

**На правах рукописи**

**Маматкулов**

**Алексей Леонидович**

**ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ НАЗЕМНЫХ  
МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА CLAUSILIDAE:  
РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ  
МОРФОЛОГИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА**

**Специальность 03.00.08 – зоология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание учёной степени**

**кандидата биологических наук**

**Москва – 2007**

Работа выполнена при лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной  
энтомологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской Академии Наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент  
Шилейко Анатолий Алексеевич.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Амитров О.В.

доктор биологических наук, профессор  
Кантор Ю.И.

Ведущее учреждение: Зоологический институт  
Российской Академии Наук

Защита диссертации состоится 15 мая 2007 г. в 14 часов на  
заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Институте проблем  
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, по адресу: 119071, Москва,  
В-71, Ленинский проспект, дом 33. Факс: (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических  
наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, дом 33.

Автореферат разослан « 13 » апреля 2007 года

УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ  
диссертационного совета

Т.П. КРАПИВКО

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Сокращение естественных мест обитания моллюсков ставит под угрозу выживание некоторых видов. Знание экологии и биологии размножения этих видов даёт возможность разработать адекватные меры по их охране.

Распространение и способности к расселению наземных моллюсков тесно связаны с особенностями размножения, в основе которых, в свою очередь, лежат особенности строения и функциональной морфологии полового аппарата. В этом отношении наземные моллюски являются крайне малоизученной группой, что делает исследования в этой области весьма желательными.

Моллюски семейства Clausiliidae, обладая богатыми признаками раковины, издавна привлекали внимание исследователей. Однако, особенности размножения этой группы (функциональная морфология полового аппарата, сезонная динамика гаметогенеза, особенности копуляции, репродуктивные циклы и т. д.) до сих пор не получали должного внимания. Изучение строения сперматофоров, функциональной морфологии полового аппарата, репродуктивных циклов может помочь, в частности, в решении вопросов систематики.

**Цель и задачи исследований.** Цель данной работы заключается в формировании представлений о биологии размножения Clausiliidae центральной России.

Исходя из сформулированной цели, поставлены следующие задачи:

1. Сформировать представления о репродуктивных циклах;
2. Выявить особенности копуляции и строения сперматофоров;
3. Выявить особенности чередования мужской и женской фаз;
4. Сравнить особенности морфологии полового аппарата Clausiliidae с представителями Cochlicoridae и Enidae в фазе сперматогенеза.

**Научная новизна.** Впервые изучены этологические и морфологические особенности копуляции 5 видов. Исследована форма передачи половых продуктов при копуляции у 9 видов. Выявлены особенности чередования мужских и женских фаз у 9 видов семейства Clausiliidae. Впервые проводилось изучение репродуктивных циклов 9 видов семейства Clausiliidae в естественных условиях на протяжении ряда лет. Уточнён способ появления молоди для рассмотренных видов. Расширены представления о морфологических изменениях, происходящих в мужском отделе в фазе сперматогенеза, что позволило решить проблему систематики рода *Cochlicopa* (семейство Cochlicopidae). Изучение изменчивости в строении сперматофора позволило получить очередное доказательство того, что *Chondrula tridens* (семейство Enidae) не является комплексом видов.

**Теоретическая и практическая значимость.** Диссертационная работа представляет собой попытку формирования представлений о репродуктивных циклах наземных моллюсков семейства Clausiliidae в естественных условиях.

Данные о чередовании мужской и женской фаз рассмотренных видов могут быть использованы для изучения становления гермафродитизма у наземных моллюсков. Поиск физиологических и этологических признаков, наряду с морфологическими, позволит в дальнейшем содействовать реконструкции филогенетических связей между таксонами.

Изучение размножения наземных моллюсков в естественных условиях позволит объяснить причины уязвимости видов, которая проявляется и усиливается в условиях нарастающей антропогенной нагрузки на окружающую среду.

**Публикации и апробация работы.** Автором опубликованы три работы, из них две – по материалам диссертации. Две работы находятся в печати.

Материалы диссертации были доложены на коллоквиуме лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии ИПЭЭ РАН (Москва, 2003, 2004, 2005) и на межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ РАН (Москва, 2006).

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из следующих разделов: введение, материал и методы, 5 глав, выводы, приложения. Текст изложен на 119 страницах, имеет 20 рисунков и 7 таблиц. Список литературы включает 60 названий, из них 21 на русском и 39 на иностранных языках.

Дополнительные сведения (погодные условия в период проведения исследований, эколого-фаунистический обзор исследуемых видов и пункты собственных сборов) приводятся в конце диссертационной работы в качестве приложения.

**Материал, принципы и методы исследования.** Работа выполнена на основе сборов автора, проводившихся в 1999-2005 гг., а также коллекции Зоологического музея МГУ.

Материалом для изучения репродуктивных циклов наземных моллюсков послужили сборы 2001-2005 гг. Базовыми местами сбора материала являлись участки леса близ пос. Мичурино (Алексинского района), дер. Никольские Выселки (Одоевского района), а также дер. Демидовка (Ленинского района), где одновременно обитают 7, 8 и 6 видов семейства Clausiliidae соответственно. Собранных моллюсков фиксировали в 70% спирте методом мягкой или жёсткой фиксации по стандартной методике или методом быстрой фиксации.

Сборы проводились в течение всего бесснежного периода – с конца марта по середину октября – начало ноября. В весенне-осенний период (время размножения) интервал между сборами составлял 1-3 дня, в летний период – 7-14 дней. Размер выборки составлял 5-20 особей.

