

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

Том LIX

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

7

МОСКВА 1980

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (PULMONATA)**

Н. Д. КРУГЛОВ

Смоленский педагогический институт

Изучена биология размножения 27 видов моллюсков из семейств Lymnaeidae, Physidae, Bulinidae и Planorbidae. Установлено, что пресноводные Pulmonata проходят две фазы полового созревания: фазу мужской половой зрелости и фазу гермафродитной половой зрелости. Важную роль в переходе от одной фазы ко второй играют функция сперматеки и копуляция моллюсков. Сперматека — гаметолитический орган; в ней резорбируется избыток аллоспермы и аутоспермы. Продукты резорбции гуморально включают эндокринную систему контроля над половым размножением. Первая копуляция всегда самцовая; она необходима для стимулирования развития женских придаточных желез, активизации оогенеза и отбора жизнеспособных спермиев. Последующие копуляции обеспечивают поддержание фазы гермафродитной половой зрелости и отбора семенной жидкости. Все многообразие типов копуляций рассматривается как своеобразное проявление гуморального механизма, включающего эндокринную систему контроля над половым размножением легочных моллюсков. Приведены схемы контроля над мужской и женской половой активностью.

В последние годы заметно возрос объем исследований, посвященных различным аспектам биологии легочных моллюсков, однако вопросам размножения этой группы животных уделяется недостаточное внимание. В своей работе мы стремились в какой-то мере восполнить существующий пробел в изучении этого вопроса и на основе собственных и литературных данных уточнить основные закономерности размножения пресноводных Pulmonata.

Наиболее детально изучены следующие шесть видов Lymnaeidae¹: *Lymnaea stagnalis*, *L. corvus*, *L. transsylvanica*, *L. palustris*, *L. truncatula*, *L. atra*. Моллюски этих видов постоянно содержались в лаборатории в течение ряда лет, начиная с 1971 г.

Отдельные вопросы уточнялись еще на 21 виде из четырех семейств (Lymnaeidae — восемь видов рода *Lymnaea*: *L. lagotis*, *L. auricularia*, *L. peregra*, *L. intermedia*, *L. inflata*, *L. fontinalis*, *L. ampullacea*, *L. patula*; Physidae — *Aplexa hypnorum*, *Physa fontinalis*, *Physella integra*; Bulinidae — *Planorbarius corneus*, *P. purpura*, *P. banaticus*; Planorbidae — *Segmentina nitida*, *Planorbis planorbis* и пять видов рода *Anisus*: *A. vortex*, *A. contortus*, *A. spirorbis*, *A. albus*).

Большинство моллюсков содержалось в стеклянных аквариумах объемом от 500 мл до 14 л. На дно аквариума помещали хорошо промытый песок (слой 2—3 см), в который высаживали валлиснерию. Аквариум наполняли отстоянной в течение суток водопроводной водой. Сверху аквариум накрывали стеклом. Незначительное испарение позволяло длительное время сохранять устойчивую среду обитания в аквариуме. Периодически вода обогащалась кислородом с помощью аквариумного компрессора (1—2 ч в сутки).

Lymnaea peregra, *L. transsylvanica* и *L. truncatula* (малый прудовик) содержались в неглубоких кюветах, на дно которых помещали промытый песок или глинистый грунт (для малого прудовика). Кормом служили мацерированные листья тополя, валлиснерия, листья салата и капусты. Содержались моллюски при температуре 20—22°, а в отдельных случаях — при 25—26°. Экспериментальным путем был определен оптимальный объем воды для каждого вида моллюсков. Так, для лимнеид и булинид он равнялся

¹ Родовые и видовые названия приняты по Старобогатову (1977).

1000 мл на одну взрослую особь, для физид — не более 200—300 мл, для мелких пла норбид — около 300 мл.

В экспериментальных работах использовались моллюски, выращенные в лабора тории. Возраст их учитывали с точностью до 1 суток. Постоянные наблюдения прово дили за перекрестно и самооплодотворяющимися моллюсками.

Типы копуляций и их биологическое значение изучали на меченых моллюсках. Прокопулировавших особей вскрывали в 0,2-процентном растворе поваренной соли. Одновременно с лабораторным экспериментом проводили постоянные наблюдения и вскрытия моллюсков в естественных условиях (с мая по октябрь). В 1971—1979 г. было проведено более 500 аквариальных опытов и вскрыто свыше 600 моллюсков.

