

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ
СЕМЕЙСТВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ HELICOIDEA

А. А. ШИЛЕЙКО

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР (Владивосток)*

В результате обзора систематических признаков, используемых при разработке системы Helicoidea с привлечением данных по внутреннему строению гениталий, установлено, что таксономия западнопалеарктических членов надсемейства (Helicidae auct.) весьма сложна, и здесь имеются представители нескольких разных таксонов ранга семейства. Вместе с тем они имеют ряд отличий от восточнопалеарктических таксонов, но эти отличия касаются не столько женского отдела гениталий, как было принято, сколько бича и пениса. Сделана попытка провести функциональный анализ организации различных отделов гениталий.

По существующим представлениям, на территории Евразии обитают представители 3 семейств Helicoidea: Helicidae, Bradybaenidae и Camaenidae. Основная масса видов 1-го из этих семейств встречается в Европе, Северной Африке, Передней Азии и на Кавказе; ареал Bradybaenidae — в основном Средняя и Восточная Азия; Camaenidae обитают в юго-восточной части Азии, а также в Центральной и Северной Америке. В соответствии с этим в дальнейшем мы будем говорить о западнопалеарктических и восточнопалеарктических группах, несмотря на то, что некоторые Helicidae auct. порой заходят далеко на восток, а один вид — Bradybaenidae [*Bradybaena fruticum* (Müller)] местами достигает атлантического побережья.

Что касается диагноза Helicoidea, то он настолько расплывчат, что по существу не содержит указаний, кроме самых общих, относительно того, какие Holopoda¹ должны включаться в его состав. Вместе с тем 2 превалирующие группы в пределах Holopoda — Helicoidea и неарктические Polygygoidea четко различаются одной постоянной особенностью: Polygygoidea, видимо, лишены стилофоров (сумок любовных стрел) и функционально связанных с ними слизистых желез (dart apparatus американских авторов), тогда как для Helicoidea характерно наличие стилофоров в числе 4, 2 или 1 и слизистых желез; нередко наблюдаемое отсутствие отдельных элементов оформления женского отдела или даже всех придатков легко оценивается как результат редукции в каждом конкретном случае.

Если руководствоваться этой характеристической чертой, таксономический и филогенетический вес которой, бесспорно, велик, то оба надсемейства обретут более конкретный облик, и в этом случае Camaenidae надо относить к Polygygoidea, что не противоречит и данным по распространению этого надсемейства (см. также Wurtz, 1955).

¹ Инфраотряд Holopoda характеризуется тем, что у его представителей перипедальные борозды плохо заметны и проходят по самому краю подошвы, в отличие от Aula-copoda, у которых эти борозды располагаются выше края подошвы и ясно выражены.

Следовательно, мы принимаем, что на территории Палеарктики надсемейство Helicoidea представлено 2 семействами, существование которых было обосновано Пилсбри (Pilsbry, 1894), который выделил из общей массы палеарктических семейств 2 группы, назвав их *Belogona Euadenia* (= *Bradybaenidae*) и *Belogona Siphonadenia* (= *Helicidae* auct.). Как видно из названий, объединяющие признаки обеих групп Пилсбри связывал с наличием в половом аппарате «вооружения» (в виде известковых стрел), а дифференцирующие — с различной формой слизистых желез.

Пилсбри был первым, кто увидел серьезную разницу в организации западных Helicoidea и разделил на этом основании семейство Helicidae на Helicellidae (= *Hygromiidae*) и Helicidae s. str. Однако в дальнейшем подавляющее число малакологов продолжали принимать прежний объем семейства Helicidae, включая сюда всех западнопалеарктических моллюсков с хеликоидной раковиной. К обсуждению этого мы вернемся.

Лихарев (1955, стр. 179—180) несколько подробнее разбирает отличия между Helicidae s. lat. и *Bradybaenidae*: «Главные различия в строении половой системы Helicidae и *Eulotidae* (= *Bradybaenidae*) заключаются в форме и положении придаточных слизистых желез матки. У *Bradybaenidae* слизистые железы имеют гроздевидную, мешковидную или булавовидную форму и тонкие, внутриячешуйчатые стенки. Они открываются либо непосредственно в мешок любовной стрелы (у основания, посредине или у вершины), ...либо в особый резервуар, который, в свою очередь, открывается в мешок любовной стрелы. ...у Helicidae слизистые железы представляют собой простые или ветвящиеся трубки с толстыми и гладкими стенками. Они впадают всегда непосредственно в матку, выше мешка любовной стрелы.

Кроме указанных особенностей половой системы обоих семейств, они до некоторой степени различаются и по другим признакам. Так, большинство Helicidae имеют хорошо развитый эпифаллус и бич, в то время как у *Eulotidae* эти органы имеют только немногие роды».

В свете фактов, полученных путем исследования полового аппарата как целого и морфофункционального анализа отдельных его элементов², появилась возможность вскрыть гетерогенную природу Helicidae в нынешнем понимании и предложить новую систему западнопалеарктических Helicoidea (Шилейко, 1972):

Семейство	Helicodontidae Hesse, 1907
»	Sphincterochilidae Zilch, 1960
»	Hygromiidae Tryon, 1866
Подсемейство	Trichiinae Zilch et Jaekel, 1962
»	Hygromiinae Tryon, 1866
»	Metafruticicolinae Schileyko, 1972
»	Monachinae Zilch, 1960
»	Ciliellinae Schileyko, 1970
»	Geomitrinae Wenz, 1923
»	Cochlicellinae Schileyko, 1972
Семейство	Helicidae Rafinesque, 1815
Подсемейство	Thebinae Wenz, 1923
»	Ariantinae Mörch, 1864
»	Helicinae Rafinesque, 1815

Отсутствие в данной классификации общепринятого подсемейства Helicellinae вызвано тем, что эта группа является полифилетической,

² Изучение внутреннего строения гениталий осуществлялось еще Вигманном (Wiegmann, 1900) и позже Гессе (Hesse, 1931, 1934 и др.) и Пилсбри (1939, 1940 и др.) либо путем поперечных сечений соответствующих органов, либо путем прямого их вскрытия. Однако на таксономических построениях этих авторов полученные факты никак не отражались или отражались неадекватно; к тому же данные такого рода носили фрагментарный характер, а их функциональный аспект оставался нерасшифрованным.

сборной, и отдельные ее таксоны отнесены нами к подсемействам *Trichii-
nae*, *Hugromiinae* и *Mopachinae* в соответствии с соображениями, изло-
женными нами в той же работе.

Не имея возможности подробно разбирать особенности всех пере-
численных выше групп, считаем целесообразным привести диагнозы
западнопалеарктических семейств.

