

УДК 594.382

## НАПРАВЛЕНИЯ И СПОСОБЫ ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (PULMONATA, STYLOMMATORHORA)

© 2003 г. А. А. Шилейко

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071*

*e-mail: zoosoil@orc.ru*

Поступила в редакцию 22.07.2002 г.

Рассмотрены вероятные пути исторического развития раковины, экскреторного и полового аппаратов наземных легочных моллюсков. Показано, что редукция раковины – процесс, широко распространенный среди исторически молодых и морфологически прогрессивных брюхоногих вообще, и пульмонат в частности. Эволюция полового аппарата также в значительной степени выражается в редукции разнообразных придаточных органов, причем редукция может быть как постепенной (в цели поколений), так и “мгновенной”, т.е. мутагенной. Генеральное направление эволюции наземных легочных моллюсков в целом может быть представлено как цепь явлений: первичная простота – морфологическое усложнение – физиологическое совершенствование – вторичное морфологическое упрощение на более высоком уровне развития.

Необходимо сразу оговориться, что данная статья носит дискуссионный характер и автор ни в коем случае не претендует на безгрешность выводов. Однако без подобных спекулятивных работ трудно себе представить дальнейшее совершенствование наших знаний хотя бы потому, что любое высказанное мнение предполагает конструктивную критику.

Результат анализа эволюционного процесса в значительной степени зависит от методов, лежащих в основе этого анализа, поэтому считаю нужным обозначить позицию автора.

В зоологии существуют два главных и принципиально различных метода, используемых при разработке системы таксона: нумерический (формальный, кладистический) и “традиционный”. Суть нумерического метода заключается в вычленении и формализации некоторого набора признаков; эти данные, будучи обработанными посредством специальных компьютерных программ, дают набор кладограмм, показывающих, сколько и каких общих признаков у сравниваемых групп и, соответственно, какова степень морфологического сходства между таксонами. Полученная кладограмма в явной или завуалированной форме трактуется авторами как филогенетическое дерево. Этот метод имеет, по крайней мере, два существенных недостатка. Во-первых, он не позволяет ответить на два вопроса, принципиальных для понимания хода эволюции живых организмов: как (за счет чего) возник некоторый признак и каковы эволюционные последствия появления (или исчезновения) этого признака (или его состояния), т.е. функциональное назначение анализируемых признаков остается вне рассмот-

рения. Во-вторых, результат, отраженный в кладограмме, в определяющей мере зависит от введенных в машину признаков, что, в свою очередь, зависит от воли и компетентности исследователя, поэтому нельзя сказать, что формальный метод полностью свободен от субъективизма (более подробно рассмотрение нумерического метода – см. Юдин, 1974, с. 15–19).

Метод, который выше назван “традиционным”, свободен от этих недостатков, но имеет другой: он субъективен и антропоморфичен по самой своей природе. Тем не менее я придерживаюсь той точки зрения, что мозг человека представляет собой весьма совершенную аналитическую машину, и у специалиста, посвятившего многие годы изучению некоторой группы организмов, на основе знания и осмысления множества фактов формируются вполне четкие представления о сложившейся в природе иерархии таксонов и о путях их возникновения. Справедливость этих, по сути интуитивных, представлений очень часто подтверждается впоследствии иными методами или другими авторами: история зоологии вообще, и малакологии в частности, полна примерами такого рода. Иными словами, принимая во внимание недостатки формального метода, я присоединяюсь к тем, кто предпочитает анализировать факты самостоятельно, а не доверять результатам механического перетасовывания признаков, произведенного машиной. Вместе с тем надо признать, что изучение кладограмм часто дает свежую пищу для размышлений.

Последнее общее замечание касается проблемы взаимоотношений систематики и филогенетики. Проблема эта была детально рассмотрена

Скарлато и Старобогатовым (1974), и мне остается лишь, очень кратко охарактеризовать ее суть. Составляя двуединое целое, эти две дисциплины подводят к объекту противоположные позиции, поскольку систематика рассматривает временной срез филогенетического древа и условно принимает, что на данном временном отрезке таксоны статичны. Поэтому естественны те большие трудности, с которыми сталкивается систематик при анализе исторически молодых, бурно эволюционирующих таксонов (яркие примеры – гавайские Achatinellidae, центральноазиатские Enidae, южноамериканские и особенно галапагосские Bulimulidae, средиземноморские ксерофильные Hygromiidae).

Одно из основных понятий, которыми оперирует систематика – морфологическое сходство. Филогенетика, напротив, анализирует сам процесс эволюции, т.е. подразумевает непрерывность развития организмов, и одно из основных понятий в филогенетике – родство (хотя о степени родства приходится судить чаще всего на основании морфологического сходства).