ОСОБЕННОСТИ СОЗРЕВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ГЕРМАФРОДИТНОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ЛИМНЕИД

Развитие кладок при температуре 22—24° завершается через 11— 12 суток. Как правило, развитие идет неравномерно даже в одной клад ке. В отдельных случаях отставание в развитии может достигать 5— 10 суток. Количество яиц с замедленным развитием может колебаться от 1—2 до 10—30%. Отмечено также, что моллюски, вышедшие одно временно из одной кладки, развиваются неравномерно. Так, отдельные особи, обитающие в одном аквариуме, отставали в росте от других мол люсков того же возраста в 2—3 раза. Наиболее часто такое отставание (1—5%) мы наблюдали у *L. stagnalis*, *L. corvus* и *L. peregra*.

Благодаря такой особенности роста и развития моллюски, вышедшие из одной кладки, оказываются на разных стадиях полового созревания, что важно для размножения гермафродитных животных. При оптималь ных условиях содержания у лимнеид в 1—1,5-месячном возрасте завер шается формирование всех отделов половой системы. Однако желези стые образования грушевидного тела, нидаментальной и белковой же лез, сперматеки, а также мускулатура препуциума развиты недоста точно.

В 2-месячном возрасте у *L. stagnalis* и *L. corvus* начинается сперма тогенез. Одновременно наблюдается некоторое опережение в развитии мужской части гениталий, особенно простаты и копулятивного аппара та. При достижении 60—65-дневного возраста сперматогенез охватывает всю гермафродитную железу, а на гермафродитном протоке образуются первые выпячивания семенных пузырей, которые постепенно заполняют ся собственными спермиями (аутоспермой).

По мнению Хорстмана (Horstmann, 1955), в семенных пузырях про исходит дозревание спермиев партнера (аллоспермы), поступивших сюда при копуляции. Нами было исследовано содержимое семенных пу зырей и гермафродитной железы у одиночно содержащихся с момента рождения *L. stagnalis* (var. *producta* и var. *stagnalis*). В результате установлено, что в центральном протоке гермафродитной железы и в семенных пузырях постоянно находились только зрелые спермии. Эти сведения позволяют с уверенностью утверждать, что копулирующие моллюски обмениваются только зрелыми спермиями, которые постоян но хранятся в семенных пузырях.

Накопление спермиев в семенных пузырях совпадает с дальнейшим развитием дистальных отделов мужской половой системы и появлением половой активности моллюсков в качестве самцов.

В возрасте 2—2,5 месяцев многие лимнеиды вполне способны к ко пуляции в качестве самцов. У них хорошо развиты все отделы мужской половой системы, тогда как женский отдел значительно отстает в раз витии. С началом копулятивной деятельности совпадает ускоренное раз витие женского полового отдела. Примерно через месяц после первой копуляции диспропорция в развитии двух отделов половой системы ис чезает, а в гермафродитной железе, наряду со сперматогенезом, активи зируется оогенез. В этот период каждый моллюск способен откладывать яйца.

Обычно половозрелым моллюском считается особь, способная откладывать яйца. Однако, учитывая некоторое своеобразие полового созревания лимнеид, необходимо несколько иначе определять их половую зрелость, поскольку за месяц до первой кладки они становятся половозрелыми самцами. В этой связи мы предлагаем выделять две фазы полового созревания у лимнеид:

1. Фаза мужской половой зрелости. Наступает в возрасте 70—75 дней, но ее сроки могут изменяться в сторону увеличения в зависимости от условий обитания. У моллюсков на этой фазе во всей гермафродитной железе активно протекает только сперматогенез. Максимального развития фаза мужской половой зрелости достигает перед началом копуляций.

2. Фаза гермафродитной половой зрелости. Наступает через 3—4 недели после пика мужской половой зрелости. У моллюсков на этой фазе в гермафродитной железе параллельно протекают сперматогенез и оогенез. На фазе гермафродитной половой зрелости лимнеиды находятся весь сезон размножения, от первых до последних кладок. Важную роль в переходе от первой ко второй фазе полового созревания, а также в поддержании фазы гермафродитной половой зрелости на протяжении всего сезона размножения играют функция сперматеки и копуляция моллюсков.