Семейство *Helicodontinae*. Раковина прижатая, нередко
почти плоская, коричневатых тонов; скульптура представлена попере-
чной ребристостью, исчерченностью или бугорками: нередко на раковине
имеются волоски. Пупок обычно широкий, перспективный. Последний
оборот часто угловатый или с килем. Обороты узкие, плотно навитые,
шов глубокий. Устье треугольное, ромбическое или полулунное; края
устья не лежат в одной плоскости, край устья отвернут. На базальном и
палатальном краях нередко бывают зубы, располагающиеся в устье, не-
сколько отступя от края; в других случаях они имеют вид вздутий на
губе. Бич, как правило, отсутствует. Половой ретрактор крепится обы-
чно терминально. Внутри пениса могут находиться различные образова-
ния, но папилла пениса либо отсутствует, либо она примитивная, незам-
кнутая, занимает незначительную часть полости пениса. Слизистые же-
лезы, если они есть, имеют рыхлые стенки, обычно образуют ряд сомкну-
тых колец. Стилофор либо отсутствует, либо он один.

Семейство *Sphincterochilidae*. Раковина кубаревидная,
белая; скульптура представлена более или менее грубой и неправиль-
ной поперечной морщинистостью. Волоски на раковине всегда отсутст-
вуют. Пупок или полностью закрыт отворотом колумеллярного края
устья или от него остается только щель. Обороты уплощены, шов очень
мелкий. Последний оборот резко опущен, устье косое, край его утолщен;
зубы отсутствуют. Раковина относительно очень массивная. Папилла
пениса отсутствует, имеется слепой вырост чехла пениса. Бич хорошо
развит. В нижней части вагины имеется небольшой придаток, в который
впадает тонкий проток мешковидной слизистой железой с ячеистыми
стенками. Имеется дивертикул протока семеприемника.

Семейство *Hugromiidae*. Раковина маленькая или средней ве-
личины; дифференциальный конхологический диагноз составить невоз-
можно. Имеется бич, который иногда бывает рудиментарным. Папилла
пениса первично всегда присутствует; семяпроводящий канал обычно
замкнут, но изредка представлен открытой бороздой. Стилофоры различ-
ной формы в числе 1, 2 или 4 или отсутствуют. Слизистые железы впада-
ют в вагину (кроме *Cochlicellinae*, у которых они впадают на вершине
вагинального придатка). Слизистые железы никогда не сливаются
в компактную гроздь. Дивертикул протока семеприемника отсут-
ствует.

Семейство *Helicidae*. Раковина средней величины или круп-
ная; дифференциальный конхологический диагноз составить невозмож-
но. Бич обычно длинный, иногда спирально закручен, изредка бич руди-
ментарный. Папилла пениса всегда имеется; наблюдается тенденция
к образованию 2-й папиллы, расположенной более проксимально от-
носительно 1-й. Семяпроводящий канал всегда замкнут. Стилофор всегда
хорошо развит, один. Слизистых желез 1 пара, неразветвленных или
образующих многоветвистый куст, с многочисленными промежуточными
вариантами. Слизистые железы впадают в вагину. Дивертикул протока
семеприемника первично имеется, обычно хорошо развит, изредка руди-
ментарный.

Имея в виду приведенные диагнозы, а также диагнозы остальных *Hel-
licoidea*, рассмотрим в отдельности основные операционные признаки, ис-
пользуемые для характеристики различных групп надсемейства. Основ-
ное внимание мы уделяем палеарктическим группам, но для сравнения
привлекаем материалы по неарктическим *Helminthoglyptidae*.

СЛИЗИСТЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

(рис. 1, 1—38)

Как видно из сравнения поперечных срезов через слизистые железы нескольких видов западных групп (Шилейко, 1971б), у них сильно варьирует толщина соединительнотканного слоя и эпителия; железистый эпи-

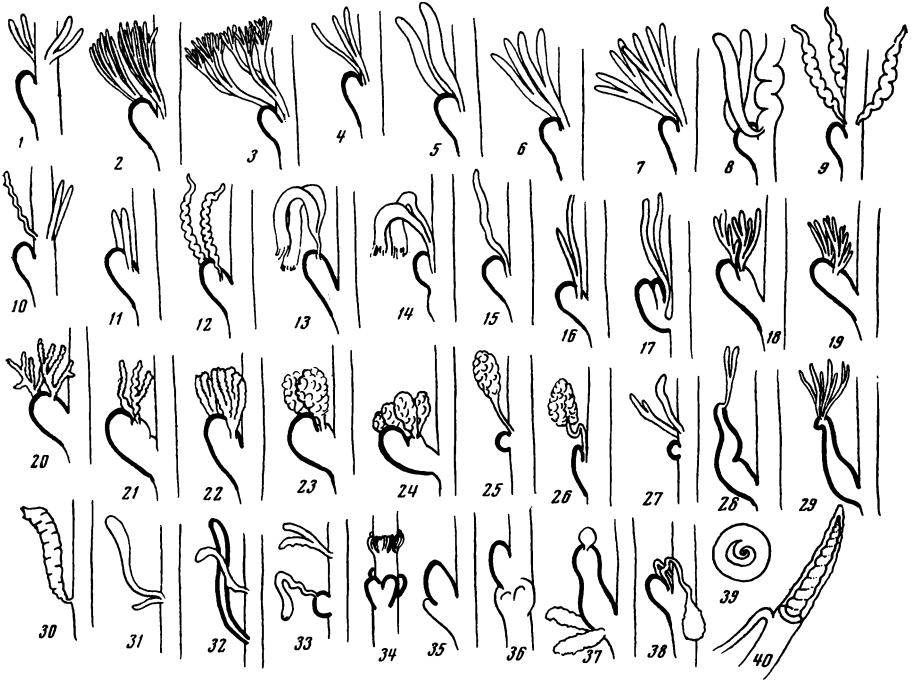


Рис. 1. Схематическое изображение основных вариантов внешней морфологии дистальных участков женского отдела гениталий (1—38) и строения бича (39—40) в разных группах Helicoidea

