стать моллюсків. Наявність «зябрової вагітності» відмічали візуально або за тимчасовими гістологічними препаратами, виготовленими із марсупіїв зябер беззубок. «Вагітними» вважалися самки, які у марсупіях містили яйця, глохидії. За гістологічними препаратами встановлювали стадію зрілості гонад. Задля цього відпрепаровану гонаду моллюска ділили на частини, які фіксували 4% нейтральним формаліном. За допомогою мікроскопа виготовляли серійні зрізи товщиною 5–10 мкм. Фарбування препаратів гематоксиліном Гейденгайна-еозином виконали із застосуванням загальноприйнятої методики [4].

Результати і їхнє обговорення

Моллюски виду *A. anatina*, як і інші аборигенні беззубки України, характеризуються тим, що відкладають яйця у марсупіальні кишені півзябер наприкінці літа, глохидії виношуються весь холодний період і вибиваються навесні. Особини з відкладеними яйцеклітинами в басейнах Дніпра (верхня (оз. Кам'яне, м. Радомишль Житомирської обл.) і середня (р. Рось, м. Біла Церква Київської обл.) течії), Прип'яті (р. Горинь, м. Городець Рівненської обл.; р. Видолоч, м. Баранівка Житомирської обл.), Західного Бугу (оз. Пульмо, с. Залісся Волинської обл.) реєструються вже у другій декаді серпня. У басейні Південного Бугу (Пів-

денний Буг, с. Луполове Кіровоградської обл.) таких самок відмічено ще наприкінці липня, а в нижній течії Дунаю (м. Вилкове Одеської обл.) – з вересня. Відсоток «вагітних» особин поступово зростає. Майже за кілька тижнів у півзябрах вже реєструються глохидії. Однак у цей же час частина самок має ще у півзябрах яйцеклітини. Це свідчить про те, що не всі тварини одночасно розпочинають розмноження. Так, серед *A. anatina* з р. Гуйви (с. Кашперівка Вінницької обл.), зібраних 15 жовтня 2009 р., у двох особин вже відмічено глохидії, а в однієї – яйцеклітини. У деяких випадках у півзябрах одночасно реєструються майже сформовані глохидії та яйцеклітини, що розвиваються. Це свідчить про порційність відкладання яєць самкою. Вибій глохидіїв у басейнах усіх річок відбувається поступово у квітні-травні.

Найбільш повно досліджені репродуктивні цикли *A. anatina* з 14 обстежених пунктів збору. При цьому лише у 8 із них «зяброву вагітність» зареєстровано у 100% самок *A. anatina*. У решті ж пунктів «вагітними» були тільки 17–90% самок. При цьому в чотирьох пунктах (Південний Буг, с. Луполове Кіровоградської обл.; р. Сухий Ташлик, с. Липняжка Кіровоградської обл.; оз. Пульмо, с. Залісся Волинської обл.; р. Рось, м. Біла Церква Київської обл.) «вагітних» самок, зібраних наприкінці липня – у серпні, було тільки 25–33%. У марсупіях зареєстровано яйцеклітини, що свідчить про початок процесів розмноження, тому, ймовірно, відсоток самок із «вагітністю» буде зростати. У двох інших пунктах (оз. Кам'яне, м. Радомишль Житомирської обл.; Дунай, м. Вилкове Одеської обл.), обстежених пізно восени, взимку або рано навесні до початку вибою, розмножувалися не всі самки. У марсупіях «вагітних» тварин відмічено сформовані глохидії, що свідчить про завершення нересту. Гістологічне обстеження гонади невагітних самок показує відсутність в ацинусах зрілих яйцеклітин. Такі тварини або взагалі не розмножувалися, або ж відклали яйця, однак запліднення не відбулося. Так, 16 вересня 2009 р. з оз. Кам'яне (м. Радомишль Житомирської обл.) було зібрано 17 тварин, із них 16 виявилися самками та 1 – самцем. Лише у 8 самок відмічено глохидії, у решті 7 (44%) – «зябрової вагітності» не відмічено. При цьому в гонаді 6 тварин, що не розмножувалися, зрілих яйцеклітин немає, вона виглядає спустошеною і заповнена дрібними статевими клітинами. У однієї з таких самок зареєстровано паразитарну кастрацію через ураження майже всієї гонади трематодами, в однієї з «вагітних» самок півзябри виповнені глохидіями повністю, у решті – лише трохи більше, ніж наполовину. Таке явище подекуди відмічається у молодих тварин, що розмножуються вперше. Однак у даному випадку частково виповнені півзябри мали дорослі статевозрілі особини.