Естественной принято называть ту систему, которая адекватно отражает сложившиеся в ходе эволюции отношения между таксонами. Из этого следует, что разработка системы должна быть в большой мере основана на реконструкции филогенетических взаимоотношений. Наиболее корректный способ филогенетических реконструкций, в свою очередь, базируется на морфо-функциональном анализе отдельных систем, аппаратов и органов. Такой анализ позволяет установить таксономический вес признаков и проследить потенциальные пути их эволюции. Разработка системы без предварительного анализа исторических взаимоотношений между таксонами превращает исследование в перетасовывание признаков и допускает несколько альтернативных версий – одинаково формально логичных и одинаково недоказуемых. В то же время, чем больше признаков, добытых систематиком, вовлекается в предварительный филогенетический анализ, тем выше качество (т.е., в сущности, прогностичность) этого анализа.

Вполне естественно, что результаты любой филогенетической реконструкции в какой-то мере спорны, однако ни одна филогения не может быть разработана без определенных допущений. Если предложенная система объясняет (с морфологической, морфо-функциональной и, с некоторыми оговорками, географической точек зрения) все известные факты и не противоречит ни одному из них, то такую систему на данный момент можно считать адекватной (т.е. естественной). Дальнейшее накопление фактов либо позволяет подтвердить эту гипотезу, либо внесет уточнения, либо может привести к совсем иному решению.

### *Вес морфологических признаков*

В таксономических и филогенетических исследованиях морфологические признаки, связанные с различными органами и их системами, используются для групп разного уровня.

Так, эволюция циркуляторной системы в животном мире направлена, как правило, на возможно более полное разделение артериального и венозного потоков, и главные особенности строения этой системы сохраняют стабильность в пределах, по крайней мере, отряда.

Экскреторный аппарат (во всяком случае, у большинства наземных беспозвоночных) исторически формируется по пути достижения максимального эффекта экономии воды; в данном случае (у наземных Pulmonata) параллельно с этим наблюдается также процесс совершенствования санитарного состояния в легочной полости.

Основная тенденция эволюции нервной системы заключается в концентрации ганглиев, что происходило независимо в большинстве филогенетических стволов многоклеточных животных.

Таким образом, особенности строения циркуляторного, экскреторного и нервного аппаратов свободноживущих (не паразитических) животных обычно используются на высоком уровне (класс, отряд) и чаще представляют больший интерес для филогенетики, чем для систематики.

В отличие от этих трех систем, пищеварительная система может быть разделена на два морфологических комплекса, зависимость которых от внешних условий носит различный характер.

Первый комплекс представлен структурами, связанными с добыванием и первичной обработкой пищи (челюсть и радула моллюсков; ротовые придатки членистоногих; Аристотелев фонарь морских ежей; губы, зубы и язык млекопитающих и т.д.). С этим комплексом связаны признаки разного таксономического веса, поскольку в строении дистальных отделов пищеварительного аппарата отражены как общие адаптации к специфическим особенностям пищи, так и различия в способах ее добывания. Второй комплекс включает кишечник со всеми придаточными железами и органами.

Зависимость его от первого комплекса очевидна, но разнообразие морфологических воплощений этой зависимости значительно меньше, чем разнообразие способов добывания пищи: хищники могут добывать и умерщвлять своих жертв множеством способов, но второй комплекс обрабатывает тот же самый материал независимо от того, каким способом он добыт.

Особенности эволюционных преобразований опорно-двигательного аппарата не поддаются анализу с общих позиций, поскольку он (аппарат) существенно различается у членистых животных

с твердым наружным скелетом, у раковинных форм, у групп с внутренним скелетом и с гидроскелетом. В данном случае будет рассмотрена раковина моллюска и мускульный аппарат, который ее обслуживает.

Репродуктивный аппарат занимает особое положение как единственная структура, которая не является жизненно важной для данной особи и одновременно как единственный комплекс, чья функция заключается в поддержании жизни вида. Из этого следует заключение об определенной эволюционной независимости полового аппарата.

После этих общих замечаний перейдем к легочным моллюскам и рассмотрим возможные пути эволюции трех важных комплексов, широко используемых как в частной таксономии, так и в работах по филогении: экзоскелета (раковины), экскреторного и репродуктивного аппаратов.

### Раковина

Самые ранние известные представители *Stylommatophora* (карбон – пермь) уже имели два типа раковин – уплощенные (*Protodiscus*) и пулевидные (*Dendropupa*, *Anthracopupa*) (Solem, Yochelson, 1979). Устье раковины *Protodiscus* было, по-видимому, лишено арматуры; у *Dendropupa* присутствовала, по меньшей мере, длинная колумеллярная пластинка, а устье *Anthracopupa* было армировано не менее чем тремя зубами. Эти весьма существенные различия свидетельствуют о достаточном разнообразии наземных легочных уже в позднем палеозое. Поэтому можно предполагать, что появились они не позже начала карбона, возможно, еще в девоне.