В целом было вскрыто или обследовано на наличие яиц более 7000 экземпляров 9 видов: *Cochlodina laminata*, *Cochlodina orthostoma*, *Ruthenica filograna*, *Clausilia pumila*, *Macrogastra plicatula*, *Macrogastra ventricosa*, *Macrogastra latestriata*, *Bulgarica cana*, *Laciniaria plicata*, а также около 500 экз. *Cochlicopa lubrica*, *Cochlicopa lubricella*, *Merdigera obscura* и *Chondrula tridens*.

С целью выяснения строения сперматофоров, ряда аспектов размножения и функциональной морфологии моллюсков из природной популяции в различные периоды помещали в стеклянные садки, накрытые марлей, на дно которых помещалась почва с сухими листьями и кусочками гниющей коры или древесины; почва по мере высыхания увлажнялась. Копулирующих моллюсков через различные промежутки времени после начала и окончания копуляции фиксировали методом жёсткой или мгновенной фиксации в кипящей воде или кипящем спирте для выяснения перемещения половых продуктов по протокам полового аппарата и скорости лизиса сперматофоров.

Для выяснения скорости лизиса сперматофоров копулирующих особей выдерживали в садках, как в лабораторных, так и в естественных условиях, от нескольких часов до нескольких суток. Затем эти особи фиксировались, и исследовалось содержимое семяприёмника.

В течение периода сборов проводился учёт осадков и температуры (минимальные ночные и максимальные дневные).

Анатомирование материала проводилось по стандартной методике (Лихарев, 1962; Шилейко, 1984), модифицированной под конкретные задачи.

## Глава I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ОСНОВНЫМ АСПЕКТАМ РАЗМНОЖЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Наземные лёгочные моллюски, будучи формально гермафродитными животными, в отдельные сезоны года представлены фактическими самцами или фактическими самками. Об этом можно судить по состоянию гермафродитного протока и белковой железы, хотя с момента наступления половой зрелости

сперматогенез и оогенез в гермафродитной железе протекают параллельно и непрерывно. Гипертрофированный гермафродитный проток свидетельствует о преимущественном протекании сперматогенеза, гипертрофированная белковая железа – о преимущественном протекании оогенеза. Большинство стебельчатоглазых весной – в начале лета являются самками, а осенью-зимой – самцами благодаря протеканию в гермафродитной железе соответствующих процессов (Лившиц, Шилейко, 1978; Шилейко, 1978). Чередование мужской и женской фаз у Clausiliidae ранее не исследовалось.

При копуляции половые продукты у Clausiliidae покрываются конхиолиновым чехлом – сперматофором (Лихарев, 1962), строение которого из всего семейства (около 1500 видов) известно для считанного числа видов.

По данным Лихарева (1962) и Шилейко (1967) размножение подмосковных Clausiliidae происходит в конце лета – начале осени, когда ещё тепло и в то же время выпадает достаточное количество осадков. По другим данным (Bulman, 1995) основной период размножения – апрель-май, и небольшое количество яиц откладывается в сентябре (исследования на примере *Cochlodina laminata* на территории Польши). Указанные виды делают одну кладку яиц за сезон (Шилейко, 1967; Bulman, 1995).

Среди Clausiliidae немало яйцеживородящих форм, у которых развитие эмбрионов происходит внутри яиц в матке. Из исследуемых видов яйцеживородящим является *Macrogastrea ventricosa*, пять видов являются яйцекладущими. (Лихарев, 1962; Шилейко, 1967). Для трёх видов способ появления молоди неизвестен.

Продолжительность жизни подмосковных Clausiliidae составляет до 5 лет, причём на достижение половой зрелости уходит около года (Лихарев, 1962; Шилейко, 1967).

Размножение наземных моллюсков определяется не столько внутренними ритмами, сколько конкретной погодной обстановкой. Так, *Vallonia costata* (Valloniidae) в лабораторных условиях размножается круглый год, если

поддерживается достаточная влажность почвы (Шилейко, 1984). На начало и продолжительность сезона размножения некоторых средиземноморских *Albinaria*, а также *Helix lucorum* (Helicidae) и *Bradybaena fruticum* (Bradybaenidae) оказывают влияние осадки, а копуляция бывает детерминирована первым после периода засухи дождём (Giokas, Mylonas, 2002; Staikou et al., 1988; Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1989). В то же время, несмотря на продолжительный период дождей, *Albinaria* всё же прекращают откладку яиц, на основании чего высказано предположение, что на продолжительность сезонной активности влияет продолжительность светового дня (Giokas, Mylonas, 2002). Гаметогенез, откладка яиц и копуляция, по данным некоторых авторов, находятся под нервно-гуморальным контролем, который осуществляется церебральными ганглиями и дорсальными тельцами (Runham, 1978), однако сами эти органы ответственны за сбор информации, поступающей от органов чувств – глаз и щупалец.

## Глава II. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ДИСТАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ ПОЛОВОГО АППАРАТА ВИДОВ СЕМЕЙСТВА CLAUSILIIDAE

Обладая богатой признаками раковинной и уникальным замыкательным аппаратом, клаузилииды издавна привлекали внимание исследователей. Однако такие стороны, как функциональная морфология полового аппарата и особенности процесса копуляции этих моллюсков, изучены недостаточно. В то же время изучение особенностей копуляции может помочь в объяснении уязвимости редких видов, как это было показано на примере надсемейства *Helicoidea* [Шилейко, 1978].

Для выяснения строения сперматофоров и механизма их образования проводились наблюдения за поведением моллюсков в природе. Копулирующих особей фиксировали в процессе спаривания с последующим анатомированием. Если копулирующих особей найти не удавалось, исследовали содержимое

семяприёмника большого числа особей, собранных в течение всего бесснежного периода.

По литературным данным, при копуляции Clausiliidae формируется сперматофор (Лихарев, 1962). Наши исследования показали, что из числа изученных видов сперматофор формируется лишь у четырёх представителей: *Cochlodina laminata*, *Cochlodina orthostoma*, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*.