Отже, розмноження даної групи молюсків відбувається неповноцінно. Причиною такого явища, на нашу думку, може бути низька щільність населення (до 6 екз./м²), що унеможливує нормальне запліднення, та, ймовірно, вплив забруднювачів водного середовища, адже статеві клітини надзвичайно чутливі навіть до низьких концентрацій токсиканта й зазнають руйнування ще в ацинусах гонади [9]. Крім того, «абортуння» відкладених яйцеклітин чи глохидіїв є типовою захисною реакцією перлівницевиц у відповідь на вплив негативних факторів навколишнього середовища [6, 10]. Лише в деяких пунктах (рр. Случ і Видолоч, м. Баранівка Житомирської обл.; р. Гуйва, с. Кашперівка Вінницької обл.; р. Дунай, м. Вилкове Одеської обл.; оз. Кам'яне, м. Радомишль Житомирської обл.; р. Тетерів, м. Житомир) півзябри виповнені повністю або майже повністю та 100% самок мають «зяброву вагітність». Раніше така ситуація була звичайною для розмноження *A. anatina* [8]. Підрахунок кількості глохидіїв у півзябрах самок виду з двох пунктів збору (р. Случ, м. Баранівка Житомирської обл.; р. Коденка, м. Солотвин Житомирської обл.) показує, що кількість глохидіїв становить 5,5–40,4 тис./самку, тоді як у 90-х роках на Житомирському Поліссі індивідуальна плодючість самок становила 36,6–31,995 тис./самку глохидіїв [8], а на початку ХХ ст. ця цифра сягала для беззубок від 288 тисяч до 694 тисяч [7].

Дослідження процесів життєдіяльності *A. cygnea*, в тому числі й репродуктивних циклів, ускладнюються через незначну частоту трапляння цих тварин і малу кількість досліджених особин. Самку із «зябровою вагітністю» у р. Тетереві (м. Житомир) вперше зареєстровано 3 вересня. При цьому в марсупіях відзначено яйцеклітини, півзябри виповнені на 100%. У цьому ж пункті збору самки *A. anatina* вже виношують глохидії. Можна припустити, що вони раніше розпочали розмноження. Вже ближче до середини вересня ще одна з трьох обстежених самок із цього пункту збору має відкладені в марсупії яйцеклітини. У жовтні в 50% таких самок зареєстровано глохидії, зябри виповнені частково. На початку жовтня добуто лише одну особину *A. cygnea* з р. Гуйва (с. Кашперівка Вінницької обл.), при цьому також відмічено глохидії, зябра виповнені на 100%. Досліджені 24 квітня самки з оз. Кам'яного (м. Радомишль Житомирської обл.) були вільними від глохидіїв. Вільні від «вагітності» й самки, зібрані 28 травня з іншого пункту (р. Случ, смт Миропіль Житомирської обл.). У червні вагітних *A. cygnea* не виявлено взагалі. Таким чином, найбільш повно досліджено розмноження *A. cygnea* з р. Тетерів (м. Житомир), де брали участь у розмноженні близько 50% самок. Проведені нами дослідження у 90-х роках ХХ ст. показали, що розмножувалися 100% самок виду з популяції Полісся (ставок, с. Гришківці Житомирської обл.) [8].

Отже, порівняння репродуктивних циклів *A. cygnea* за період досліджень із описаними в літературі [5] дає змогу зробити висновок, що участь у розмноженні лише частини самок значно знижує репродуктивний потенціал виду.

Оскільки майже з кожного місця існування *P. complanata* було добуто надзвичайно малу кількість особин виду (переважно одиничні екземпляри), то отримані результати, що стосуються розмноження, достатньо фрагментарні, і потребують підтвердження.

Серед решти аборигенних беззубок *P. complanata* з водотоків України розпочинає відкладання яйцеклітин у марсупії найпершою – ще на початку липня, хоча вибій глохидіїв минулорічної генерації відбувається навесні – на початку літа. Таким чином, виношування «зябрової вагітності» у несправжніх беззубок триває найдовше. Отримані результати узгоджуються з літературними даними. Так, у популяціях *P. complanata* Англії та Фінляндії вільні від «вагітності» лише у травні, в популяціях Австрії – у березні-травні [16, 17], з європейської частини колишнього СРСР – в липні-серпні [1]. Максимальне використання тваринами теплої частини року для нересту і розвитку глохидіїв підкреслює здатність *P. complanata* існувати за умов більш прохолодного клімату й низьких температур води, ніж це властиво іншим беззубкам, і узгоджується з ареалом виду, який охоплює середню та північну Європу.