1 — *Monachoides* (Hygromiinae); 2 — *Helix* (Helicinae); 3 — *Eremina* (Helicinae); 4 — *Levantina* (Helicinae); 5 — *Ariantia* (Ariantinae); 6 — *Faustina* (Ariantinae); 7 — *Cepaea* (Helicinae); 8 — *Theba* (Thebinae); 9 — *Oestophora* (Helicodontidae); 10 — *Perforatella dibothrion* (Hygromiinae); 11 — *Mastigeulota* (Bradybaenidae); 12 — *Buliminopsis hirsuta* (Bradybaenidae); 13, 14 — *Helminthoglypta* (Helminthoglyptinae); 15 — *Monadenia* (Helminthoglyptinae); 16, 17 — *Trissexodon* (Helicodontidae); 18 — *Euhadra strauchiana* (Bradybaenidae); 19 — *E. eris*; 20 — *Plectotropis submissa* (Bradybaenidae); 21 — *P. gottschei*; 22 — *Bradybaena przewalskii* (Bradybaenidae); 23 — *Coccolypta* (Bradybaenidae); 24 — *Bradybaena fruticum* (Bradybaenidae); 25 — *Helicostyla companula* (Bradybaenidae?); 26 — *Sphincterochila* (Sphincterochilidae); 27 — *Discula* (Geomitrinae); 28—29 — *Cochlicella* (Cochlicellinae); 30 — *Lindholmia corcyrensis* (Helicodontidae); 31 — *Helicodonta obvoluta* (Helicodontidae); 32 — *H. angigyrta*; 33 — *Caracollina lenticula* (Helicodontidae); 34 — *Humboldtiana* (Humboldtianinae); 35 — *Nesiohelix* (Bradybaenidae); 36 — *Cathaica janulus* (Bradybaenidae); 37 — *Cepolis* (Cepollinae); 38 — *Micrarionta* (Helminthoglyptinae); 39 — поперечное сечение бича западнопалеарктических Helicoidea; 40 — продольный разрез бича восточнопалеарктических Helicoidea. Стилофоры обведены жирной чертой. По Habe, Hesse, Mandahl-Barth, Pilsbry, Thiele, Wiegmann и собственным данным

телий также резко различается по форме, положению ядер и степени обособленности клеток. Далее, не у всех представителей западных групп эти железы имеют гладкие стенки и цилиндрическую форму (рис. 1, 1): 1 из 3 слизистых желез *Perforatella dibothrion* гофрирована (рис. 1, 10); все 3 железы гофрированы у некоторых Helicodontidae (рис. 1, 9 и 1, 30). Почти такой же внешний вид имеют железы у *Buliminopsis hirsuta* (рис. 1, 12), относящегося к восточнопалеарктическим Bradybaenidae. С другой стороны, слизистые железы таких Bradybaenidae, как *Euhadra*, *Mastigeulota* (рис. 1, 18—19) «хелицидного» облика, т. е. имеют плотные стенки и не гофрированы. В пределах Bradybaenidae намечается определенная тенденция в трансформации внешнего вида слизистых желез: простые трубчатые железы (рис. 1, 11) — ветвящиеся трубчатые железы (рис. 1, 18—19) — гофрированные железы (рис. 1, 20—21) — слияние

(точнее, тесное прилегание) ветвей гофрированных желез и образование грозди (рис. 1, 22); наконец, процесс слияния приводит к формированию единого мешка с ячеистыми стенками (рис. 1, 23—25). Показателен случай довольно полного сходства в строении единственной в обоих случаях слизистой железы между восточными *Helicostylinae* (рис. 1, 25) и западными *Sphincterochilidae* (рис. 1, 26). У *Helicidae* s. str. первично имеется 1 пара мощных неразветвленных слизистых желез (рис. 1, 5); доминирующая тенденция в эволюционном развитии этих органов заключается в последовательном расщеплении их на ветви 2-го и следующих порядков. Заключительный этап этого процесса — образование многоветвистого куста (рис. 1, 5—7, 3, 2). Несомненно, эта тенденция связана с необходимостью увеличения секретирующей поверхности желез. У *Theba pisana* — ксерофильного вида, обладающего неразветвленными железами, увеличение секретирующей поверхности достигается за счет формирования внутри железы высоких продольных валиков.

Что касается слабо разветвленных желез у некоторых высокоспециализированных *Helicidae*, как, например, *Levantina* (рис. 1, 4), то это, вероятно, результат вторичного упрощения.

Наконец, не так уж редки случаи отсутствия слизистых желез как у восточных, так и у западных *Helicoidea*.

Обращает на себя внимание единственный в своем роде вариант, наблюдаемый у *Caracollina lenticula* (рис. 1, 33): здесь одна железа располагается на вершине стилофора, а другая, парная — на матке, выше стилофора. Учитывая, что это один из древних представителей надсемейства, надо помнить, что слизистые железы могли возникать независимо, располагаясь то на стилофоре, то выше его (т. е. на матке), то ниже его (т. е. на вагине — ср. рис. 1, 33 и 1, 37).

Кратко рассмотрим основные варианты строения слизистых желез неарктических *Helicoidea*. Для большинства групп здесь характерна высокая степень специализации желез, что согласуется с представлениями об относительной древности американских групп сравнительно с европейскими (Walden, 1963), хотя этот вопрос не так прост и заслуживает обсуждения, которое, однако, выходит за рамки данной статьи. У *Humboldtianinae*, обитающих в южной части Северной Америки, многодольчатые слизистые железы спаяны со стенкой матки, а протоки их проходят в толще стенок матки (рис. 1, 34). Резко обособленный тип строения желез наблюдается у живущих к западу от Скалистых гор *Micragionta*: они имеют рыхлые стенки и плотно прилегают к вагине, клоаке или пенису (рис. 1, 38). *Sepoliinae*, ареал которых охватывает Флориду, Большие Антильские и Багамские о-ва, обладают 2 типами желез: непарная железа — почти терминально на стилофоре, а парная, с ячеистыми стенками, впадает в нижнюю часть вагины (рис. 1, 37). От нижней части Калифорнии до юго-западного Орегона западнее Сьерра-Невада встречаются многочисленные виды рода *Helminthoglypta*, у которых парная слизистая железа единым тонким протоком впадает в стилофор; показательно, что место впадения железы непостоянно от вида к виду (ср. рис. 1, 13 и 14). Концевые части этой железы посредством соединительнотканной перепонки связаны с клоакой и вагиной. Наконец, у видов рода *Monadenia*, ареал которого тянется вдоль тихоокеанского побережья от Аляски до юга Калифорнии, единственная слизистая железа имеет «хелицидный» облик и впадает между стилофором и маткой (рис. 1, 15).