Сперматофор первых двух видов имеет сходное строение: округлый на переднем конце, по направлению к заднему концу постепенно суживается. Вдоль всего сперматофора тянется ряд щетинок, постепенно сливающихся и сходящих на нет по направлению к заднему концу. Вероятно, эта структура препятствует обратному движению сперматофора в половых путях партнёров. Полость сперматофора не сообщается с внешней средой.

У *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana* сперматофор также имеет сходное строение: имеет червеобразную форму, сперма содержится только в задней четверти, незамкнут на заднем конце. Длинная передняя часть, не содержащая половых продуктов, возможно, служит для обеспечения надёжности передачи сперматофора, так как проток семяприёмника располагается на значительном удалении от полового атриума. Удлинение дистальных отделов половой системы (в том числе, перемещение семяприёмника вдоль влагалища кверху) является следствием нехватки места для органов, расположенных в шейке внутренностного мешка из-за сужения последнего оборота (Лихарев, 1962).

На примере, с одной стороны, двух видов *Cochlodina laminata* и *Cochlodina orthostoma* и, с другой стороны, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*, можно рассмотреть два принципиально разных процесса формирования сперматофора. У видов *Cochlodina* особи обмениваются сформированными сперматофорами (образование сперматофора происходит в начале копуляции), тогда как у двух последних видов в процессе копуляции задняя часть сперматофора формируется по мере того, как его передняя часть продвигается в половых путях партнёра.

Лизис сперматофора происходит в течение 3-4 дней, а окончательная резорбция содержимого семяприёмника происходит через 10-15 дней.

У остальных представителей (*Ruthenica filograna*, *Clausilia pumila*, *Macrogastra plicatula*, *Macrogastra ventricosa*, *Macrogastra latestriata*) сперматофор во время копуляции не формируется. У ряда видов копуляцию наблюдать так и не удалось, однако об отсутствии сперматофора можно судить по результатам анатомирования большого числа особей, так как следы его у других видов сохраняются в семяприёмнике в течение нескольких суток после копуляции.

У гермафродитных животных возможны 3 основных варианта реализации обоеполости при копуляции:

- 1) односторонняя копуляция: одна особь играет роль самца, другая самки;
- 2) гермафродитная копуляция: особи одновременно выступают и как самец и как самка;
- 3) реципрокная копуляция: вначале один из моллюсков копулирует как самец, а второй – как самка. Затем, без сколько-нибудь заметной паузы, они меняются ролями.

Наши исследования показали, что Clausiliidae, как, видимо, и большинство стебельчатоглазых (Шилейко, 1978; 1984), реализуют второй путь.

### Глава III. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА

#### CLAUSILIIDAE

Для восточноевропейских Clausiliidae известно, что размножение происходит в конце лета – начале осени (Лихарев, 1962), причём те же данные получены в лаборатории (Шилейко, 1967). О том, размножается вид или нет, порой судят по копуляции (Piechocki, 1982). Наши первые эксперименты в лаборатории показали, что откладка яиц происходит через несколько дней

после копуляции. Таким образом, анализ репродуктивных циклов на основе данных, полученных в первый год исследования, проводился исходя из предположения, что если вид копулирует, то происходит и откладка яиц. Однако, данные, полученные в естественных условиях, показали, что между началом периода копуляции и началом периода откладки яиц может проходить значительный промежуток времени (до 1,5 месяцев) или откладки яиц вообще не происходит.

На рисунке 1 представлена схема репродуктивных циклов изучаемых видов. (Римские цифры – месяцы, в течение которых проводились сборы. Серым цветом показан период копуляции, тёмная сетка – период откладки яиц, светлая сетка – период, когда яйцеживородящие виды вынашивают яйца).

Активный сезон у моллюсков начинается с копуляции. Через весьма разные промежутки времени на фоне копуляции начинается период откладки яиц. После окончания периода откладки яиц моллюски часто копулируют, но яиц не откладывают. К началу зимней спячки содержимое семяприёмника у большинства видов полностью лизируется, поэтому можно утверждать, что половые продукты, обнаруженные в семяприёмнике весной, получены незадолго до фиксации особей.

Таким образом, основной период откладки яиц – май-июнь для яйцекладущих видов и июнь-июль для яйцеживородящих видов.

Продолжительность периода размножения в пределах вида может значительно варьировать. Возможно, это связано с тем, что определить окончание этого периода трудно, поскольку, как показывает практика, с течением времени всё меньше особей приступает к размножению; для того, чтобы определить, размножается вид или нет, требуется очень большая выборка (до 100 экземпляров), что часто невыполнимо.

Месяцы		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Cochlodina laminata</i>	2003							
	2004							
	2005							
<i>Cochlodina orthostoma</i>	2003							
	2004							
<i>Ruthenica filograna</i>	2003							
	2004							
	2005							
<i>Clausilia pumila</i>	2005							
<i>Macrogastra ventricosa</i>	2003							
	2004							
	2005							
<i>Macrogastra latestriata</i>	2004							
	2005							
<i>Macrogastra plicatula</i>	2003							
	2004							
	2005							
<i>Laciniaria plicata</i>	2003							
	2004							
	2005							
<i>Bulgarica cana</i>	2003							
	2004							
	2005							

Рис. 1. Репродуктивные циклы 9 видов семейства Clausiliidae в 2003-2005 гг.

У *Macrogastra ventricosa* и *Ruthenica filograna* копуляцию наблюдать так и не удалось, семяприёмник этих видов всегда остаётся наполненным, что не позволяет судить о периоде копуляции. Возможно, эти виды размножаются самооплодотворением, которое является довольно распространённым явлением среди пульмонат (Pelseneer, 1934, 1935; Patterson, 1970; Duncan, 1975; Murray and Clarke, 1976 Ambruster, Schlegel, 1994). Самооплодотворения нельзя исключать и для остальных видов, поскольку среди наземных моллюсков есть те, которые размножаются и перекрёстным оплодотворением и самооплодотворением.