Далее у ряда групп наблюдается специализация раковин, заключающаяся, в частности, в усложнении устья за счет формирования дополнительных устьевых зубов и усложнения их формы. Результаты этого процесса ныне наблюдаются у некоторых современных представителей наиболее древних групп, но важно то, что самое сложное устье наблюдается у групп, вымерших в кайнозое, т.е. именно в то время, когда начинается процесс аридизации климата в западной Палеарктике. Можно предположить, что в результате необратимой специализации сложная система зубов так загроздила устью, что повлияла на скорость втягивания животного и при усилении аридизации сыграла роковую роль. Показательно, что у рецентных видов в некоторых семействах (например, *Streptaxidae*) раковины обладают иногда чрезвычайно сложным устьем, но эти моллюски живут преимущественно в условиях достаточно влажного субтропического и тропического климата.

Поскольку наземные легочные исходно были, по всей видимости, детритофагами, они не могли быть большими по размеру (что связано с низкой

калорийностью пищи) и вряд ли имели высокую многооборотную раковину. Исходная форма раковины *pra-Stylommatophora*, скорее всего, кубаревидная (трохоидная) как наиболее универсальная (или наименее специализированная). Предположение о первичности детритофагии основано на том, что непосредственные предки легочных, как и прочих сухопутных животных, вышли из моря (см. Гиляров, 1970) и, следовательно, питались вначале тем, что могли найти на морском берегу. Представители некоторых таксонов затем перешли к микрофагии (точнее, к микромикрофагии – питались гифами грибов).

Первые вытянутые раковины могли появиться у макромикофагов, что было связано с необходимостью подниматься на плодовые тела грибов. Чем выше раковина, тем труднее управлять ею, и длинная раковина, волочащаяся по субстрату, представляет определенные неудобства. Если же моллюск движется по вертикальной поверхности, раковина не требует специального контроля и свободно свисает, какие бы движения улитка ни совершала.

Среди современных детритофагов и микрофагов нет моллюсков большого размера, что уместно связать с низкой калорийностью пищи. Появление улиток большого размера вряд ли произошло раньше позднего мела, когда появились покрытосеменные растения, предоставившие новый и богатый пищевой ресурс.

Наиболее сложные раковины, с наиболее интенсивно развитой устьевой арматурой, в настоящее время характерны преимущественно для представителей наиболее древних и большей частью архаичных групп (*Achatinellidae*, *Orculidae*, *Strobilopsidae*, *Spelaediscidae*, *Pupillidae*, *Chondrinidae*, *Gastrocoptidae*, *Hypselostomatidae*, *Vertiginidae*, *Streptaxidae*, *Clausiliidae*, *Charopidae*, *Endodontidae*). Более того, сравнение, например, третичных *Gastrocoptidae* с современными показывает, что раковины с самым богато армированным устьем наблюдаются именно среди вымерших форм (см., например, Стеклов, Цытович, 1967). Под термином "устьевая арматура" скрываются три группы структур, имеющие различную топографию, разное происхождение и разные функции (Шилейко, 1984; Суворов, 1993).

Первая группа элементов устьевого вооружения представлена длинными колумеллярными и париетальными пластинками, формирующимися еще в эмбриогенезе и удлиняющимися по мере роста раковины. Я предполагаю, что это дериваты единственной исходной колумеллярной пластинки, неизбежно возникающей при "переломе" столбика в ходе образования гетерострофной гетераксиальной раковины (рис. 1), характерной для многих рецентных *Ellobiidae*; происхождение же стебельчатоглазых связано, скорее всего, с ка-

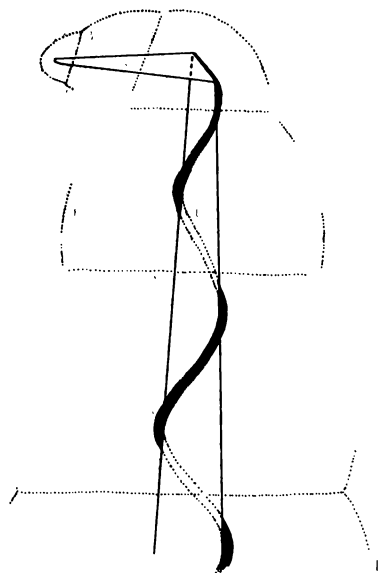


Рис. 1. Вероятный путь возникновения первичной колумеллярной пластинки у Stylommatophora.

кими-то древними эллобиодными формами, обитавшими по берегам морей в супралиторали (как, впрочем, и многие современные Ellobiidae).

Вторая группа устьевых элементов (“погруженные зубы”) залегает глубоко в устье и представлена палатальными складками, а также складками на парietальном и колумеллярном краях; такие складки могут возникать вне всякой связи с первичной колумеллярной пластинкой.

Третья группа (“поверхностные зубы”) включает губу, краевые бугорки, местные расширения и мелкие утолщения губы или самого края перистомы. Элементы, относящиеся ко второй и третьей группам, принципиально отличаются от первичной колумеллярной пластинки и ее дериватов тем, что формируются либо несколько раз в ходе постэмбриогенеза, либо в субдефинитивном состоянии.