ФУНКЦИЯ СПЕРМАТЕКИ У ЛИМНЕИД

Сперматека играет важную роль в биологии размножения лимнеид. Долгое время этому органу приписывали функцию семеприемника, в котором хранится аллосперма. Считалось также, что аллосперма поступает в извитую часть яйцевода, а по другим сведениям,— в гермафродитный проток, где и происходит оплодотворение яйцеклетки. Эта точка зрения на функцию сперматеки вошла в основные руководства и учебники по зоологии и обычно воспринималась без особых возражений.

Дальнейшее изучение биологии размножения лимнеид позволило более точно определить функцию сперматеки. Хорстман (Horstmann, 1955) убедительно показал, что у обыкновенного прудовика сперматека является гаметолитическим органом, а не семеприемником. Аналогичные данные нами получены сначала для *L. atra* (Круглов, Березкина, 1976), а затем еще для 10 видов лимнеид (*L. auricularia*, *L. patula*, *L. lagotis*, *L. peregra*, *L. fontinalis*, *L. inflata*, *L. ampullacea*, *L. palustris*, *L. transsylvanica*, *L. corvus*). Избыток аллоспермы, поступающий в сперматеку, постепенно резорбируется, а продукты резорбции, всасываясь в гемолимфу, ускоряют овуляцию (Horstmann, 1955; Круглов, Березкина, 1978; Круглов, 1979, 1979а).

Активная копулятивная деятельность моллюсков служит непрерывным стимулом овуляции и оогенеза в целом. В том случае, если моллюск длительное время не копулирует в качестве самки, то у него происходит затухание оогенеза, а сперматогенез охватывает почти всю железу. Если экспериментально не давать моллюскам копулировать в течение 18—20 суток, то избыток аутоспермы проникает по яйцеводу в сперматеку и резорбируется в ней. Вскоре наблюдается массовая откладка самооплодотворенных яиц.

Приведенные сведения позволяют с уверенностью утверждать, что функция сперматеки — это проявление своеобразного гуморального механизма, регулирующего темпы сперматогенеза и оогенеза. Наиболее удобно наблюдать действие этого механизма при изучении биологической роли копуляций в размножении лимнеид.

У лимнеид наблюдается большое разнообразие типов копуляции. Нами описано четыре варианта копуляций (Круглов, Березкина, 1978). Используя терминологию Бондесена (Bondesen, 1950), их можно свести к следующим типам копуляции по внешнему поведению моллюсков:

1. Односторонний. Один копулирующий моллюск выступает в качестве самца, а второй — в качестве самки.

2. Реципрокный. Копулирующие особи одновременно выступают и как самец и как самка.

3. Цепной. Несколько моллюсков при копуляции образуют цепочку. Данный тип копуляции сочетает в себе два первых типа, так как крайние моллюски в этом случае копулируют односторонне, а средние — реципрокно.

4. Парованье. Вначале один из двух моллюсков копулирует как самец, а другой — как самка. Затем, без сколько-нибудь заметной паузы, они меняются ролями. Этот тип копуляции представляет собой модификацию реципрокной копуляции.

Значение копуляций в биологии размножения легочных моллюсков долгое время определялось весьма своеобразно. Отдельные исследователи считали, что совокупление для многих пульмонат вообще не представляет никакой ценности, так как моллюски могут размножаться только самооплодотворением (Crabb, 1927, 1927a; Wesenberg-Lund, 1937). Однако ряд исследователей считают, что совокупление имеет большое значение для выхода яйцеклетки и отложения яиц (Baudelot, 1863; Bondesen, 1950).

Копуляция у лимнеид имеет важное биологическое значение, которое, по нашему мнению, нельзя свести только к обмену партнерами семенной жидкостью. Данный вопрос нами изучен в онтогенезе лимнеид, главным образом на лабораторных моллюсках. В качестве основной модели при изучении копуляции мы использовали *L. stagnalis* (var. *producta* и var. *stagnalis*); в работе использовали меченых перекрестно-оплодотворяющихся и самооплодотворяющихся моллюсков этого вида. Отдельные моменты уточнялись еще на 13 видах лимнеид, перечисленных выше. Наряду с лабораторным экспериментом, проводились наблюдения за копуляцией лимнеид в полевых условиях.

Как было отмечено выше, лимнеиды, достигшие фазы мужской половой зрелости, приступают к активной копулятивной деятельности. Наблюдения за копуляцией одновозрастных моллюсков позволили выявить любопытную закономерность. В этом возрасте, несмотря на то, что все моллюски в физиологическом отношении являются самцами, они активно начинают копулировать друг с другом (самцовая копуляция). По внешнему проявлению одни моллюски могут выступать в роли самцов, другие — в роли самок, т. е. в этот период могут наблюдаться почти все типы копуляций, рассмотренные выше.