В отличие от остальных видов, у *Bulgarica cana* в мае-июне наблюдается перерыв копулятивной активности. В этот период особи этого вида только откладывают яйца.

По интенсивности копуляции можно выделить 2 варианта: либо наибольшая интенсивность копуляции наблюдается в мае и конце августа – сентябре, или интенсивная копуляция происходит только в мае – июне, а затем её удаётся отметить всё реже (Рис. 2, 3).

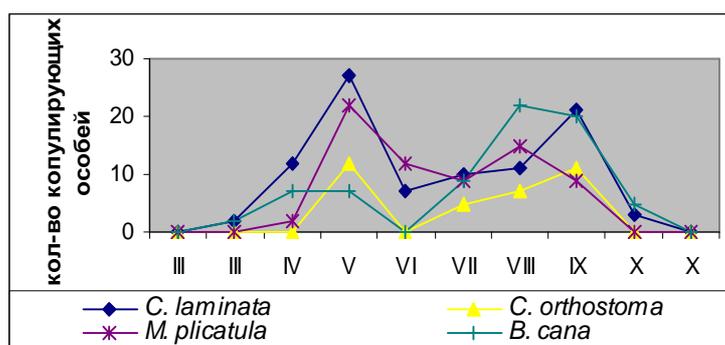


Рис. 2. Виды с двумя пиками копулятивной активности.

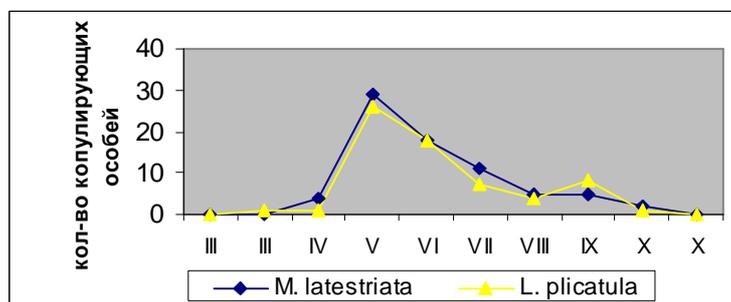


Рис. 3. Виды с одним пиком копулятивной активности.

Существуют две точки зрения на объяснение явления копуляции, за которой не следует откладки яиц. Первая заключается в том, что моллюски копулируют на тот случай, если новая копуляция станет невозможна в результате гибели значительной части популяции (Шилейко, личное сообщение). Так как сперма моллюсков способна сохранять фертильность в течение длительного времени, особи могут приступить к откладке яиц спустя значительное время после копуляции.

Существование у моллюсков специального гаметолитического органа – семяприёмника, интенсивно функционирующего в период активной копулятивной деятельности, позволяет утверждать, что копуляция, помимо функции передачи спермы, служит частью сложного эндокринно-гуморального механизма, контролирующего половое размножение моллюсков. Как показано на пресноводных лёгочных (Круглов, 2005), функциональная морфология полового аппарата которых сходна с наземными, продукты резорбции спермы партнёра, всасываясь в гемолимфу, гуморально включают эндокринную систему, контролирующую женскую половую активность, в частности, оогенез. Копуляция, таким образом служит для поддержания гермафродитного состояния половой железы (сперматогенез идёт постоянно, и на его фоне периодически включается оогенез). Исследования, проведённые на многих видах наземных моллюсков, показывают, что сперма партнёра может сохранять фертильность до нескольких месяцев (Шилейко, 1971; 1978; Duncan, 1975; Raut, Ghose, 1979; Tompa, 1984). И если биологическое значение копуляций сводилось бы только к обмену партнёрами семенной жидкостью, то однократное совокупление обеспечивало бы оплодотворение на весь сезон размножения. Кроме того, при многократной копуляции особи получают сперму от разных партнёров и оплодотворение происходит наиболее жизнеспособными спермиями.

Большинство наземных моллюсков яйцекладущие, причём яйцам требуется довольно продолжительное время (до 6 недель) для развития.

Многие, особенно виды, ведущие древесный образ жизни или имеющие небольшие размеры, перешли к яйцеживорождению, при котором формирование эмбрионов происходит внутри яиц в матке, и сразу после их откладки молодые улитки прорывают яйцевую оболочку.

Для большинства рассматриваемых Clausiliidae ранее были установлены способы появления молодежи: *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula*, *Clausilia pumila*, *Laciniaria plicata*, *Bulgarica cana*, считались яйцекладущими, тогда как *Macrogastra ventricosa* – яйцеживородящим видом (Лихарев, 1962; Шилейко, 1967). Эти данные получены посредством прямого наблюдения в лабораторных условиях (Табл. 1).

Таблица 1. Способ появления молодежи

вид	Известно ранее (прямые лабораторные наблюдения)	Установлено косвенным методом в естественных условиях
<i>Cochlodina laminata</i>	Я-Кл	Я-Кл
<i>Macrogastra plicatula</i>	Я-Кл	Я-Кл
<i>Clausilia pumila</i>	Я-Кл	Я-Кл
<i>Laciniaria plicata</i>	Я-Кл	Я-Кл
<i>Bulgarica cana</i>	Я-Кл	Я-Кл
<i>Macrogastra ventricosa</i>	Я-Ж	Я-Кл
<i>Macrogastra latestriata</i>	?	Я-Кл
<i>Cochlodina orthostoma</i>	?	Я-Ж
<i>Ruthenica filograna</i>	?	Я-Ж

Для уточнения способа появления молодежи были проведены исследования в естественных условиях. Здесь возможны 2 метода: или найти особь, откладывающую яйца и исследовать содержимое яиц методом анатомирования (прямой метод) или исследовать содержимое матки особей на протяжении

всего периода размножения. Однако откладка яиц происходит довольно быстро (в течение нескольких минут), поэтому зафиксировать этот процесс в природе довольно трудно. В связи с этим приходится прибегать к косвенному методу. Если вид яйцеживородящий, то в определённый период у особей удаётся обнаружить в матке эмбрионы. Оказалось, что *Ruthenica filograna* и *Cochlodina orthostoma* – яйцеживородящие виды. Для яйцеживородящих видов можно построить графики, иллюстрирующие динамику содержания яиц в матке (Рис. 4).