Длинная колумеллярная пластинка редко имеет очевидное функциональное значение, а когда она выполняет какую-то роль, то нередко распадается на несколько пластинок или выростов (многие Urocotidae) либо трансформируется в сложную систему (*Megaspira*) (рис. 2). Роль ее в этом случае сводится к участию в управлении высокой многооборотной раковины, поскольку отдельные ветви колумеллярного мускула лежат в пространствах между элементами этой системы. Существенно, что названная пластинка и ее производные присутствуют и, следовательно, функционируют на всех стадиях постэмбриогенеза.

Поскольку погруженные и поверхностные зубы формируются большей частью лишь на завершающих стадиях роста раковины, есть основания предполагать, что их функция каким-то образом

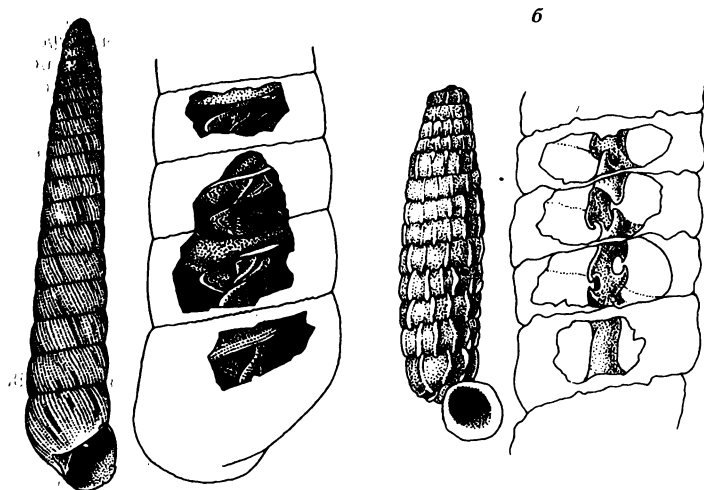


Рис. 2. Внешний вид раковины и строение столбика *Megaspira ruschenbergiana* Jay, 1836 (Megaspiridae) (а) и *Idiostemma uncatata* (Pfeiffer, 1857) (Urocotidae) (б).

связана с теми органами, которых практически не было на ювенильных стадиях.

Единственный комплекс органов, резко увеличивающий свой объем на дефинитивной стадии – половой аппарат, который на ранних фазах роста моллюска настолько мал, что его часто трудно обнаружить при вскрытии.

Погруженные зубы, составляющие вторую группу, у взрослых моллюсков врезаются в мягкое тело и служат своего рода продольными перегородками (“рельсами”), когда улитка втягивается в раковину. Так, париетальная пластинка и верхняя палатальная складка в совокупности образуют канал (синулус), защищающий органы, расположенные в нем (ректум с ректальным синусом, вторичный мочеточник, пневмостом) от давления со стороны прилегающих органов, особенно зоба, способного очень сильно раздуваться во время интенсивного питания. Пространство между париетальной и субпариетальной пластинками занято дистальными отделами женских протоков и протоком семяприемника.

Наличие зубов в устье в значительной мере упорядочивает взаимное перемещение внутренних органов вдоль постоянных траекторий при сокращении колумеллярного мускула. Однако само по себе присутствие твердых образований внутри устья понижает скорость втягивания, поскольку вызывает необходимость перераспределения гемолимфы в туловищных синусах, требующего дополнительного времени.

Если постоянные твердые перегородки внутри устья отсутствуют, скорость втягивания тела улитки в раковину возрастает. Но в этом случае для достижения гармоничного втягивания отдельных органов и частей так, чтобы они проходили через устье в определенной последовательности и не мешали друг другу, необходим определенный уровень совершенства осевой мускулатуры, при котором отдельные ветви колумеллярного мускула были бы способны к автономным сокращениям. Таким образом, редукция устьевых аппаратов, с одной стороны, обеспечивается совершенствованием физиологических возможностей организма, и, с другой стороны – это первый и необходимый шаг к редукции раковины в целом.

У неполовозрелых моллюсков площадь устья относительно больше, чем у взрослых, а объем внутренних органов относительно меньше (зачаток полового аппарата занимает ничтожный объем), поэтому отсутствует проблема взаимного размещения органов при втягивании улитки в раковину. В тех же случаях, когда молодь по разным причинам также нуждается в устьевых зубах (см. Шилейко, 1984), наборы провизорных зубов формируются периодически, причем более ранние зубы по мере роста раковины резорбируются [*Lauria*, *Pagodulina* (Orculidae)], большинство

*Helicodiscidae*, некоторые американские *Vitreinae* (*Zonitidae*), *Paedhoplita* (*Hygromiidae*) и ряд других].

В связи с попытками функционального толкования признаков, связанных с раковиной, считаю важным кратко обсудить роль раковины как таковой в историческом аспекте.

Можно с некоторыми оговорками сказать, что раковина создала моллюска, поскольку с ее становлением связано появление целого ряда уникальных морфологических особенностей, которыми характеризуется тип моллюсков. Раковина предоставляет моллюску сравнительно эффективную защиту. Для водных моллюсков – это защита от хищников, для сухопутных – также и защита от потери воды (что еще важнее). Однако раковина, будучи средством пассивной защиты, ставит определенные ограничения дальнейшей прогрессивной эволюции животных. Поэтому наличие раковины, на мой взгляд, с исторической точки зрения можно оценить как проходящий этап в эволюции брюхоногих.