Таким образом, первая копуляция у лимнеид всегда бывает самцовой и биологическое значение ее велико. После первых копуляций наблюдаются усиленный рост и развитие всех отделов женской половой системы. Избыток аллоспермы резорбируется в сперматеке, а продукты резорбции, всасываясь в гемолимфу, гуморально включают эндокринную систему, контролирующую женскую половую активность.

Нами также установлено, что в копулятивный период, предшествующий первой кладке, каждый моллюск копулирует с несколькими партнерами в качестве самки. Это можно квалифицировать как явление полиандрии у лимнеид. Большая часть аллоспермы проникает в семенные узыри, где хранится до выхода яйцеклетки (Horstmann, 1955). Следовательно, у каждого моллюска к началу откладки яиц в семенных пузырях находится семенная жидкость сложного состава. В нее входят ауто-

сперма и аллосперма нескольких партнеров. У некоторых лимнеид отмечено явление полиспермии (Horstmann, 1955), поэтому каждая яйцеклетка, вероятно, оплодотворяется наиболее жизнеспособными спермиями, в том числе и своими. Оплодотворение осуществляется при движении яйцеклетки по гермафродитному протоку.

Возникает весьма любопытная ситуация, при которой самооплодотворение лимитируется или полностью исключается не морфологическими, а исключительно физиологическими причинами — превосходством в жизнеспособности аллоспермы над аутоспермой. Если такого превосходства не наблюдается, то происходит самооплодотворение яйцеклеток.

Самооплодотворение, как это ни странно, превращает ухудшение наследственности потомства, как бы консервируя на определенный срок имеющийся генофонд. В этом мы видим своеобразное проявление полового отбора у лимнеид. Самооплодотворение нами отмечено для 9 видов лимнеид (*L. stagnalis*, *L. corvus*, *L. atra*, *L. palustris*, *L. transylvanica*, *L. peregra*, *L. auricularia*, *L. patula*).

Таким образом, в начале репродуктивного цикла биологическое значение первых копуляций имеет двойкий смысл. Во-первых, они необходимы для стимулирования развития отделов женской половой системы и активизации оогенеза; во-вторых, — для обмена и отбора семенной жидкости. Биологическое значение копуляций несколько изменяется в онтогенезе, но типы копуляций остаются неизменными во всех возрастных группах. На более поздних стадиях репродуктивного цикла, например, в фазу гермафродитной половой зрелости, многообразие типов копуляций необходимо для поддержания гермафродитного состояния половой железы и отбора жизнеспособных спермиев.

Наиболее убедительно эти положения иллюстрируются данными по размножению моллюсков с перекрестным оплодотворением и самооплодотворением. У перекрестно оплодотворяющихся моллюсков первые кладки появляются на 2—3 недели раньше, чем у самооплодотворяющихся, что свидетельствует в пользу стимулирующей роли копуляций в откладке яиц. У самооплодотворяющихся моллюсков овуляция и откладка яиц наступают после того, как избыток аутоспермы проникнет в сперматеку, резорбируется в ней, а продукты резорбции поступят в гемолимфу (Круглов, Березкина, 1978).

В связи с обсуждаемым вопросом необходимо указать, что лимнеиды несомненно способны к избирательной копуляции, так как при совместном содержании нескольких видов копулировали между собой лишь особи одного вида. Однако при исключении подобного выбора иногда возможна межвидовая копуляция. В лабораторных условиях мы наблюдали копуляцию *L. palustris* и *L. transylvanica*, *L. atra* и *L. palustris*, *L. patula* и *Physastra* sp. В естественных условиях нам только один раз удалось наблюдать копуляцию *L. stagnalis* var. *stagnalis* в качестве самки и *L. fontinalis* в качестве самца. После копуляции в таких случаях происходит гибель аллоспермы, так как моллюски всегда откладывали самооплодотворенные яйца.

Приведенные выше данные по копуляции лимнеид подчеркивают непрочность прекопуляционных изолирующих механизмов у моллюсков этого семейства, что должно приводить к нерациональной трате половых продуктов. Представляется чрезвычайно интересным изучение судьбы аллоспермы при межвидовой копуляции. Нами лишь установлено, что продукты резорбции таких спермиев не ускоряют овуляцию, так как после межвидовой копуляции моллюски откладывали яйца одновременно с самооплодотворяющимися особями.