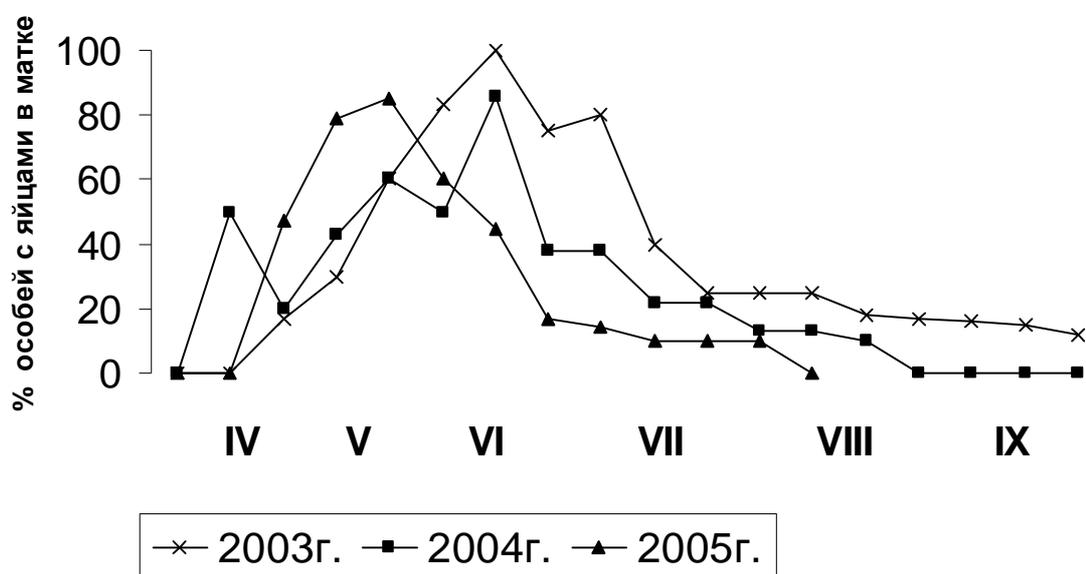


Рис. 4. Содержание яиц в матке *Ruthenica filograna* в 2003-2005 гг.

На графике видно, что у этих видов есть период, когда почти у 100% особей внутри развиваются эмбрионы. У яйцекладущих видов в период наиболее интенсивного размножения лишь каждая десятая-тридцатая особь вынашивает яйца.

О начале периода откладки яиц у яйцеживородящих видов можно судить, по тому, когда появляются особи с полностью сформированными в матке эмбрионами, т.е. когда молодой моллюск занимает весь объём яйца. Эти данные подтверждают прямые наблюдения. Косвенным методом определения

начала яйцекладки у живородящих видов может послужить анализ динамики содержания яиц в матке. Так, после начала периода формирования яиц доля особей с развивающимися эмбрионами постепенно увеличивается и достигает почти 100%. После этого доля особей с эмбрионами начинает неуклонно снижаться. Происходит это именно за счёт того, что какая-то часть особей уже отложила яйца. Этот же график позволяет судить и о продолжительности периода беременности, которая равна протяжённости отрезка по оси абсцисс со времени обнаружения первой особи с яйцами до момента, когда число таких особей начинает снижаться.

При изучении способа появления молоди у одного из яйцеживородящих видов – *Macrogastra ventricosa* – не удалось построить графики содержания яиц, как для *Ruthenica filograna* и *Cochlodina orthostoma*. Яйца в матке удавалось обнаружить с той же частотой, что и у яйцекладущих видов, т.е. в одном из 10-30 случаев. Более того, не были найдены и особи со сколько-нибудь сформированными эмбрионами. В довершение всего, в естественных условиях удалось найти особь, откладывающую яйца, которые оказались недифференцированными. В то же время, эксперименты по разведению в лабораторных условиях, проведённые ранее в средней полосе России с *Macrogastra ventricosa*, показали, что вид яйцеживородящий (Лихарев, 1962; Шилейко, 1967).

Полученные данные заставляют усомниться в том, что данные лабораторных опытов можно всегда экстраполировать на природные популяции.

Один и тот же вид в разных частях ареала может иметь разный способ появления молоди, причём переход к яйцеживорождению связан с более холодными или более засушливыми климатическими условиями. Например, *Balea perversa* из Франции известна как яйцекладущий вид, а из Дании – как яйцеживородящий (Лихарев, 1962). Кроме того, некоторые виды обладают способностью к факультативному яйцеживорождению. Так, африканские

*Limicolaria martensiana* (Achatinidae) в период достаточного количества влаги в подстилке откладывает недифференцированные яйца, в то время как в период засухи яйца остаются в матке, где из них часто выходит молодь (Owiny, 1974). Ввиду этого, можно предположить, что *Macrogastrea ventricosa* также способна к факультативному яйцеживорождению.