Рассмотрим теперь топографию слизистых желез. Тот случай, когда железы впадают в дополнительный мешок, является, по-видимому, прерогативой брадибенид. При отсутствии же такового в данном случае представляют интерес те варианты, когда слизистые железы впадают в базальную часть стилофора (например, *Mastigeulota* — рис. 1, 11). Нетрудно видеть, что этот вариант существенно не отличается от тех за-

падных групп, у которых железы впадают в матку непосредственно у основания стилофоров. Вместе с тем у европейских *Trissexodon* (рис. 1, 16, 17) слизистые железы впадают в основание стилофоров (Gittenberger, 1968), а у восточноазиатских *Helicostyla* — выше стилофора. Еще более показательны в этом отношении *Cochlicellinae*, распространенные в Средиземноморье, у которых слизистые железы открываются на вершине придатков (рис. 1, 28—29), рассматриваемых обычно как гомологи стилофоров. Хотя такая гомология выглядит правдоподобной (правда, доказана она никем не была), положение слизистых желез, наравне с некоторыми другими признаками, ставит эту группу особняком. Вместе с тем принадлежность *Cochlicellinae* к *Hugromiidae* не вызывает сомнений, и во всяком случае об отнесении этой группы к *Bradybaenidae* не может быть речи.

Из представленных фактов очевидно, что, используя в таксономических целях такой признак, как положение слизистых желез, можно лишь указывать на преимущественный, характерный, наиболее часто встречаемый вариант в пределах отдельных групп *Helicoidea*, но диагностическая ценность этого признака ограничена рангом рода — группы родов. То же касается и формы слизистых желез.

СТИЛОФОРЫ

Гомология стилофоров и связанных с ними дополнительных мешков — вопрос чрезвычайно сложный и разрешить его в настоящее время вряд ли возможно. В порядке обсуждения можно поставить ряд более частных вопросов. 1. Гомологичен ли дополнительный мешок брадибенид, в который впадают слизистые железы, внутреннему рудиментарному стилофору многих *Hugromiidae*? 2. Во всех ли случаях (а таких случаев достаточно много) придатки, располагающиеся на дистальной части женского отдела, есть рудименты стилофоров, как это обычно принимается? 3. Гомологичны ли стилофоры американских *Humboldtianinae* таковым остальным *Helicoidea*?

Думается, что на 1-й вопрос можно ответить утвердительно. В самом деле: по существу, нет никаких доказательств против такого предположения. В пользу этого предположения говорят 3 обстоятельства. 1. У некоторых хеликодонтид — наиболее, по-видимому, древних среди западных групп, — слизистые железы, как отмечалось выше (рис. 1, 16—17), впадают непосредственно в пустой рудиментарный стилофор, расположенный между функционирующим стилофором и маткой. 2. Отсутствие принципиальных различий между слизистыми железами восточных и западных групп, если рассматривать их по возможности полно. 3. Думается, не случайно наиболее далеко зашедшие на восток представители западных таксонов принадлежат именно к *Hugromiinae* и обладают рудиментарным внутренним стилофором. Ясно, что нельзя рецентных брадибенид выводит из рецентных же гигромиин, но вероятным выглядит предположение, что стилофоры как структурный элемент гениталий возникли достаточно давно, и один из возможных путей их редукции — полное исчезновение на стороне, обращенной к penisу, и олигомеризация на противоположной стороне матки, причем промежуточный этап дал возможность в некоторых группах использовать дополнительный стилофор для выполнения другой функции — служить резервуаром для накопления секрета слизистых желез. Существенно также, что надкляпочный пузырь, имеющийся у многих брадибенид, очень редко встречается у западных групп, и все случаи его присутствия здесь касаются именно *Hugromiinae* (Шилейко, 1970).

Наименее доказательны рассуждения в отношении 2-го вопроса. Здесь необходимо детально знать морфологию придатков женского отдела у подавляющего большинства (если не у всех) западных групп и

располагать сведениями по их гистологическому строению. Примером успешного применения данных такого рода может служить цель доказательств, приводящих к выводу, что единственный слепой придаток *Monacha* — дериват одного из верхней пары стиллофоров древних *Trichiinae*. Рассуждения сводятся к следующему. Наиболее примитивные из современных *Monachinae* — некоторые азиатские «*Euomphalia*» — имеют при основании каждого из двух слепых придатков небольшие вздутия с протоками внутри; эти вздутия располагаются в нижней части придатков. Наличие такого строения невозможно истолковать иначе, как довод в пользу их филогенетической связи с *Trichiinae* — единственной группой, у членов которой имеется 4 стиллофора. Следовательно, древние *Trichiinae*, обладавшие 4 функционировавшими стиллофорами, реализовали 2 филогенетические линии: это рецентные *Trichiinae* с рудиментарной верхней парой стиллофоров и некоторые из современных азиатских «*Euomphalia*» с видоизмененными верхними парами и рудиментарной нижней парой стиллофоров. У настоящих европейско-кавказских *Euomphalia* присутствует только пара придатков, гомологичная таким образом, верхней паре стиллофоров трихиин. В то же время единственный вагинальный придаток *Monacha* внешне чрезвычайно напоминает придатки некоторых видов *Euomphalia*; гистологическое исследование показало высокую степень сходства тканевых структур. В результате сейчас можно достаточно уверенно говорить о гомологии стиллофоров *Trichiinae* и вагинальных придатков *Monachiinae*.

К сожалению, когда речь заходит о придатках женского отдела у *Cochlicellinae*, *Sphincterochilidae* и особенно у *Helicodontidae*, мы можем лишь условно гомологизировать эти придатки со стиллофорами на том основании, что в пределах *Helicoidea* существует генетически детерминированная склонность к образованию традиционного комплекса *dart apparatus* и что этот комплекс, в свою очередь, способен к редукции или значительной трансформации.

Что касается 3-го вопроса, т. е. гомологии стиллофоров *Humboldtiana* и остальных *Helicoidea*, то трудно себе представить такую гомологию. Ориентируясь на то, что наблюдается у *Trichiinae*, надо заключить, что стиллофоры закладывались попарно 2 горизонтальными рядами — 2 верхних и 2 нижних и располагались вместе с тем симметрично относительно матки — 2 справа и 2 слева. У *Humboldtiana* стиллофоры располагаются венцом. Трудно себе представить, каким образом из 1-го варианта мог развиться 2-й (или наоборот); дело усугубляется чрезвычайным своеобразием слизистых желез и характером их связи со стиллофорами (см. выше). Возможно, в данном случае имеет место независимое возникновение сходных функционально структур, которые поэтому имеют некоторое морфологическое сходство. В результате надо предполагать значительную изолированность *Humboldtianinae* от прочих *Helicoidea*.