ОСОБЕННОСТИ ПРОТЕРАНДРИИ У ЛИМНЕИД

Отдельные исследователи относят легочных моллюсков к протерандрическим животным, так как у них в гермафродитной железе первыми продуцируются сперматозоиды (Bondesen, 1950). По мнению других, все легочные моллюски являются гермафродитами, обнаруживающими значительную изменчивость в отношении времени созревания мужских и женских гамет (Josse, 1976).

Как мы уже отмечали, все лимнеиды в своем жизненном цикле всегда проходят фазу мужской половой зрелости. Моллюски же, находящиеся на фазе гермафродитной половой зрелости, независимо от типа копуляции и внешнего поведения могут откладывать яйца, так как у них сперматогенез и оогенез протекают параллельно. В литературе мы находим сведения, подтверждающие эту закономерность (Taki, 1931; Joosse, 1976 и др.).

Гермафродитное состояние лимнеид сохраняется, по нашим данным, в течение всего периода размножения и поддерживается активной копулятивной деятельностью. С наступлением осенних низких температур заметно падает как общая, так и копулятивная активность моллюсков. Снижаются темпы оогенеза, падает продукция белковой нидаметальной желез и грушевидного тела. В сперматеку не поступают спермии партнеров и ее железистая часть уменьшается в объеме (Horstmann, 1955). Сперматогенез протекает вяло, снижается секреторная активность простаты и она несколько уменьшается в размере. Таким образом, изменения физиологического состояния моллюсков приводят к некоторым морфологическим изменениям в гениталиях, главным образом за счет сокращения или увеличения объема железистых органов.

Глубокой осенью взрослые моллюски вновь переходят в фазу мужской половой зрелости. Эта фаза у них наблюдается и ранней весной. Весенняя фаза мужской половой зрелости у взрослых особей значительно короче, чем в начале репродуктивного цикла, и не превышает 6—7 дней, необходимых для резорбции аллоспермы и активизации оогенеза.

Приведенные данные не позволяют отнести лимнеид к протерандрическим животным с полной инверсией и реверсией пола, как это наблюдается у переднежаберных моллюсков. Нельзя отнести лимнеид и к обычным гермафродитным животным, так как у них отчетливо выражена фаза мужской половой зрелости в начале репродуктивного цикла, а у некоторых видов — ее реверсия осенью и весной. У лимнеид мы наблюдаем своеобразную протерандрию с мужской и гермафродитной инверсией и реверсией.

СРАВНЕНИЕ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛИМНЕИД И ДРУГИХ ПРЭСНОВОДНЫХ ПУЛЬМОНАТ

Нами предпринята попытка сопоставить биологические особенности размножения лимнеид и моллюсков семейств *Bulinidae*, *Planorbidae* и *Physidae*. Такой подход мы считаем вполне оправданным, так как моллюски всех четырех семейств сходны экологически и имеют практически одинаковый набор придаточных половых желез.

Для *Physa acuta* и *Ph. heterostropha* описано цепное совокупление (Riedel, 1909; Bondesen, 1950). Мы наблюдали этот вариант копуляции *Physella integra*. Однако наиболее обычно у физид одностороннее совокупление. У булинид нами многократно наблюдалась односторонняя копуляция, хотя известно реципрокное совокупление у *Planorbarius corneus* (Hazay, 1881). Для некоторых планорбид (*Anisus albus*, *Armigerista*, *Segmentina nitida*, *Ancylus fluviatilis*) отмечена односторонняя копуляция (Precht, 1936). Реципрокная копуляция описана для *Planor-*

bis planorbis, *P. carinatus*, *Anisus vortex*, *A. spirorbis*, *A. contortus* и *A. leucostoma*, а для *A. albus* — цепное совокупление (Hazay, 1881; Precht, 1936).

Размножение в результате самооплодотворения установлено для *Physa acuta*, *Ph. fontinalis*, *Planorbarius corneus*, *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex* (Chadwick, 1903; Holzfluss, 1914). В последние годы появились интересные данные о функции сперматеки и биологическом значении копуляций у планорбид. Было установлено, что у планорбид избыток аллоспермы проникает в сперматеку, резорбируется в ней, а продукты резорбции, всасываясь в гемолимфу, ускоряют овуляцию (Pagaense, 1976). Приведенные данные свидетельствуют о принципиальном сходстве функционирования отделов половой системы и протекании процесса размножения в целом у лимнеид, булинид, планорбид и физид.