Большинство клаузилиид живут около 5 лет (Лихарев, 1962; Шилейко, 1967), причём у подмосковных видов на достижение половой зрелости уходит около года (Шилейко, 1967). Возникает вопрос, каждый ли год размножаются эти виды. В пользу того, что каждая особь размножается каждый сезон, свидетельствует тот факт, что размножаются как экземпляры с полностью, но недавно сформированными раковинами, так и те, у которых раковина вот-вот перестанет выполнять функцию защиты из-за глубоких естественных повреждений (коррозия раковины). О ежегодном размножении также свидетельствует то, что каждый сезон в определённый период подавляющее большинство особей яйцеживородящих видов вынашивают яйца.

Будучи гермафродитными животными, большинство наземных моллюсков в отдельные сезоны года представлены функциональными самцами или функциональными самками, о чём можно судить по состоянию гермафродитного протока и белковой железы. Гипертрофированный гермафродитный проток является признаком интенсивного протекания сперматогенеза (мужская фаза), а гипертрофированная белковая железа – признаком протекания оогенеза (женская фаза).

У Clausiliidae чередование мужской и женской фаз носит несколько иной характер. Ранней весной все особи имеют крупную белковую железу и гермафродитный проток, т.е. находятся в гермафродитной фазе (Рис. 5). К концу мая доля особей с гипертрофированной белковой железой значительно уменьшается. Летом - в начале осени большинство особей имеют гипертрофированный гермафродитный проток, т.е. находятся в мужской фазе, а особи в гермафродитной фазе довольно редки. В сентябре – октябре доля

особей с гипертрофированной белковой железой вновь начинает увеличиваться, и в зимнюю спячку моллюски уходят в гермафродитной фазе.

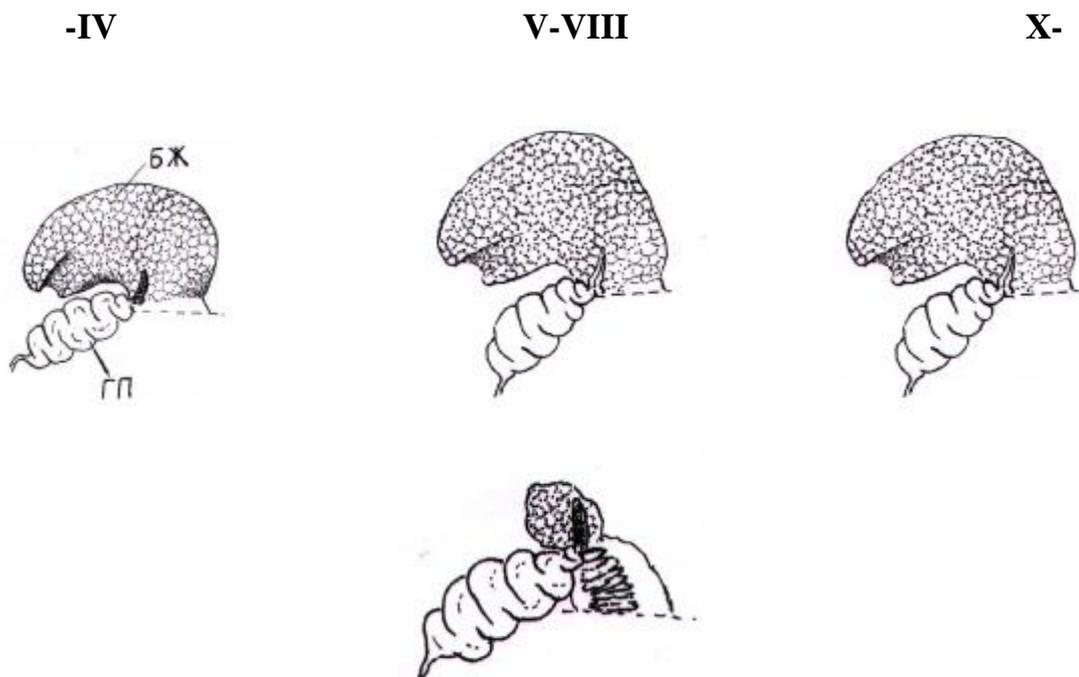


Рис. 5. Состояние белковой железы (БЖ) и гермафродитного протока (ГП) у Clausiliidae в течение года.

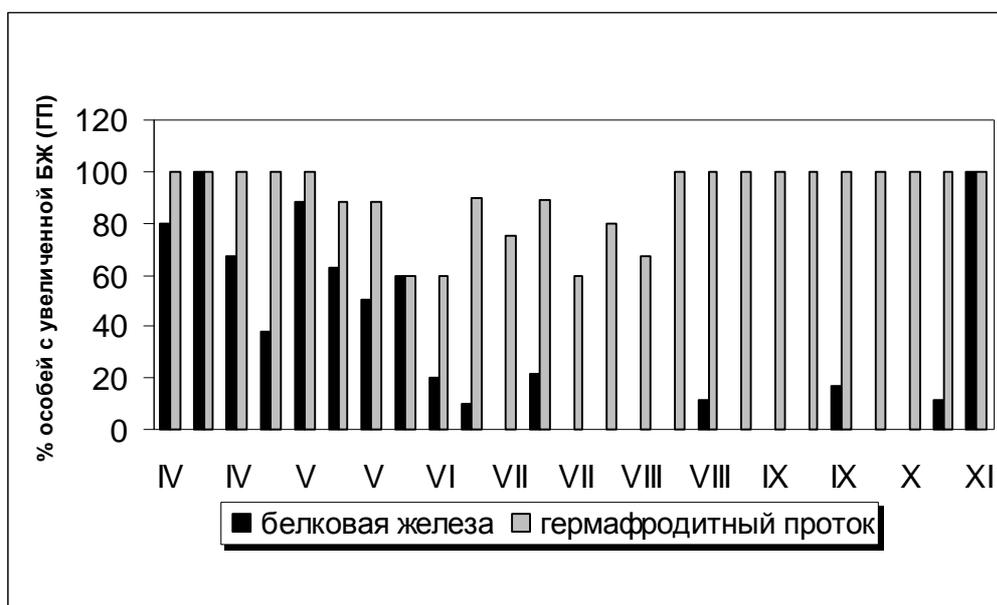


Рис. 6. Динамика состояния белковой железы и гермафродитного протока на примере *Cochlodina laminata*.