ПЕНИС, ЭПИФАЛЛУС, БИЧ

Мужской отдел, как считается, различается у западных и восточных групп лишь одним признаком, да и то непостоянным: у первых имеется бич, тогда как у вторых он большей частью отсутствует. Однако теперь можно констатировать, что в данном случае дело не столько в том, есть бич или нет, сколько в том, какой бич и каков «знак» его филогенетического развития в обоих случаях. У западных групп наличие бича — явление первичное и его отсутствие (которое, кстати, никогда не бывает полным) связано с редукцией в ряде случаев независимо (*Eremina*, *Theba*, *Cochlicella*). Примитивное, изначальное состояние у брадибенид есть отсутствие бича, и лишь в немногих родах возникает бич независимо от западных *Helicoidea*. Надежным доказательством того, что гомологизировать эти придатки не приходится, является их строение. У всех

видов, принадлежащих к западнопалеарктическим группам, бич на разрезе дает характерную картину (рис. 1, 39): имеется 1 очень высокая продольная складка, свернутая вдоль, которая на разрезе выглядит спиралью. Внутри бича формируется «хвост» сперматофора, и очертания полости бича на разрезе совершенно точно соответствуют очертаниям поперечного сечения хвостовой части сперматофора. Имеется единственное исключение — *Ciliella ciliata* с мешковидным бичом.

У восточных таксонов дело обстоит совершенно иным образом. В тех случаях, когда бич имеется, он в той или иной степени вздут, обладает обширной полостью, по стенкам которой проходит спиральное утолщение (рис. 1, 40). Здесь целиком формируется сперматофор, располагаясь в свернутом виде. Обычно внутренняя структура бича видна даже без вскрытия (Habe, 1963).

С мужским отделом связан 1 из наиболее важных признаков, разграничивающих обсуждаемые семейства: степень выраженности, внешний вид, внутреннее строение и характер функционирования папиллы пениса. Необходимо отметить особую важность этого органа для таксономии, которая определяется его свойствами как одного из важных изолирующих механизмов; нередко близкие виды различаются формой пениальной папиллы (большой неарктический род *Sonogella* включает около 60 видов, различающихся преимущественно формой пениальной папиллы). Далее, строение папиллы часто дает убедительные морфологические ряды (*Trichiinae*), тогда как другие признаки могут не обнаруживать направленных эволюционных тенденций.

Папилла пениса присутствует и обнаруживает безграничную пластичность в пределах западных таксонов. Что касается восточных групп, то здесь в подавляющем числе случаев папилла отсутствует. В тех же случаях, когда она имеется, можно уверенно говорить о формировании этого органа в пределах *Bradybaenidae* и независимо происхождения ее можно считать доказанным. У западнопалеарктических групп папилла пениса первоначально представляет собой кольцевой вырост «дна» пениального чехла вокруг отверстия эпифаллуса (рис. 2, А, Б). Иногда прослеживается последовательное формирование замкнутой папиллы от незамкнутой, т. е. формирование семяпроводящего канала из семяпроводящей борозды (филетический ряд *Metafruticicolinae* от видов, живущих на Крите, к закавказским видам). Благодаря интенсивному развитию кольцевых полостей как в стенках папиллы, так и в стенках пениального чехла форма папиллы пениса (рис. 2, Б) у некоторых *Mopashinae* и *Metafruticicolinae* может изменяться в зависимости от функционального состояния вплоть до полного исчезновения.

У *Helicinae* дело заходит еще дальше: дистальная часть эпифаллуса расширяется, и в глубине этого расширения закладывается 2-я папилла (рис. 2, В); таким образом, дистальная часть эпифаллуса представляет собой камеру, которая может замыкаться с обоих концов и служит местом формирования комка из длинного нитевидного сперматофора.

В тех редких случаях, когда у предшественителя *Bradybaenidae* имеется папилла пениса, она возникает при энергичном погружении эпифаллуса или, в случае отсутствия такового, семяпровода, в полость пениса (рис. 2, Г), т. е. совершенно иным путем, чем у западных форм. Следовательно, как и в случае бича, можно считать независимым возникновение папиллы у восточных и западных групп.

В этой связи интересно обратить внимание на гениталии своеобразного китайского вида *Plectopylis fimbriosa*, лишённого придатков женского отдела (рис. 3). У этого вида бич, характерный для брадибенид, достигает высокой степени специализации и морфологической выраженности. Отросток при основании семеприемника обладает внутренней структурой, свидетельствующей, что именно туда поступает сперматофор. Папилла пениса первично соответствует тому, что отмечено для

Bradybaenidae (см. выше), но здесь наблюдается следующий этап специализации: перемещения эпифаллуса в аксиальном направлении по отношению к пениальному чехлу ограничиваются многочисленными фиксирующими тяжами; внешний вид папиллы также обнаруживает черты



Рис. 2. Схема строения пениса, характерного для западнопалеарктических (А, Б, В) и восточнопалеарктических (Г) групп

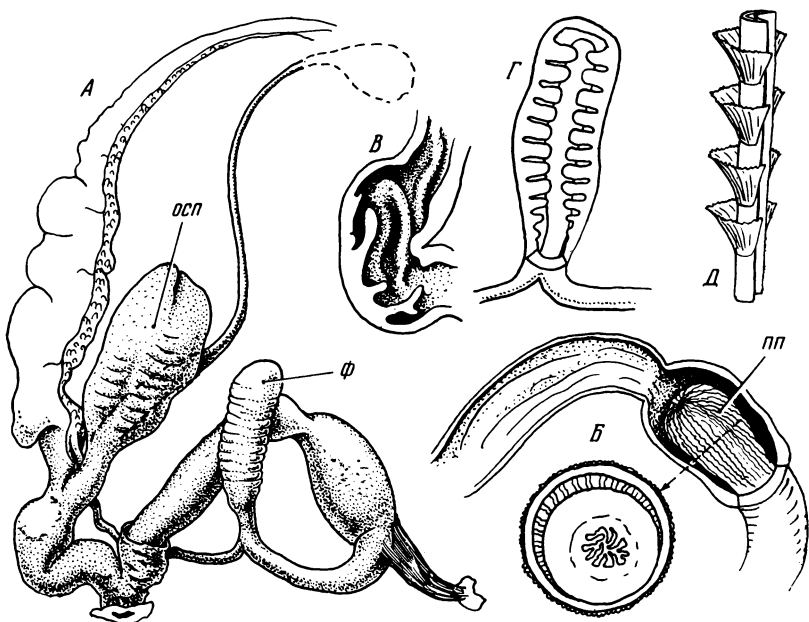


Рис. 3. *Plectopylis fimbriosa* (Mart.) из Китая, Юньнань, лес гималайского типа, 10 мая 1955 г., сбор В. Попова, определение наше

А — внешний вид полового аппарата; Б — пенис, вскрыт; В — матка, вскрыта; Г — продольный разрез бича; Д — фрагмент сперматофора, извлеченный из полости бича; *осп* — мешковидный отросток при основании протока семеприемника, *лл* — папилла пениса, *ф* — бич (флагеллум)

усложнения, в частности, наличие многочисленных продольных борозд связано с необходимостью резко увеличить диаметр папиллы в момент прохождения сперматофора, имеющего очень сложную форму (рис. 3, Д).