У водоймах різних річкових басейнів України несправжні беззубки розпочинають розмноження у різний час. Так, в р. Латориці (с. Соломонове Закарпатської обл.) 2 липня вже зареєстровано глохидії, що розвиваються, у р. Ревна (с. Семенівка Чернігівської обл.) самку з яйцеклітинами відмічено 16 липня. У той же час у р. Мурафа (с. Біла Вінницької обл.) та р. Сталінешти (с. Мамалига Чернівецької обл.) самок із глохидіями, що розвиваються, зареєстровано на початку серпня.

У популяціях Центрального Полісся (р. Случ) та дельти Дунаю моллюски виду починають розмноження у середині серпня – на початку вересня.

Для тварин із водойм Британії вказано [16], що *P. complanata* поступово входять у нерест із червня по серпень. Оскільки з популяцій на території України проаналізовано незначну кількість особин, то простежити динаміку процесів нересту нам не вдалося.

Строки початку вибою глохидіїв також трохи варіюють. У популяціях Полісся з р. Уборть (с. Кишин Житомирської обл.) самки звільняються від глохидіїв у середині бе-

резня – на початку квітня [3], із р. Случ і її приток (р. Случ, м. Баранівка Житомирської обл.; р. Тня, с. Молодіжне Житомирської обл.) – наприкінці травня. На Дунаї (м. Вилкове Одеської обл.) самок без «зябрової вагітності» зареєстровано 6 червня.

Кількість глохидіїв, яку виношують самки *P. complanata*, є найменшою серед беззубок. За нашими даними [3], у тварин із популяції Полісся вона становить 21,6–38,1 тис./самку, із Англії – 5–50 тис./самку [16]. Проте деякі дослідники вказують і більші цифри – до 310 тис./самку [5].

До того ж у цих тварин нерідко статевими продуктами виповнено не всі півзябри, що зазначають й інші дослідники [17]. Також варто підкреслити, що серед решти нативних беззубок *P. complanata* стають статевозрілими найпізніше: за нашими даними, у 3–4 роки [3], за літературними – у 4–5 років [5].

Таким чином, аналіз репродуктивної біології *P. complanata* показав, що несправжні беззубки з водойм і водотоків України через низьку щільність населення, незначну плодючість, реалізують свій репродуктивний потенціал частково. Це, у свою чергу, може бути причиною їх низької частоти трапляння та щільності поселення.

Детальне дослідження процесів розмноження аборигенних видів (*A. anatina*, *A. cygnea*, *P. complanata*) із популяцій на території України показало, що потенціал їх генеративної продукції реалізується частково. Так, серед *A. anatina* лише у 57% пунктів збору розмножуються 100% самок, у решті пунктів «вагітними» виявляються лише 17–90% таких тварин. У *A. cygnea* з єдиної добре дослідженої популяції нереститься лише 50% самок. У 70% пунктів збору самки *A. cygnea* та *P. complanata* мають частково (від $\frac{1}{4}$ до $\frac{3}{4}$) виповнені статевими продуктами марсупії.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Жадин В. И. Фауна СССР. Т. 4. Моллюски семейства Unionidae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 167 с.
2. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
3. Мельниченко Р. К., Янович Л. Н. Биология размножения и особенности кариотипов видов рода *Pseudanodonta* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. 2000. № 14. С. 26–33.
4. Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 1957. 467 с.
5. Стадниченко А. П. Фауна України. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae, Cykladidae). К.: Наук. думка, 1984. Т. 29. Вип. 9. 384 с.
6. Стадниченко А. П., Янович Л. М. Вплив поверхнево-активних речовин на вміст глюкози у різних органах перлівниці (Mollusca: Unionidae) // Наук. вісн. УжНУ. Біологія. Вип. 15. 2004. С. 186–188.
7. Троицкий С. К. Материалы по размножению унионид в водоёмах Ростовской области и Краснодарского края // Тр. Ростов. обл. биол. об-ва. 1939. С. 77–102.
8. Янович Л. М. Розмноження перлівницевих (Bivalvia: Unionidae) в умовах Центрального Полісся України: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08. К., 1998. 15 с.
9. Янович Л. М., Чернишева А. О., Жовнерчук О. В. Вплив токсикантів на гістологічну структуру тканин двостулкових молюсків // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: зб. наук. праць. Житомир, Волинь, 2004. С. 260–263.