Вероятно, отмеченные закономерности биологии размножения пресноводных пульмонат будут приложимы и к наземным легочным моллюскам. Так, было отмечено, что у живущего несколько лет вида *Helix aspersa* мужские половые клетки весной продуцируются первыми, а затем наступает гермафродитная активность (Joosse, 1976). Для другого вида наземных моллюсков *Helix pomatia* доказано, что сперматека является гаметолитическим органом, а продукты резорбции спермиев так же, как и у пресноводных пульмонат, ускоряют овуляцию (Hryniewiecka-Szyfter, Redziniak, 1976).

По этим соображениям, нам представляется вполне возможным, что установленные закономерности размножения лимнеид присущи всем легочным моллюскам.

КОНТРОЛЬ НАД ПОЛОВЫМ РАЗМНОЖЕНИЕМ

В последние годы были сделаны большие успехи в изучении гормонального контроля над размножением гастропод. Обзор большинства работ по этому вопросу сделал Joosse (1976). На основе собственных и литературных данных он излагает стройную систему эндокринного контроля размножения у пульмонат. В сжатой форме она выглядит следующим образом.

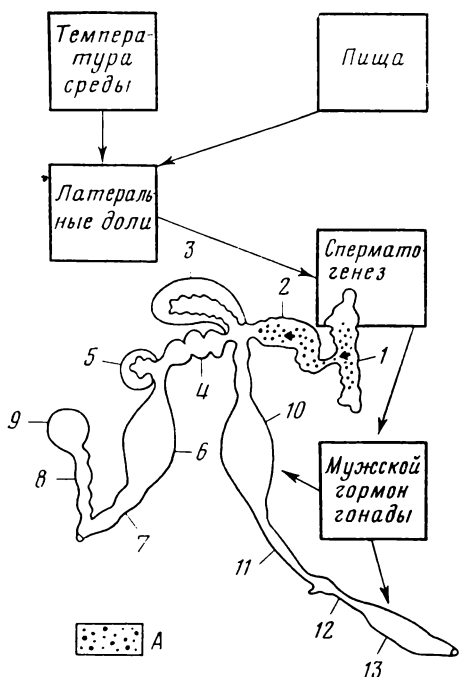


Рис. 1. Схема контроля мужского полового размножения: 1 — гермафродитная железа, 2 — семенные пузыри, 3 — белковая железа, 4 — извитая часть яйцевода, 5 — нидаментальная железа, 6 — грушевидное тело (матка), 7 — яйцевод, 8 — проток сперматеки, 9 — резервуар сперматеки, 10 — простата, 11 — семяпровод, 12 — мешок пениса, 13 — препуциум; А — аутосперма; остальные пояснения в тексте