В поддержку высказанного предположения можно указать на тот факт, что везде, где позволяют внешние условия, наблюдается тенденция к редукции раковины. Среди рецентных форм можно найти все этапы редукции – от улиток с хорошо развитой раковиной до слизней, у которых остается лишь конхиолиновая пластинка, инкрустированная известковыми гранулами и целиком скрытая под мантией. Тенденция к исчезновению раковины отсутствует или очень слаба лишь у самых древних, чаще всего морфологически архаичных групп. Можно предположить, что в настоящее геологическое время раковина постепенно становится тормозом биологического прогресса моллюсков. Представляя эффективную защиту, раковина ограничивает разнообразие реакций улитки на раздражения любого характера, которые сводятся в целом лишь к втягиванию в раковину. Слизень, лишенный раковины, вынужден более тонко, более разнообразно и более адекватно реагировать на воздействия различного характера. Доводом в поддержку этой гипотезы служит тот факт, что плотность синаптических контактов в церебральных ганглиях *Limax* значительно выше, чем у *Helix* (Zs.-Nagy, Sakharov, 1970), из чего следует, что слизи, образно говоря, “умнее” улиток, т.е. имеют более совершенную нервную организацию. Поэтому неудивительно, что во всех основных филогенетических стволах, кроме инфраотряда Pupilloinei, наблюдается более или менее интенсивный процесс редукции раковины.

Представляет интерес сравнение ископаемых и современных Cephalopoda: Палеозойские и мезозойские головоногие имели наружную раковину, а у современных она утрачена (единственное исключение – *Nautilus*). В этом смысле последние

Распространение тенденции к редукции раковины среди Stylommatophora (по: Zilch (1959–1960), Schileyko (1998–2002) и неопубликованным данным)

Группа	Общее число таксонов родового ранга	Число таксонов с редуцированной раковиной	Группа	Общее число таксонов родового ранга	Число таксонов с редуцированной раковиной
Подотряд Pupilloidei			Cystopeltidae	1	1 (Cystopelta)
Инфраотряд Pupilloinei	294	0	Инфраотряд Limacoinei		
Инфраотряд Sagdoinei	21	1 ( <i>Platysuccinea</i> )	Helicarioidea		
Подотряд Achatinoidei			Euconulidae	121	1 ( <i>Sabalimax</i> )
Инфраотряд Partuloinei	14	0	Trochomorphidae	30	0
Инфраотряд Aillyinei	2	1 ( <i>Aillya</i> )	Helicarioidea	222	56
Инфраотряд Achatinoinei			Sphincterochilidae	6	0
Bulimuloidea			Milacidae	3	3
Bulimulidae	112	5 ( <i>Petellinae</i> )	Parmacellidae	4	4
Orthalicidae	16	0	Zonitoidea		
Megaspiridae	1 или 2	0	Gastrodontidae	15	0
Urocoidae	110	0	Zonitidae	74	0
Acavoidea	22	0	Daudebaridiidae	10	10
Plectopyloidea	7	0	Limacoidea	30	30
Strophocheiloidea	8	0	Trigonochlamydoidea	9	9
Cerionoidea	3	0	Vitrinoidea	14	9
Achatinoidea	21	0	Dyakioidea	13	0
Subulinoidea	103	0	Camaenoidea	239	0
Clausilioidea	217	0	Helicoidea		
Подотряд Oleasinoidei			Humboldtianidae	8	1 ( <i>Hemiconchula</i> )
Rhytidoidea	53	2 ( <i>Schizoglossa</i> , <i>Chlamidophorus</i> )	Elonidae	2	0
Streptaxoidea	90	0	Helicidae	70	0
Oleasinoidea	58	1 ( <i>Strebèlia</i> )	Xanthonychoidea		
Testacelloidea	1	1 ( <i>Testacella</i> )	Helicostylidae	26	0
Подотряд Limacoidei			Bradybaenidae	37	0
Инфраотряд Endodontoini			Xanthonychidae	9	4 ( <i>Bunnya</i> , <i>Xanthonych</i> , <i>Cryptostrakon</i> , <i>Metostrakon</i> )
Endodontidae	61	0	Epiphragmophoridae	6	0
Thyrophorellidae	1	0	Helminthoglyptidae	24	0
Charopidae	131	4 ( <i>Flammoconcha</i> , <i>Otoconcha</i> , <i>Maorigoncha</i> , <i>Ranfuryla</i> )	Cochlicellidae	3	0
Punctidae	28	0	Hygromioidea	151	0
Helicodiscidae	9	0	Arionoidea	29	29
Discidae	7	0	Подотряд Succineoidei	26	5 ( <i>Catinella</i> , <i>Omalonyx</i> , <i>Neohyalimax</i> , <i>Hyalimax</i> , <i>Jarava</i> )

могут быть расценены как своего рода аналоги слизней. Не подлежит сомнению, что современные головоногие гораздо прогрессивнее вымерших раковинных групп; более того, можно утверждать, что биологический прогресс определяется в конечном счете более совершенной организацией их нервной системы, а это, в свою очередь, связано с исчезновением наружной раковины. Аналогия между головоногими и брюхоногими в данном случае, на мой взгляд, законна и наглядна.