У неарктических *Helicoidea* папилла развита, как правило, хорошо и обнаруживает большое сходство с европейскими группами.

Наиболее широко распространенный вариант строения семеприемника у палеарктических Helicoidea — более или менее длинный проток, заканчивающийся обособленным в разной степени резервуаром. Наиболее простой формой резервуара надо считать мешковидную, т. е. такую, которая в значительной степени может изменяться в зависимости от степени наполнения (кавказские представители Metafruticolinae, род Kokotschashvilia из Trichiinae, кавказские представители Metafruticolinae). Вместе с тем в данном случае простая форма — не значит примитивная, т. е. близкая к предковому состоянию, поскольку в обоих приведенных примерах мешковидная форма резервуара — результат определенных частных адаптаций. В общем все разнообразие форм резервуара сводится к трем: шаровидным, овальным или молотообразным. Особняком стоит крайне своеобразный резервуар Cochlicellinae.

В пределах восточных групп не известно ни одного случая, чтобы проток семеприемника имел дивертикул (отросток), если не считать таковым придаток при основании семеприемника, который имеется у Plectorylis и близких видов. Что касается западных групп, то наличие дивертикула семеприемника традиционно считается диагностической чертой Helicidae s. str. Функциональный анализ вариантов строения семеприемника поможет раскрытию филогенетической сущности и таксономического веса этого признака. Вскрывая Levantina djulfensis, мы обнаружили внутри дивертикула семеприемника передний конец сперматофора (впоследствии мы не раз находили подобную картину у других хелицин); т. е. сперматофор при спаривании направляется вначале в дивертикул, а затем его «хвост» заворачивается вверх к резервуару. Пилсбри (1939) отмечает аналогичный факт в отношении Helminthoglypta, у которых семеприемник очень сходен с семеприемником хелицин. Подобные наблюдения позволяют объяснить постоянное наличие длинного бича у всех видов с длинным дивертикулом. Однако обратная закономерность выражена несравненно менее четко: далеко не у всех видов с длинным бичом хорошо развит дивертикул семеприемника. В большинстве подобных случаев сперматофор подается не сплошной лентой, но вначале сворачивается в комок внутри дистальной части эпифаллуса (как, например, у Serpaea), и затем этот комок целиком попадает в семеприемник. В таком случае необходимость в дивертикуле отпадает, и он редуцируется.

В случае высокой специализации дивертикула семеприемника, что особенно ярко выражено у Ariantinae (Knipper, 1939; Шилейко, 1971a) он резко превышает диаметр протока семеприемника и связан с яйцеводом многочисленными тяжами, в состав которых входят кровеносные сосуды. Такая тесная связь заставляет подозревать наличие определенного взаимного гормонального контроля между процессами женского цикла данной особи и состоянием спермы партнера, находящейся в семеприемнике. Вообще же надо заметить, что диаметр дивертикула практически всегда превышает диаметр протока у всех Helicoidea, что легко объяснимо приведенными выше фактами.

У остальных европейских групп намечается в общем та же корреляция между длиной бича и длиной протока семеприемника, хотя эта зависимость ясно проявляется далеко не всегда из-за способности сперматофора скручиваться, и длинный сперматофор, таким образом, способен поместиться в значительно более коротком семеприемнике.

Для брадибенид в целом характерен умеренно длинный конический прямой проток семеприемника вытянутый вдоль спермовидукта. Лишь как исключение наблюдается резкое увеличение протока семеприемни-

ка, который в таком случае многократно и резко извит, что наблюдается у *Coscoglypta pinchoiana* (рис. 4)³.

Особенности строения и функционирования мужского отдела обеспечивают разницу между западными и восточными группами по такому признаку, как форма и размер полового отверстия: у первых половое

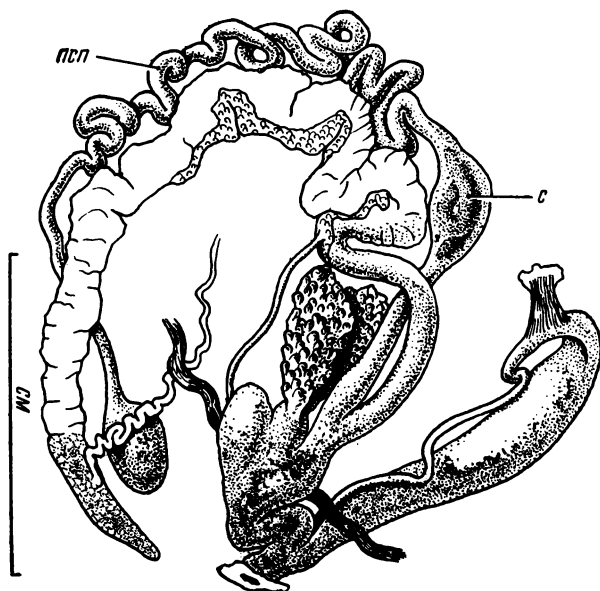


Рис. 4. *Coscoglypta pinchoiana* (Heude) из Китая, Сычуань, Омэйшань, влажный субтропический лес, 22 июня 1955 г., сбор В. Попова, определение И. М. Лихарева; внешний вид полового аппарата

псп — проток семеприемника; с — сперматофор в основании протока семеприемника, просвечивающий сквозь стенки протока

отверстие небольшое и округлое, у вторых оно имеет вид широкой поперечной щели. В этом отношении неарктические *Helicoidea* больше напоминают западнопалеарктические группы, нежели восточнопалеарктические.

РЕТРАКТОР ПРАВОГО ОММАТОЗОРА

Вопрос о том, как с таксономической точки зрения следует толковать отсутствие или наличие перехлеста ретрактора правого омматофора с половым ретрактором, достаточно подробно разобран нами в уже упоминавшейся работе (Шилейко, 1972). Суть дела заключается в следующем. В том случае, когда оба ретрактора находятся в состоянии перехлеста, ретрактор правого омматофора проходит между penisом и вагиной. При совокуплении оба партнера находятся в таком положении, что тела их сильно высовываются из раковин. При попытке втянуться ретрактор правого омматофора, сокращаясь, пережимает penis в дистальной части, механически прекращая совокупление. Если же перехлест ретракторов отсутствует, моллюски могут продолжать совокупление, почти целиком прикрывшись раковинами. Выгоды утери перехлеста ретракторов при обитании в достаточно ксеротермных условиях очевидны. Поэтому в разных родах *Hugromiidae* утеря перехлеста имела место независимо и неоднократно, тем более, что в пределах названной группы имеются явные предпосылки к этому; в добавление к фактам, представленным в работе 1972 г., отметим, что нами была вскрыта особь *Helicella*

³ До сего времени анатомия рода *Coscoglypta* исследована не была.

sandicans из Венгрии (сбор Д. А. Сахарова), у которой ретрактор правого омматофора проходил между penisом и вагиной, хотя образовывал перехлест с половым ретрактором, как это обычно наблюдается у *Hes-seola*.

