НАУЧНЫЕ ДОКЛАДЫ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ
БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ ● № 11 ● 1978

УДК 594.361

ЗООЛОГИЯ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ КОПУЛЯЦИИ У ЛИМНЕИД

Н. Д. Круглов, Г. В. Березкина

Отмечено 4 варианта копуляции у 7 видов моллюсков. Установлено, что каждый вариант отражает различный физиологический уровень копулирующих моллюсков, а само многообразие вариантов есть проявление своеобразного гуморального механизма, регулирующего последовательную смену сперматогенеза и оогенеза. Важную роль в этом механизме играет сперматека, в которой происходит резорбция избытка копулятивной спермы. Продукты резорбции спермиев, всасываясь в кровь, ускоряют овуляцию.

Биология размножения моллюсков с протерандрическим гермафродитизмом изучена недостаточно. Имеющаяся по этому вопросу литература немногочисленна. Наибольшего внимания заслуживают исследования Хорстмана [4] по биологии размножения обыкновенного прудовика (Lymnaea stagnalis L., 1758). В ряде работ [2, 3, 8], выполненных на других видах моллюсков, содержатся оригинальные сведения по обсуждаемому в настоящей статье вопросу, хотя вообще многие стороны биологии размножения лимнеид либо рассматриваются довольно схематично, либо данные, приводимые разными авторами, весьма противоречивы. Поэтому трудно судить определенно о роли копуляции в биологии размножения. Не достает убедительных данных о функциях отделов гермафродитной половой системы, о движении спермиев и яйцеклеток в половых протоках, слабо изучены процесс самооплодотворения и механизм смены сперматогенеза оогенезом.

Мы исследовали отдельные стороны биологии размножения лимнеид. В качестве основной модели использовали широко встречающийся в европейской части СССР вид Lymnaea atra Schranck, 1803 (группа палюстрис). Данные, полученные на основной модели, уточнялись на L. stagnalis L., 1758, L. patula Da Costa, 1778, L. peregra Müller, 1774, L. corvus Gmelin, 1791, L. transsylvanica Kim., 1884, L. ampullacea Rossmaessler, 1835.

Исследования включали лабораторные и полевые наблюдения. Особое внимание при этом уделялось поведению моллюсков перед спариванием и во время него, систематизации вариантов копуляции, движению спермиев в половых протоках после копуляции, функции сперматеки. Вскрытие моллюсков и гениталий проводили в 0,2%-ном растворе NaCl. Для уточнения возможности самооплодотворения и его биологического значения был поставлен эксперимент в лабораторных условиях. В садки помещали по одному моллюску в возрасте 8—10 дней (10 повторностей). Время появления кладок тщательно фиксировали. Из полученных кладок выводили молодь и закладывали вторую серию опытов по описанной выше методике. В качестве контроля использовали моллюсков того же вида и возраста, помещенных попарно в такие же садки (10 повторностей). Цель контрольного варианта — уточнение возможности нормального размножения и развития моллюсков в условиях лаборатории.

Активная жизнедеятельность моллюсков наступает весной при прогревании воды в водоемах до температуры выше 10°С. В середине — конце мая в условиях Смоленской области они приступают к откладке яиц. Перед этим отмечено массовое спаривание (копуляция) моллюсков. Наблюдения показали, что копуляция у лимнеид осуществляется выборочно. В биотопах, где одновременно обитали L. stagnalis, L. patula и L. atra, копулировали лишь особи одного вида. Однако и у моллюсков одного вида копуляция происходит не хаотично, а лишь между определенными особями. Наиболее активны в поиске партнера особи, выступающие в момент копуляции в качестве «самцов». Пока трудно объяснить такое поведение моллюсков при спаривании. Можно лишь предположить, что они каким-то образом улавливают состояние партнера и его готовность к копуляции. Копулирующие моллюски не всегда дифференцируются по размерам.

Всего в естественных и лабораторных условиях мы выделили 4 варианта копуляции у лимнеид.

Вариант 1. Один моллюск выступает как «самец», а второй — как «самка». Этот вариант преобладает у L. atra, L. stagnalis, L. patula, L. peregra и L. corvus.

Вариант 2. Каждый копулирующий моллюск ведет себя одновременно и как «самец», и как «самка». Данный вариант копуляции отмечен для L. atra и L. corvus (единичный случай).