Динамика сперматогенеза и оогенеза сходна, однако сперматогенез в летние месяцы явно преобладает, хотя, судя по состоянию гермафродитного протока, идёт несколько менее интенсивно, чем весной и осенью (Рис. 6).

Следует отметить, что рудиментарный гермафродитный проток у особей встречается только после копуляции – за счёт его опорожнения, а через одни – двое суток вновь увеличивается, т.е. можно утверждать, что сперматогенез не останавливается, тогда как оогенез может прекращаться вовсе. Подобная картина наблюдается также у пресноводных лёгочных моллюсков (Круглов, 2005).

#### Глава IV. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗМНОЖЕНИЕ CLAUSILIIDAE

Половая активность стебельчатоглазых регулируется не столько внутренними ритмами, сколько конкретной погодной обстановкой: температурой, осадками, продолжительностью светового дня, а также плотностью популяций (Giokas, Mylonas, 2002; Staikou et al., 1988; Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1989). Так, некоторые виды в лабораторных условиях размножаются круглый год, если поддерживается достаточная влажность почвы (Шилейко, 1984).

На рисунке 1 видно, что у большинства видов копуляция и откладка яиц в 2004 г. начались значительно раньше, чем в 2003 г. Это может быть связано с более ранним сходом снежного покрова: в 2004 г. таяние снега завершилось в лесах в среднем на 3-4 недели раньше, чем в 2003 г., однако откладка яиц началась незначительно раньше, чем в 2003 г. В 2005 г. окончание периода схода снежного покрова было примерно одинаково с 2003 г., но у некоторых видов (*Clausilia pumila*, *Macrogastra ventricosa*, *Macrogastra latestriata*, *Laciniaria plicata*) откладка яиц началась раньше, чем в 2004 г. Для ряда видов начало периода откладки яиц, возможно, было связано со значительным подъёмом дневных и, особенно, ночных температур.

О том, как температура влияет на размножение, свидетельствует следующий эксперимент. В конце марта несколько особей *Cochlodina laminata* и *Laciniaria plicata* были помещены из природной популяции в условия комнатной температуры и естественного фотопериода и приступили к откладке яиц, тогда как в природной популяции откладка яиц у этих видов начинается в мае - июне. В то же время, если поместить моллюсков после копуляции в садки (в естественные или лабораторные условия) в сентябре и январе, откладки яиц не происходит.

Чрезмерное количество осадков также тормозит формирование и откладку яиц (Tompa, 1984): в 2003-2004 гг. летние месяцы были чрезвычайно дождливыми, но, несмотря на это, в августе-сентябре откладки яиц у большинства видов не наблюдалось. На копуляцию восточноевропейских клаузилиид также большое влияние оказывают осадки. Так, после дождя, сменяющего продолжительную засуху, часто можно наблюдать массовое спаривание моллюсков.

На размножение моллюсков оказывают влияние и внутривидовые факторы, и, прежде всего - плотность популяции. Это подтверждают данные экспериментов с *Laciniaria plicata*, когда перенаселение садка привело к подавлению не только откладки яиц, но и оогенеза.

Изучение репродуктивных циклов *Ruthenica filograna* проводилось последовательно в двух популяциях. Плотность данного вида там значительно различается: от единичных до 53 особей/м<sup>2</sup> (Мичурино) и до 167 особей/м<sup>2</sup> (Сахаровка). В первой популяции особи вынашивали 3-5 яиц, в то время как во второй – лишь 1-2 яйца. Во второй популяции период размножения оказался несколько короче, а расчёты показали, что большинство особей вынашивало яйца лишь один раз за сезон. Влияние плотности популяции на размер кладки и плодовитость также было показано на других представителях пульмонат: *Monacha cartusiana* (Müller, 1774) (Hygromiidae) (Staikou, Lazaridou-Dimitriadou,

1990), *Cepaea nemoralis* (L., 1759) (Helicidae) (Carter, Ashdown, 1984), *Balea perversa* (Linnaeus, 1759) (Clausiliidae) (Baur, 1990; Baur, Baur, 1992).

## Глава V. МОРФОЛОГИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В СТАДИИ СПЕРМАТОГЕНЕЗА

В стадии сперматогенеза в большинстве групп наземных моллюсков гермафродитный проток становится гипертрофированным (Шилейко, 1971; 1978; 1984). Это относится и к представителям семейства Clausiliidae. В то же время, у ряда семейств протекание сперматогенеза вызывает морфологические изменения во всём мужском отделе полового аппарата.

При изучении фауны наземных моллюсков мы столкнулись с рядом трудностей при разграничении видов. Так, считается, что в Восточной Европе обитают 3 вида рода *Cochlicopa*: *Cochlicopa lubrica*, *C. lubricella* и *C. nitens*. Эти виды легко различимы по размерам раковины. Однако из центральной Европы был описан ещё один вид – *C. repentina*. Он сходен с *C. lubrica* конхологически, но отличается признаками анатомии. Различия между двумя видами сводятся к тому, что мужские дистальные отделы гениталий *C. lubrica* значительно крупнее. Похожие различия в строении мужского отдела обнаружены в популяциях *C. nitens* (Корнюшин, 1994). Нам удалось заметить, что гермафродитный проток и простата особей *C. lubrica* почти всегда гипертрофированы, в то время как одноимённые отделы у экземпляров *C. repentina* всегда небольшие. Ввиду этого необходимо включить состояния гермафродитного протока и простаты в описание соответствующих типов полового аппарата. Особи *C. lubrica* характеризуются следующими признаками: гермафродитный проток, простата, пенис и эпифаллус крупные, пениальный аппендикс содержит аутосперму. Особи *C. repentina* характеризуются небольшим гермафродитным протоком, простатой, пенисом и эпифаллусом, пустым пениальным аппендиксом. Между двумя указанными

состояниями гениталий отмечен ряд переходов. Подобный полиморфизм в состоянии полового аппарата обнаружен нами и у *C. lubricella*.