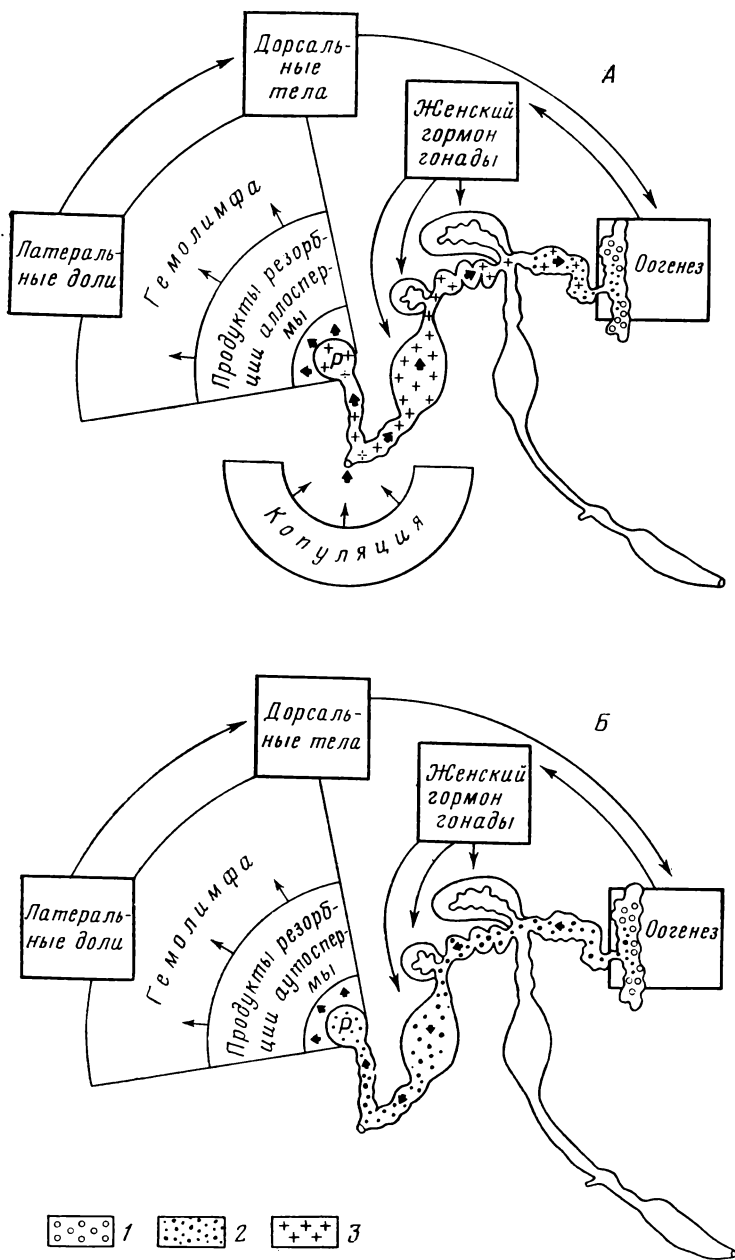


Рис. 2. Схема контроля женского полового размножения при перекрестном оплодотворении (А) и самооплодотворении (Б): 1 — ооциты, 2 — аутосперма, 3 — аллосперма, Р — резорбция; остальные пояснения в тексте

В женской половой активности важную роль играет гормон дорсальных тел, приуроченных к периневральным участкам церебральных ганглиев. Этот гормон стимулирует вителлогенез в ооцитах, рост, клеточную дифференциацию и секреторную активность женских придаточных половых желез. Гормон латеральных долей церебральных ганглиев стимулирует активность дорсальных тел. Влияние гормона дорсальных тел на женские придаточные половые железы осуществляется через гормон гонад. Кроме того, важную роль играет нейрогормон парных групп

каудо-дорсальных клеток, расположенных недалеко от церебральной комиссуры. Отсутствие этого гормона вызывает не только прекращение откладки яиц, но и дегенерацию зрелых ооцитов. Каудо-дорсальные клетки находятся под влиянием температуры и имеют суточную ритмику.

Эндокринный контроль мужской половой активности изучен слабее. Наиболее точно установлено влияние церебрального ганглия на дифференциацию и развитие мужских половых клеток у *Stylommatophora*. У *Vasommatophora* отмечено стимулирующее влияние на сперматогенез гормона латеральных долей. Предположение о мужском гормоне гонад, который стимулирует рост, клеточную дифференциацию и секреторную активность мужских придаточных половых желез, основано лишь на экспериментах с отдельными видами *Stylommatophora*.

Нетрудно заметить, что рассмотренная схема эндокринного контроля за размножением легочных моллюсков совершенно не учитывает роли и места в этом процессе гуморального механизма, проявляющегося в функции сперматеки и многообразии вариантов копуляции. Между тем роль этого механизма в контроле над размножением pulmonat очевидна. Ниже мы попытаемся определить место гуморального механизма в общей схеме контроля размножения легочных моллюсков.

Как известно, в период мужского полового созревания важную роль играют внешние факторы: температура воды, количество пищи, объем водоема и др. Их влияние прежде всего сказывается, вероятно, на функции латеральных долей, гормон которых усиливает продукцию гермафродитной железой мужского гонадного гормона. В свою очередь, мужской гонадный гормон активизирует сперматогенез и секреторную активность мужских придаточных желез (рис. 1).

После первых копуляций в периферических фолликулах гонады заметно оживляется оогенез. Продукты резорбции аллоспермы выступают в этом случае в роли пускового механизма эндокринной системы, контролирующей женскую половую активность. С этого момента сперматогенез и оогенез протекают по принципу маятника. Пик оогенеза наблюдается при активной копуляции особи в качестве самки, а пик сперматогенеза — при отсутствии копуляции или при активной копуляции особи в качестве самца (рис. 2, А).

При самооплодотворении роль пускового механизма эндокринной системы выполняют продукты резорбции избытка аутоспермы (рис. 2, Б).