Вариант 3. Копуляция осуществляется цепочкой по три моллюска. При этом один крайний моллюск выступает как «самка», другой крайний — как «самец», а средний моллюск выступает как «самец» и «самка» одновременно. Следовательно, третий вариант копуляции исчерпывает первые два варианта. Он отмечен нами для L. atra, L. corvus, L. transsylvanica и L. ampullacea, однако Хорстман [4] наблюдал его и у L. stagnalis. Вероятно, данный вариант копуляции встречается и у других видов моллюсков.

Вариант 4. Вначале один из двух моллюсков копулирует как «самец», а другой — как «самка». Затем, без сколько-нибудь заметной паузы, они меняются ролями. «Самцом» становится бывшая «самка», а бывший «самец» выступает уже как «самка».

Многообразие вариантов спаривания значительно запутывает общую картину физиологии копуляции у лимнеид. Для удобства анализа данного вопроса целесообразно первый вариант обозначить как раздельнополую копуляцию, второй вариант — как гермафродитную копуляцию. Нетрудно заметить, что четвертый вариант представляет собой видоизмененную гермафродитную копуляцию, хотя на отдельных этапах она выглядит как раздельнополая. Третий вариант является комбинацией раздельнополой и гермафродитной копуляций. Следует заметить, что подобную классификацию копуляций у лимнеид можно дать лишь по внешнему поведению моллюсков. Чрезвычайно важно знать, насколько внешнее поведение моллюсков в качестве «самцов» и «самок» соответствует их физиологическому состоянию в период копуляции. Ответ на поставленный вопрос можно получить лишь после тщательного изучения особенностей движения половых продуктов у моллюсков с искусственно прерванной копуляцией.

Основываясь на результатах вскрытия гениталий, можно дать следующую характеристику четырем вариантам копуляции.

Вариант 1. У «самца» сперма обнаружена в гермафродитной железе, семенных пузырях, простате, семепроводе, мешке пениса и препуциуме. Следовательно, сперма заполняет у «самца» протоки мужской части гениталий (рис., *А*). У «самки» сперма обнаружена в вагине, яйцеводе, сперматеке (неподвижные спермии), семенных пузырях, т. е. в протоках женской части гениталий (рис., *Б*). Эту особенность движения спермы в гениталиях после копуляции моллюсков следует

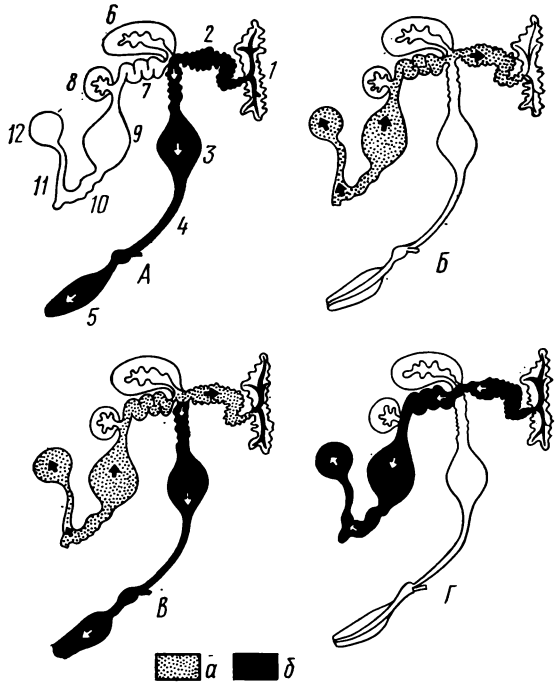
учитывать при физиологическом определении «самца» и «самки», а также при анализе различных вариантов копуляции у лимнеид. Таким образом, и по физиологическому состоянию моллюсков первый вариант следует рассматривать как раздельнополую копуляцию.

Вариант 2. Внешне каждый моллюск копулирует одновременно и как «самец», и как «самка», но по особенностям движения спермы в гениталиях после копуляции можно квалифицировать одного моллюска как «самца», а второго как «самку» (один моллюск отдавал сперму, второй принимал ее). Вероятно, во втором варианте возможна ситуация, при которой каждый моллюск может отдавать и принимать сперму, — самцовая копуляция [1].

Вариант 3. При копуляции моллюсков цепочкой, как было отмечено выше, мы наблюдаем объединение первого и второго вариантов. Анализ движения спермы в гениталиях позволяет в соответствии с физиологическим состоянием определить одного из крайних моллюсков как «самца», а другого как «самку».

У среднего моллюска сперма обнаружена и в женском, и в мужском отделах гениталий, т. е. этот моллюск отдавал собственную сперму и одновременно принимал сперму партнера (рис., *В*).