Имеется еще 1 группа, значительно изолированная от *Hugromiidae*, но характеризующаяся также отсутствием перехлеста ретракторов — *Sphincterochilidae*. Чрезвычайно показательно, что виды этого семейства — ярко выраженные ксерофилы, заселяющие подчас пустынные ландшафты.

В остальных группах *Helicoidea* адаптации к аридным условиям не затрагивают топографию ретрактора правого омматофора, касаясь других признаков, в том числе и физиологических.

РАКОВИНА

Бесчисленные факты, касающиеся всех групп моллюсков с «хеликоидным» типом раковины, убеждают в том, что всякие попытки разработать их систему на уровне выше рода преимущественно на конхологической основе должны быть решительно оставлены. Примеры многочисленных случаев конхологической конвергенции уже приводились (Шилейко, 1971), можно лишь добавить, что в пределах *Helicoidea* наблюдаются такие конхологические типы, которые, не зная их анатомии, никоим образом к данному семейству не отнесешь (*Cochlicella* — *Hugromiidae*, *Cylindrus* — *Helicidae*, *Buliminopsis* — *Bradybaenidae*).

Поэтому здесь мы хотели бы наметить лишь основные варианты, представляющие собой пути адаптивной изменчивости конхологических признаков; эти варианты рассматриваются нами как жизненные конхологические формы определенных типов биотопов. Надо оговориться, что, помимо явно адаптивной изменчивости, раковины многих видов порою несут яркие черты, возникновение которых трудно объяснить иначе, чем высокой степенью неопределенной изменчивости, высокой пластичностью раковин анцестральных форм, из многообразия которых отбором было выделено и закреплено несколько наиболее перспективных линий и ряд форм, «застывших» в эволюционном развитии. Как пример не раз возникшего признака можно привести устьевые зубы, наблюдающиеся (чаще у наиболее примитивных форм) у некоторых видов *Trichiinae*, *Hugromiinae*, *Ariantinae*, *Monachiinae*, *Helicodontidae*. Устьевые зубы у *Bradybaenidae* встречаются лишь в виде редкого исключения (некоторые *Leocathaica* и редкие *Buliminopsis*). Неарктические группы надсемейства устьевых зубов никогда не имеют.

Для надсемейства в целом характерна дексиотропная раковина. Изредка появляются сообщения о находках левозавитых особей отдельных видов. В этом отношении *Bradybaenidae* составляют исключение: во-первых, не так уж мало левозавитых видов (*Mollendorff*, 1899), особенно в Центральной Азии, где находится важный очаг формирования этого семейства. Во-вторых, к этой группе принадлежит *Bradybaena lantzi*, одни популяции которой имеют дексиотропную раковину, а другие — леотропную, причем наличие обоих типов популяций поддерживается отбором.

Приступая к рассмотрению адаптивных конхологических форм, надо сказать, что отмечаемые здесь закономерности выражают лишь некие тенденции, и, констатируя это обстоятельство, мы не склонны абсолютизировать эти закономерности. Так, известно, что у многих скаложилов и обитателей каменистых осыпей раковина независимо приобретает линзовидную форму, часто с резко выраженным нитевидным килем (*Helicigona lapicida* — *Ariantinae*; *Caucasigena armeniaca* и *C. rengarteni* — *Trichiinae*; *Jasonella* и многие *Trochoidea* — *Monachiinae*; некоторые *Oestophora* и *Lindholmiola lens* — *Helicodontidae*; *Iberus* — *Helicinae*;

Platypetanus, многие *Plectotropis*, *Bradybaena* из группы *B. plectotropis* и другие из *Bradybaenidae*; некоторые *Monadenia* — *Helminthoglyptidae*; некоторые *Oreohelicidae* и т. д.). Однако линзовидная раковина имеется и у *Drobacia banatica* из ариантин, обитающего в лесу.

Исходным конхологическим типом в пределах, по меньшей мере, палеарктических *Helicoidea* является раковина большинства лесных европейских групп: это средних размеров раковина роговой в общем окраски разной интенсивности, с умеренно возвышающимся завитком, со светлой размытой полосой на периферии, часто с волосками.

Наиболее примитивные среднеазиатские виды европейского происхождения, такие, как *Leucozonella rubens* из *Trichiinae*, например, в значительной степени сохраняют и могут даже еще более усиливать этот тип окраски: у многих особей *Caucasigena gengarteni* наблюдается отдельные редкие волоски. Обитатели степных пространств Средиземноморья — виды рода *Xerotricha* — сохранили волоски на раковине, что связано с их небольшим размером и жизнью в основном под камнями и среди растительной трухи в припочвенном слое. У некоторых ксерофилов, раковина которых во взрослом состоянии лишена волосков, молодь имеет опушенную раковину (Chatfield, 1968).

Дериватом описанной жизненной формы лесных обитателей является широко известный конхологический тип жителей аридных пространств — это небольших или средних размеров раковина светлой окраски, плотная, сильно кальцинированная, с пупком; рисунок образован несколькими спиральными коричневыми полосами, число, ширина и интенсивность окраски которых обычно колеблется между конспецифичными популяциями.

Все сказанное в полной мере распространяется и на *Bradybaenidae*.