ЛИТЕРАТУРА

- Круглов Н. Д., 1979. Особенности протерандрии у лимнеид. Сб. «Моллюски — основные результаты их изучения» (автореф. докл.), 6: 129—131, Изд-во «Наука», Л.—1979а. Биология размножения и особенности протерандрии у лимнеид. Сб. «Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании», ч. 1: 91—92, Ставрополь.
- Круглов Н. Д., Березкина Г. В., 1976. К вопросу физиологии копуляции лимнеид. Сб. «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии»: 22—23, Минск.—1978. Некоторые вопросы физиологии копуляции у лимнеид. Биол. науки, 11: 49—53.
- Старобогатов Я. И., 1977. Класс брюхоногие моллюски *Gastropoda*. В кн. «Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР» (под ред. Л. А. Кутиковой и Я. И. Старобогатова): 160—174, Гидрометеониздат, Л.
- Baudelot M., 1863. Recherches sur l'appareil generateur des molusques gastropodes. Ann. Sci. nat. Zool., 4: 19, Paris.
- Bondesen P., 1950. A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of freshwater pulmonate Gastropods. *Natura Jutlandica*, 3: 1—209.
- Chadwick W. H., 1903. Self-fecundation of *Planorbis vortex*. *J. Conchol.*, 10, Manchester, Leeds.
- Crabb E. D., 1927. Anatomy and function of the reproductive system in the snail *Lymnaea stagnalis apressa* Say. *Biol. Bull.*, 53: 55—56, Boston.—1927a. The fertilization process in the snail *Lymnaea stagnalis apressa* Say. *Biol. Bull.*, 53: 67—97, Boston.
- Hazay J., 1881. Die Molluskenfauna von Budapest. II. *Biol. Theil. Malak. Blatter N. F.*, Cassel, 4: 43—58.

- Holzfuß E., 1914. Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. *Nachrichtsbl. Deutsch. malak. Ges.*, 46, Frankfurt-a-M.
- Horstmann H.-J., 1955. Untersuchungen zur Physiologie der Begattung und Befruchtung der Schlammschnecke *Lymnaea stagnalis* L. *Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, 44, 3: 222—258.
- Hryniewiecka-Szyfter Z., Redziniak E., 1976. The localization of the lysosomal enzymes in the bursa copulatrix of the snail *Helix pomatia* L. *Bull. Soc. amis. sci. et lett. Poznan, D.*, 16: 125—134.
- Joose J., 1976. Endocrinology of molluscs. *Colloques internationaux, CNRS*, 251: 107—123.
- Paraense W. L., 1976. The sites of cross and self-fertilization in planorbid snails. *Rev. brasil. biol.*, 36, 3: 535—539.
- Precht H., 1936. Zur Kopulation und Eiablage einer Planorbiden. *Zool. Anz. Leipzig*, 115: 80—89.
- Riedel K., 1909. Kopulation von *Lymnaea stagnalis*. *Blätter für Aquarien und Terrarienkunde*, 20: 651—652.
- Taki I., 1931. Some ecological observations on *Lymnaea japonica* Say. *Venus*, 2: 286—288, Kyoto, Japan.
- Wesenberg-Lund C., 1937. *Ferskvandsfaunaen biologisk belyst*, København. *Invertebrata*, 2: 713—723.

BIOLOGY OF REPRODUCTION OF THE FRESH-WATER PULMONATE MOLLUSCS

N. D. KRUGLOV

State Pedagogical Institute of Smolensk

Summary

The biology of reproduction of 27 molluscan species from the families Lymnaeidae, Physidae, Bulinidae and Planorbidae was studied. The sexual maturation of the fresh-water pulmonate molluscs was shown to proceed in two phases: male sexual maturity and hermaphroditic sexual maturity. The function of spermatheca and copulation of molluscs play an important role in the transition from one phase to another. The spermatheca is a gametolytic organ in which the excess of allo- and autosperm is resorbed. The products of resorption switch on humorally the endocrine system of sexual reproduction control. A specimen is always a male in its first copulation it is necessary for the stimulation of development of the female accessory glands, activation of oogenesis and selection of viable spermatozoa. The subsequent copulations maintain the phase of hermaphroditic sexual maturity and selection of seminal fluid. The whole diversity of copulation types is considered as a peculiar expression of humoral mechanism which switches on the endocrine system of sexual reproduction control in the pulmonate molluscs. Schemes of control over male and female sexual activities are given.