Вариант 4. У обоих моллюсков сперма обнаружена как в женском, так и в мужском отделах гениталий. Следовательно, физиологическое состояние копулирующих моллюсков в этом варианте совпадает с физиологическим состоянием среднего моллюска в третьем варианте копуляции.



Движение спермы в гениталиях при разных вариантах копуляции у лимнеид. *А, Б* — при раздельнополой копуляции (*А* — «самец», *Б* — «самка»); *В* — при гермафродитной (самцовой) копуляции; *Г* — при самооплодотворении:

1 — гермафродитная железа, *2* — семенные пузыри, *3* — простата, *4* — семепровод, *5* — копулятивный аппарат, *6* — белковая железа, *7* — извитая часть яйцевода, *8* — нидаментальная железа, *9* — грушевидное тело, *10* — яйцевод, *11* — проток сперматеки, *12* — сперматека; *а* — участки со спермой партнера, *б* — участки с собственной спермой моллюска

Анализ всех вариантов копуляции по внешнему проявлению и по движению спермы в половых протоках обнаруживает отчетливую тенденцию к переходу от раздельнополой копуляции к самцовой. Как можно было убедиться выше, в первом варианте копулируют «самец» и «самка», во втором внешне чаще наблюдается гермафродитная копуляция, а по физиологическим показателям — раздельнополая; в третьем варианте одновременно наблюдаются раздельнополая (крайние моллюски) и самцовая (средний моллюск) копуляции. В четвертом варианте отмечена самцовая копуляция, хотя на отдельных этапах она выглядит как раздельнополая.

Понять биологический смысл многообразия вариантов копуляции, их своеобразный переход от одного варианта к другому можно лишь после внимательного изучения функций некоторых отделов гениталий.

Наибольший интерес в этом отношении представляет выяснение функции сперматеки и семенных пузырей.

Сперматеке (или семеприемнику) долгое время многие авторы приписывали функцию хранения спермы партнера (копулятивной спермы). Согласно этой точке зрения, при оплодотворении используются спермии, хранящиеся в сперматеке. Однако результаты вскрытия гениталий копулировавших моллюсков (L. stagnalis, L. corvus, L. atra, L. transsylvanica) не подтвердили этого положения.

Исследуя содержимое сперматеки после копуляции моллюсков, мы отмечали постепенную гибель, а затем полную резорбцию спермиев в сперматеке. Эти наблюдения позволяют утверждать, что в сперматеке спермии не могут храниться длительное время. В связи с этим функцию сперматеки необходимо оценивать иначе. Еще Хорстман [4] заметил, что в сперматеке L. stagnalis происходит уничтожение избытка копулятивной спермы. Позднее аналогичные данные о функции сперматеки были получены для Helix pomatia [5] и некоторых планорбид [7]. Продукты резорбции копулятивной спермы всасываются в кровь и влияют на ооциты, ускоряя овуляцию [4].

По-видимому, функция сперматеки тесно связана с процессами, регулирующими женскую и мужскую половую активность. Данное предположение мы попытались проверить экспериментально на L. transsylvanica, размножавшемся в опыте самооплодотворением. Было установлено, что данный вид может размножаться самооплодотворением в первом, втором и третьем поколениях. Однако постепенно возрастает число аномалий яиц в кладках. Параллельно увеличивается и число неразвивающихся яиц. Все это позволяет считать, что самооплодотворение, хотя и имеет место у лимнеид, — явление вынужденное и нежелательное.

При самооплодотворении у L. stagnalis, по мнению Хорстмана [4], собственная сперма не проникает в сперматеку, а находится в семенных пузырях, где и происходит оплодотворение. При вскрытии гениталий самооплодотворяющихся L. transsylvanica нам, действительно, долгое время не удавалось обнаружить спермии в сперматеке. Мы несколько изменили методику поисков: моллюсков вскрывали в период интенсивной откладки ими яиц. При этом исходили из следующего предположения. В период интенсивной откладки яиц непрерывно стимулируется овуляция. Если механизм стимуляции у самооплодотворяющихся моллюсков будет таким же, как и у перекрестнооплодотворяющихся, то в сперматеке можно обнаружить спермии данной особи. Предположение оказалось правильным, и нам неоднократно удавалось обнаруживать спермии в сперматеке самооплодотворяющихся L. transsylvanica. Спермии чаще всего были либо малоподвижны, либо неподвижны вовсе. Остается неясным, каким путем проникает в сперматеку собственная сперма моллюска. Это возможно либо при автокопуляции, либо в результате движения спермы по яйцеводу. За почти двухлетний срок наблюдений за самооплодотворяющимися L. transsylvanica нам ни разу не удалось наблюдать автокопуляцию. Поэтому мы склонны считать, что у самооплодотворяющихся моллюсков собственная сперма поступает из семенных пузырей в сперматеку по яйцеводу и далее продвигается через проток сперматеки (рис., *Г*).