Спиральная скульптура гораздо шире распространена среди представителей восточных групп, но нередки случаи, когда представители групп западного происхождения имеют на раковине спиральные линии; особенно часто этот тип скульптуры наблюдается у кавказских видов из различных подсемейств. Усиление поперечной скульптуры вплоть до образования резких ребер наблюдается почти во всех таксонах *Helicoidea* и касается тех представителей, которые особенно тесно связаны с кальцинированными почвами. Равномерное утолщение раковин, в результате чего ее вес достигает относительно очень большой величины (Yomtov, 1971), представляется явлением более редким (*Sphincterochilidae*, некоторые формы отдельных видов *Micrarionta* из *Helminthoglyptidae*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев изложенный фактический материал и проведя сравнительное его изучение, мы можем судить об основных эволюционных тенденциях внутри палеарктических таксонов надсемейства. Своеобразие заключается в определенных «встречных» течениях между западными и восточными группами: например, если у первых наблюдается независимая тенденция во многих группах к редукции бича, то у вторых, напротив, бич возникает и развивается; в меньшей степени это касается и признаков, связанных с внутренним строением пениса. Далее, надо отметить совершенно разный характер таксономической структуры трех пространственных группировок *Helicoidea*: для американских таксонов характерно наличие больших родов при малом числе монотипических таксонов; наибольшее количество монотипических групп имеется в западнопалеарктической группировке; восточнопалеарктические группы занимают, по-видимому, промежуточное положение, хотя надо иметь в виду, что изучены они значительно хуже. Эти обстоятельства стоят в прямой и непосредственной связи с большой раздробленностью горных массивов Европы (подробное обсуждение см. Walden, 1963); правда, нам пред-

ставляется, что однозначное объяснение различной таксономической структуры неприемлемо, и геоморфологические особенности районов, занятых ареалами соответствующих групп, не могут всесторонне объяснить многочисленные и порой противоречивые факты зоологического порядка.

На основании настоящей работы можно по-новому сформулировать диагноз семейства *Bradybaenidae* в свете новых данных и сравнить его с чертами, общими для западных таксонов: *Holoroda*, имеющие первично 1 стилофор, часто с дополнительным мешком; слизистые железы разнообразной формы обычно впадают в стилофор или в дополнительный мешок. Дивертикул семеприемника всегда отсутствует, проток семеприемника при основании расширен. Пенис первично простой, лишен эпифаллуса, бича и папиллы. Если развивается бич, то продольная складка внутри него отсутствует, а имеется спиральное утолщение. Папилла пениса, если она есть, возникает за счет впячивания дистального конца семяпровода в просвет пениса. Половое отверстие в виде поперечной щели.

Западные таксоны отличаются от брадибенид числом стилофоров, которых может быть 4, 2 или 1, присутствием в некоторых случаях дивертикула семеприемника. Пенис продолжается в эпифаллус и бич, который иногда подвержен редукции, но его присутствие, тем не менее, всегда можно зарегистрировать. Имеется, обычно специализированная, папилла пениса. Внутри бича проходит продольная складка, свернутая вдоль. Папилла возникает за счет разрастания «дна» чехла пениса вокруг отверстия эпифаллуса; иногда семяпроводящая борозда в пределах папиллы незамкнута, чего в принципе не может быть у *Bradybaenidae*. Половое отверстие округлое.

ЛИТЕРАТУРА

- Лихарев И. М., 1955. К систематическому положению некоторых среднеазиатских наземных моллюсков, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 21: 179—185.
- Шилейко А. А., 1970. Объем, система и филогения группы *Perforatella* — *Zenobielia* — *Chilanodon* (*Pulmonata*, *Helicidae*), Зоол. ж., 49, 9: 1306—1321.— 1971. Конхологический и анатомический методы исследования *Helicasea* и области их применения, Сб. «Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения»: 104—106, М.— 1971а. Сравнительноанатомическое исследование некоторых *Ariantinae* (*Pulmonata*, *Helicidae*), Зоол. ж., 50, 7: 990—1001.— 1971б. Таксономический статус *Helicodontinae* (*Pulmonata*, *Helicidae*), Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 12: 7—16.— 1972. Некоторые аспекты изучения современных континентальных брюхоногих моллюсков, «Итоги науки», Биология, вып. «Зоология беспозвоночных», 1: 1—187.
- Chatfield J., 1968. The life history of the helicid snail *Monacha cantiana* (Montagu), with reference also to *M. cartusiana* (Müller), Proc. Malac. Soc. London, 38: 233—245.
- Gittenberger E., 1968. Zur Systematik der in die Gattung *Trissexodon* Pilsbry (*Helicidae*, *Helicodontinae*) gerechneten Arten, Zool. Meded., 43, 13: 165—172.
- Habe T., 1963. A new North Korean land snail, *Trishoplita motonoi* sp. nov. Venus, 22, 3: 237—240.
- Hesse P., 1931. Zur Anatomie und Systematik palaearktischer *Stylommatophoren*, Zoologica, 81: 1—118.— 1934. Zur Anatomie und Systematik palaearktischer *Stylommatophoren*, Zoologica, 85: 1—59.
- Knipper H., 1939. Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Studien an südosteuropäischen *Heliciden* (Moll. Plum.), Arch. Naturg., N. F., 8, 3/4: 327—517.
- Möllendorff O., 1899. Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien, Ежегодн. Зоол. муз.: 46—144.
- Pilsbry H., 1894. Manual of Conchology; second series — *Pulmonata*. IX: XLIII + 366 + 126.— 1939. Land Mollusca of North America (North of Mexico), 1, pt. 1. Acad. Nat. Sci. Philadelphia: 1—573.— 1940. Land Mollusca of North America (North of Mexico), 1, pt. 2. Acad. Nat. Sci. Philadelphia: 574—994.
- Walden H., 1963. Historical and taxonomical aspects of the land *Gastropoda* in the North Atlantic region. In: «North Atlantic Biota and their History», Pergamon press: 153—171.
- Wiegmann F., 1900. Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien. I. Die *Heliciden*, Ежегодн. Зоол. муз.: 1—186.

- Wurtz C., 1955. The American Camaenidae (Mollusca: Pulmonata), Proc. Acad. Nat. Soc. Philadelphia, 107: 99—143.
- Yom-Tov Y., 1971. Body temperature and light reflectance in two desert snails, Proc. malacol. Soc. London, 39: 319—326.
-

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF PALAEARCTIC FAMILIES OF TERRESTRIAL MOLLUSCS FROM THE SUPERFAMILY HELICOIDEA

A. A. SCHILEYKO

*Institute of Biology and Soil Science, Far East Scientific
Center of the Academy of Sciences of the USSR (Vladivostok)*

Summary

As a result of a wide review of characters used in diagnostics of the helicoides system with reference to the inner structure of genitalia, it was established that the taxonomic structure of West Palaeartic groups of the superfamily (Helicidae auct.) was very complicated. At the same time all these groups have some differences from the East Palaeartic taxa (Bradybaenidae auct.) but they concern the flagellum and the penis rather than the female genitalia, as was customary to assume. An attempt has been made to perform a comparative functional analysis of the organization of different parts of genitalia. The main conchological adaptive types were established: dwellers of rocks and screes, forest forms and inhabitants of arid open landscapes. These adaptive types are present in all taxa of the superfamily what makes it impossible to develop the system of any group with the «helicoid» shell type on the conchological basis mainly. The West Palaeartic groups are taxonomically the most complicated, the Nearctic groups are the least complicated, and the East Palaeartic taxa occupy an intermediate position.