Другой яркий пример представляют заднежаберные моллюски (Opisthobranchia). Наиболее биологически прогрессивные представители заднежаберных – так называемые морские слизни (Nudibranchia) – полностью утратили раковину.

Представление о том, насколько распространено явление редукции раковины среди современных Stylommatophora, можно получить из таблицы.

Из 52 рассмотренных в таблице таксонов, составляющих надотряд Stylommatophora, в 21 имеются роды, составленные слизнями или полуслизнями, т.е. редукция раковины в пределах Stylommatophora независимо происходила не менее 18 раз (возможно, Limacoidea и Trigonochlamydoidea составляют монофилетическую группу, и этот процесс осуществлялся еще у “пре-лимакоидных” форм) и происходит в настоящее время. К тому же следует принять во внимание еще два обстоятельства. 1). Наличие слизней в одном таксоне не всегда означает, что утрата раковины в этой группе происходила один раз; например, среди Succineidae этот процесс осуществлялся независимо как минимум дважды – в Азии и в Южной Америке (Tillier, 1981). В разных ветвях Helicarionidae утрата раковины имела место также неоднократно. Поэтому на самом деле редукция раковины имела место не в 18, а в гораздо большем числе случаев. 2). В таблице не учтены начальные этапы редукции раковины, когда она еще вполне развита, но по сравнению с близкими формами уже видны первые признаки лимацизации. Так, среди Pachnodidae (Pupilloinei) где слизни и полуслизни отсутствуют, имеются роды (*Amimopina*, *Rhachidina*, *Edouardia*, *Pachnodus*), у всех или части представителей которых стенки раковины очень тонкие, число оборотов уменьшено, последний оборот вздут и явственно преобладает над остальными – т.е. наблюдаются признаки, которые можно расценить как начальные этапы редукции раковины. Во всяком случае, редукция, насколько можно проследить на фактическом материале, начинается с появления именно таких признаков. Сходная ситуация наблюдается среди Orthalicidae (род *Sultana*), Helicidae (род *Cantareus*) и в ряде других семейств. В подотряде Succineoidei к категории слизней или полуслизней можно от-

нести представителей лишь 5 родов, но признаками начинающейся редукции раковины отмечены в большей или меньшей мере все роды, составляющие подотряд.

Из таблицы следует еще один существенный вывод. Нынешнее соотношение “раковинных” и “безраковинных” родов и подродов (2316 против 209) свидетельствует о том, что в масштабе геологического времени процесс редукции раковины у Stylommatophora только начался, хотя уже приобрел характер общей тенденции.

Все сказанное позволяет сделать важный вывод: если организм в ходе эволюции способен заменить жесткие и постоянные морфологические структуры более пластичными, более гибкими и поэтому более совершенными физиологическими (или этологическими) приобретениями, то такая замена повышает шансы вида получить определенные преимущества в конкурентных взаимоотношениях с родственными таксонами. Морфологическое упрощение есть закономерный результат такой замены.

#### Экскреторная система

Со времен работы Пилсбри (Pilsbry, 1900) особенности строения почки стали широко использоваться в классификации наземных пульмонат. Пилсбри разделил стебельчатоглазых (Stylommatophora), в соответствии со строением почки и мочеточников, на три большие группы: Orthurethra, Sigmurethra и Heterurethra; позже Бейкер (Baker, 1955) добавил четвертую группу – Mesurethra. Различаются эти группы длиной и топографией почки, а также наличием или отсутствием мочеточников. Позже Шилейко (1975, 1976) предположил, что эти группы (кроме, возможно, Orthurethra) полифилетичны и правильнее говорить об ортуретральном, мезуретральном, сигмуретральном и гетеруретральном способах организации экскреторного аппарата. К тому же в тех случаях, в которых, как полагал Пилсбри, мочеточники отсутствуют, они на самом деле имеются, но представлены не замкнутыми трубками, а ресничными бороздками (открытые мочеточники).