В семенных пузырях половозрелых моллюсков всегда находятся в большом количестве активные сперматозоиды независимо от того, копулируют данные моллюски как «самцы» или как «самки». Вероятно, здесь имеется как собственная сперма, так и сперма партнера.

Приведенные выше сведения позволяют несколько иначе трактовать данные об эндокринном контроле размножения пульмонат. Известно, что в женском размножении пульмонат важную роль играет гормон дорсальных тел, который стимулирует вителлогенез в ооцитах, а также

рост, клеточную дифференциацию и секреторную активность женских придаточных половых желез. Гормон латеральных долей стимулирует активность дорсальных тел [6]. Эндокринный контроль мужской активности изучен слабо; наиболее вероятно влияние церебрального ганглия на развитие и дифференциацию мужских половых клеток [6].

Однако предлагаемая схема эндокринного контроля за размножением пульмонат не объясняет большое многообразие и биологическое значение типов копуляции у лимнеид. Есть все основания полагать, что на работу эндокринных желез непосредственно влияют продукты резорбции копулятивной спермы в сперматеке. Всасываясь в кровь, они гуморально включают эндокринную систему моллюсков, контролирующую женскую половую активность. Как известно, продукты резорбции спермиев ускоряют овуляцию, поэтому можно предположить, что они оказывают влияние прежде всего на дорсальные тела. В случае, когда копуляция вообще исключена (одиночная изоляция), избыток собственной спермы проникает по яйцеводу в сперматеку, где резорбируется, а продукты резорбции, всасываясь в кровь, ускоряют овуляцию. Если с этих позиций рассмотреть все варианты копуляции у лимнеид, становится понятным их биологический смысл.

В онтогенезе моллюсков семейства лимнеид особи, достигшие половозрелости, выступают в качестве «самцов», так как у них в гермафродитной железе вначале идет сперматогенез. В этой возрастной группе возможна самцовая копуляция. Активная стимуляция овуляции у моллюсков при данном варианте копуляции может привести к постепенной инверсии пола. Раздельнополая копуляция возможна между моллюсками, когда у одной особи достигает своего максимального развития сперматогенез, у другой особи — оогенез. Копуляция цепочкой (третий вариант) — это наиболее полное использование партнеров, находящихся на разных физиологических уровнях. Четвертый вариант копуляции — это модификация самцовой копуляции.

Таким образом, есть все основания считать, что каждый вариант копуляции отражает определенный физиологический уровень, различный у копулирующих моллюсков, а само многообразие вариантов копуляции есть проявление своеобразного гуморального механизма, регулирующего последовательную смену сперматогенеза и оогенеза.

Литература

1. Круглов Н. Д., Березкина Г. В. К вопросу физиологии копуляции лимнеид. — В сб.: Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. Минск, 1976.
2. Baune C. J. Physiology of the pulmonate reproductive tract: location of spermatozoa in isolated, self-fertilizing succinid snails (with a discussion of pulmonate tract terminology). — Veliger, 1973, vol. 16, № 2.
3. Bondesen P. A comparative morphological-biological analisis of the egg capsules of freshwater pulmonate Gastropods. — Reprinted from «Natura Jutlandica», 1950, vol. 3.
4. Horstman H.-J. Untersuchungen zur Physiologie der Begattung und Befruchtung der Schlammschnecke Lymnaea stagnalis L. — Z. Morph. und Ökol. Tiere, 1955, Bd. 44.
5. Hryniewiecka-Szyfter Z., Redzinian E. The localization of the lysosomal enzymes in the bursa copulatrix of the snail Helix pomatia L. — Bull. Soc. Amis. Sci. et Lett. Poznan, D, 1976, № 16.
6. Joosse J. Endocrinology of molluscs. — Colloques internationaux C. IV. R. S. № 251 — Actualites sur les hormones g'invertebres. 1976.
7. Paraense W. L. The sites of cross and self-fertilization in planobrid snails. — Rev. Brasil. Biol., 1976, vol. 36, № 3.
8. Selander R. K., Kaufman D. W., Ralin R. S. Self-fertilization in the terrestrial snail Rumina decollata. — Veliger, 1974, vol. 16, № 3.

Рекомендована кафедрой зоологии Смоленского педагогического института

Поступила 25 октября 1977 г.