Также исследованы около 200 экземпляров *Merdigera obscura* (семейство Enidae), чей мужской отдел гениталий сходен по строению с мужским отделом *C. lubrica*. Среди исследованных экземпляров также можно выделить два состояния гениталий. В фазе сперматогенеза гермафродитный проток, простата, пениальный аппендикс, пенис и эпифаллус увеличены, тогда как в обычном состоянии эти органы гораздо меньших размеров.

Перечисленные факты дают возможность предположить, что признаки гениталий, характерные для *C. lubrica*, есть временное физиологическое состояние, а именно – фаза сперматогенеза. Возможно, среди рассмотренных видов имеет место неполная редукция мужского отдела, причём все отделы редуцированных органов сохраняются, но уменьшаются в размере. Подобные явления также были описаны для некоторых других Pupillina, у которых этот процесс приводит к тому, что полностью редуцируются части органов или даже весь дистальный мужской отдел (Шилейко, 1984). Таким образом *C. repentina* является синонимом *C. lubrica*.

У *Chondrula tridens*, которая также относится к семейству Enidae, подобно большинству наземных моллюсков, в стадии оогенеза увеличивается только гермафродитный проток. В процессе исследований обратили на себя внимание существенные различия в строении сперматофоров *Chondrula tridens* из различных местонахождений. *Chondrula tridens* конхологически очень изменчив, что даёт основание некоторым исследователям считать его комплексом видов. Исследование содержимого семяприёмника нескольких десятков экземпляров этого вида из различных частей ареала показало, что между наиболее различающимися по строению сперматофорами можно выстроить непрерывный ряд переходов, сперматофор обнаруживает внутри- и межпопуляционную изменчивость, что является очередным доказательством того, что *Chondrula tridens* не является комплексом видов.

## ВЫВОДЫ

1. Основной период откладки яиц у восточноевропейских Clausiliidae приходится на май-июнь для яйцекладущих видов и на июнь-июль для яйцеживородящих видов. Откладка яиц у каждого вида происходит в течение 2-3 месяцев. Каждый сезон размножения начинается копуляцией, на фоне которой начинается период откладки яиц, после чего моллюски копулируют в течение нескольких месяцев, но яиц не откладывают.
2. Ранней весной восточноевропейские клаузилииды находятся в гермафродитной фазе. В летний период встречаются особи в мужской и гермафродитной фазе. В зимнюю спячку моллюски уходят в гермафродитной фазе. Процесс сперматогенеза в летние месяцы преобладает над процессом оогенеза.
3. Исследованные виды Clausiliidae копулируют реципрокно. Вначале один из моллюсков копулирует как самец, а второй – как самка. Затем, без сколько-нибудь заметной паузы, они меняются ролями.
4. Установлено, что у *Cochlodina laminata*, *Cochlodina orthostoma*, *Bulgarica cana* и *Laciniaria plicata* при копуляции образуется сперматофор. У остальных видов клаузилиид (*Ruthenica filograna*, *Clausilia pumila*, *Macrogastra plicatula*, *Macrogastra ventricosa*, *Macrogastra latestriata*) сперма при копуляции не покрывается оболочкой, т. е. сперматофор отсутствует.
5. *Cochlodina orthostoma* и *Ruthenica filograna* являются яйцеживородящими, остальные виды Clausiliidae (*Cochlodina laminata*, *Clausilia pumila*, *Macrogastra plicatula*, *Macrogastra ventricosa*, *Macrogastra latestriata*, *Bulgarica cana*, *Laciniaria plicata*) откладывают недифференцированные яйца.
6. Рассматриваемые виды семейства Clausiliidae, имея многолетний жизненный цикл, размножаются каждый сезон.
7. Начало периода копуляции у исследованных видов определяется временем схода снежного покрова, а в дальнейшем зависит от наличия осадков.

Начало периода откладки яиц зависит от температуры. На размер кладки и количество кладок за сезон оказывает влияние плотность популяции.

8. Состояние полового аппарата у некоторых *Pupillina*, при котором мужские органы значительно увеличиваются, есть фаза сперматогенеза. Уменьшение мужского отдела представляет собой неполную редукцию. *C. repentina* является синонимом *C. lubrica*.

9. Выявленная изменчивость в строении сперматофора *Chondrula tridens* подтверждает единство данного таксона.

По материалам диссертации автором опубликованы следующие работы:

1. Mamatkulov A. L. 2005 Reproduction peculiarities of three species of Clausiliidae (Gastropoda, Stylommatophora). *Ruthenica*, 15 (2): 125-129.
2. Mamatkulov A. L. 2005. New data on the species of the genus *Cochlicopa* (Gastropoda, Pulmonata). *Ruthenica*, 15 (2): 119-124.
3. Маматкулов А. Л. Биология размножения некоторых видов восточноевропейских Clausiliidae (Mollusca, Pulmonata). Зоологический журнал (в печати).
4. Маматкулов А. Л., Яковлев А. А. К вопросу о размножении янтарок (Mollusca, Pulmonata, Stylommatophora) Зоологический журнал (в печати).