Первичный тип организации экскреторного аппарата – ортуретральный (рис. 3 а). Длинное тело почки занимает 3/4–4/5 длины легочной полости, мочеточники незамкнутые, в виде мерцательных борозд. Поскольку с функциональной точки зрения длинная почка у наземных моллюсков есть особенность несовершенная (так как почка, располагаясь на крыше легочной полости, занимает часть дыхательной поверхности), она осталась, как и следовало ожидать, лишь у наиболее архаичных таксонов (подотряд Pupilloidei). В остальных филогенетических стволах тело почки имеет тенденцию укорачивается, а моче-

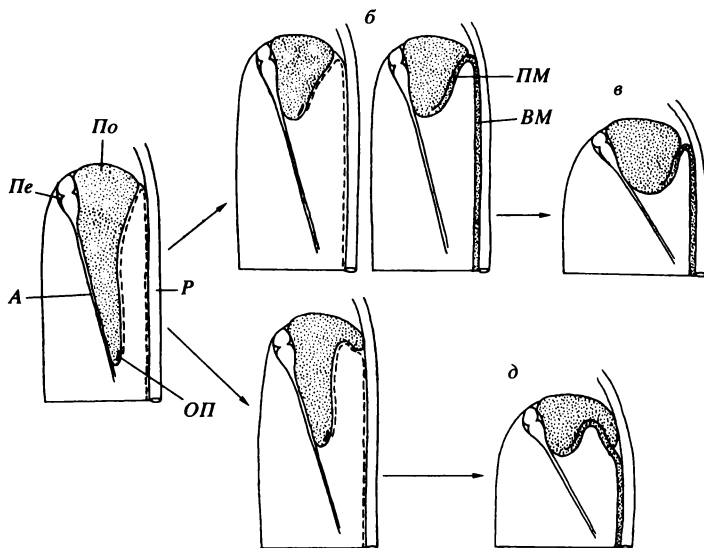


Рис. 3. Варианты строения почки у Stylommatophora: а – ортуретральный; б – мезуретральный и сигмуретральный ахатиноидный; в – сигмуретральный при укороченном легком; г – гипотетическая промежуточная стадия; д – сигмуретральный эндодонтоидный (гетеруретральный), почка согнута поперек длинной оси.

точники склонны превращаться в замкнутые трубки. Существенно, кстати, что экскреторная система рецентных Endodontoidea (группы архаичной и, несомненно, очень древней) может быть охарактеризована как сигмуретральная лишь с существенной оговоркой. Дело в том, что тело почки у многих Endodontoidea подковообразно изогнуто, и если его мысленно разогнуть, длина его составит 3/4–4/5 длины легочной полости, как при ортуретральном типе строения. Иными словами, это видоизмененная ортуретральная почка, усовершенствованная за счет замыкания мочеточников; кстати, нередки случаи, когда вторичный мочеточник остается открытым (Solem, 1976, 1983).

Ситуация, при которой тело почки укорочено, а мочеточки остаются открытыми, обозначается как мезуретральный тип (рис. 3 б); когда мочеточки замыкаются, возникает сигмуретрия (рис. 3 в). Что касается гетеруретрии, она закономерно возникает при уменьшении числа оборотов раковины, что ведет к укорочению легкого: почка поворачивается и вжимается в заднюю стенку легочной полости (рис. 3 г). Все известные данные свидетельствуют о том, что начало редукции раковины всегда наблюдается у форм, обладающих наиболее совершенным вариантом организации экскреторного аппарата, т.е. у таксонов с сигмуретральным способом организации почки.

Таким образом, эволюция экскреторной системы стебельчатоглазых, насколько удастся проследить, идет в двух направлениях: 1. Максимально возможное освобождение крыши легочной полости от структур, не связанных с газообменом, т.е. компактизация почки тем или иным способом. 2. Улучшение санитарных условий на респираторной поверхности за счет замыкания мочеточников. Эти процессы прослеживаются во всех основных филогенетических ветвях.

#### Репродуктивный тракт

Прежде всего, я хотел бы еще раз напомнить общеизвестный факт: половой аппарат – единственная система, которая не принимает непосредственного участия в поддержании жизни особи, и единственная, посредством которой осуществляется продолжение существования вида. Из этой банальной истины следует, что морфологические преобразования полового аппарата могут протекать вне связи с эволюцией всех прочих органов и систем организма.

Несколько отклоняясь от темы, должен заметить, что именно по этой причине система стебельчатоглазых на уровне таксонов выше вида в настоящее время представляет собой в значительной мере систему половых аппаратов, дополненную рядом признаков, связанных со строени-