10. Aldridge D. C., Mcivor A. L. Gill evacuation and release of glochidia by *Unio pictorum* and *Unio tumidus* (Bivalvia: Unionidae) under thermal and hypoxic stress // J. Molluscan Studies. 2003. Vol. 69. P. 55–59.
11. Amyot J., Downing J. A. Locomotion in *Elliptio complanata* (Mollusca: Unionidae): a reproductive function? // Freshwater Biol. 1998. Vol. 39. P. 351–358.
12. Başçınar N., Düzgüneş E. A preliminary study on reproduction and larval development of Swan Mussel [*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)] (Bivalvia: Unionidae), in Lake Cildir (Kars, Turkey) // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. Vol. 9. P. 23–27.
13. Falkner G., Bank R., Proschwitz T. Check-list of non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe // Helderia. 2001. Vol. 4. Part 1/2. P. 1–76.
14. Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. Hamburg: DJN, 1998. 136 s.
15. Hansten C., Pekkarinen M., Valovirta I. Effect of transplantation on the gonad development of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.) // Boreal Environ. Res. 1997. Vol. 2. P. 247–256.
16. Mcivor A. L., Aldridge D. C. The reproductive biology of depressed river mussel, *Pseudanodonta complanata* (Bivalvia: Unionidae), with implications for its conservation // J. Moll. Stud. 2007. Vol. 73. Issue 3. P. 259–266.
17. Pekkarinen M. Reproduction and condition of unionid mussels in the Vantaa River, South Finland // Arch. Hydrobiol. 1993. Vol. 127. P. 357–375.
18. Weber E. Population size and structure of three mussel species (Bivalvia: Unionidae) in a northeastern German river with special regard to influences of environmental factors // Hydrobiologia. 2005. Vol. 537. P. 169–183.
19. Zettler M. L., Jueg U. The situation of the freshwater mussel *Unio crassus* (Philipsson, 1788) in north-east Germany and its monitoring in terms of the EC Habitats Directive // Mollusca. 2007. Vol. 25. P. 165–174.

Стаття: надійшла до редакції 27.11.14

доопрацьована 11.01.16

прийнята до друку 14.01.16

REPRODUCTION PECULIARITIES IN ABORIGINAL SPECIES OF ANODONTINAE (MOLLUSCA, BIVALVIA) FROM UKRAINE

L. Yanovich

Ivan Franko State University of Zhytomyr
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine
e-mail: yanovichzt@ukr.net

Reproduction cycles of Anodontinae aboriginal species collected in all river basins of Ukraine are studied. Terms of the beginning and the end of reproduction are established. The longest pregnancy is observed in *P. complanata*. The proportioning of oviposition is confirmed. Differences in reproduction calendar of the researched species are noted. Reproduction processes of Anodontinae from water reservoirs and streams of Unionidae proceed inadequately. It is assumed that the reason of such a phenomenon may be the low population density (up to 6 spp./m²) that prevents normal fertilization and the impact of aquatic environment pollutants, because all germ cells are extremely sensitive even to the low concentration of toxicants and will experience destructions in the gonad acini. In *A. anatina* 100%

of females reproduce only in 57% of collection points. In other points only 17–90% of females are pregnant, in *A. cygnea* – 50% of females. The decrease of individual fertility in researched species specimens is registered. Thus, in 70% of collection points *A. cygnea* and *P. complanata* females marsupia are filled partially (from $\frac{1}{4}$ to $\frac{3}{4}$) with sex products. The number of glochidia in *P. complanata* females is the lowest among Anodontinae.

Keywords: Anodontinae, reproduction, “branchial pregnancy”, marsupia.

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ БЕЗЗУБОК УКРАИНЫ (MOLLUSCA, BIVALVIA, ANODONTINAE)

Л. Янович

*Житомирский государственный университет имени Ивана Франко
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир 10008, Украина
e-mail: yanovichzt@ukr.net*

Исследованы репродуктивные циклы аборигенных видов беззубок, собранных со всех речных бассейнов Украины. Установлены сроки начала и окончания размножения. Показано, что вынашивание «жаберной беременности» дольше продолжается у ложных беззубок *P. complanata*. Подтверждена порционность яйцекладок. Отмечены различия в календаре размножения исследованных видов. Показано, что процессы размножения беззубок из водоемов и водотоков Украины переходят неполноценно. Предполагается, что причиной такого явления может быть низкая плотность поселения (до 6 экз./м²), что делает невозможным нормальное оплодотворение и, вероятно, влияние загрязнителей водной среды, ведь половые клетки очень чувствительны даже к низким концентрациям токсиканта и подвергаются разрушению еще в ацинусах гонады. Среди *A. anatina* только в 57% пунктов сбора размножаются 100% самок, в остальных пунктах «беременными» оказываются лишь 17–90%, у *A. cygnea* – 50% самок. Зарегистрировано падение индивидуальной плодовитости особей видов. Так, в 70% пунктов сбора самки *A. cygnea* и *P. complanata* имеют частично (от $\frac{1}{4}$ до $\frac{3}{4}$) выполненные половыми продуктами марсупии. Количество глохидиев, которое вынашивают самки *P. complanata*, является наименьшим среди беззубок.

Ключевые слова: беззубки (Anodontinae), размножение, «жаберная беременность», марсупии.