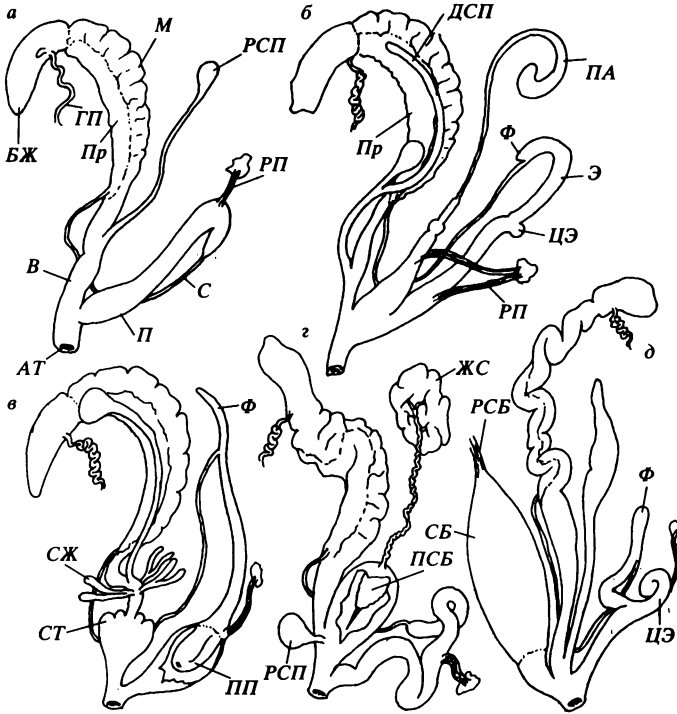


Рис. 4. Варианты строения полового аппарата у Stylommatophora: а – простой (эндодонтоидный) (*Discus*), б – пупиллоидный (*Pseudonapaeus*), в – гигрмоидный (*Leucozonella*), г – диакионидный (*Quantula*), д – арифоантоидный (*Euaustenia*).

ем раковины, почки, челюсти, радулы и цефалоподума. Раковина и радула, с одной стороны, слишком часто дают примеры конвергентного сходства, чтобы служить надежным источником суждений о родственниках взаимоотношениях и, с другой стороны, конкологические и радулярные признаки близких таксонов иной раз заметно различаются. Особенности строения почки, челюсти и цефалоподума в пределах, по крайней мере, семейства очень однообразны и лишь очень редко характеризуют таксон родового ранга.

Поскольку любая система вообще подразумевает использование лишь тех признаков, которые дают материал для сравнения объектов и выявления иерархических отношений, думаю, что сложившаяся на данном этапе развития малакологии ситуация вполне оправдана, тем более, что с половым аппаратом часто связано очень большое число признаков. Основной материал для размышлений о филогенетических связях между таксонами также поставляется особенностями строения полового аппарата. Однако не следует абсолютизировать этот комплекс признаков; в частности,

большие затруднения часто возникают в тех случаях, когда половой аппарат имеет простое строение и лишен придаточных органов. Каждый такой пример требует ответа на вопрос: простота строения в данном случае первична или является результатом вторичного упрощения?

Я полагаю, что первично половой аппарат в пределах легочных имел простое строение и был лишен придатков (рис. 4 д). Эта гипотеза основана на том общем положении, что наличие в природе любой сложной конструкции (что свидетельствует о специализации) подразумевает возникновение ее от более простой. Подобный первично простой аппарат характерен для большинства древних таксонов с тондванским типом ареала (*Acavidae*, *Bulimulidae*, *Subulinidae*, *Endodontidae*, *Charopidae* и др.).

Известны три группы таксонов, в пределах которых наличествуют существенные морфологические усложнения репродуктивного тракта. Во-первых, это также древние таксоны, составляющие подотряд Pupilloidei. Здесь половой аппарат

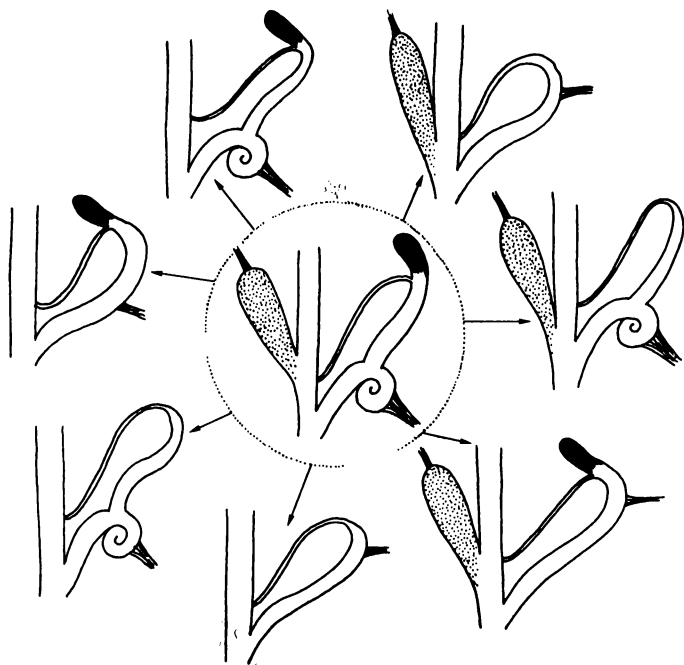


Рис. 5. Редукция придатков полового аппарата у *Ariophantinae* (схема). Саркобелум покрыт точками, флагеллум зачернен.

осложнен наличием характерного, весьма специализированного пениального аппендикса, исходно состоящего из пяти отделов (рис. 4 б). Во-вторых, это несколько хеликоидных групп, для которых характерно присутствие так называемых стилофоров (их часто именуют сумками любовных стрел), заключающих известковые стрелы и связанных со стилофорами слизистых желез различного строения (рис. 4 в). В-третьих, это хеликарionoидные таксоны, у которых иногда формируется необычайно сложный половой аппарат (*Dyakiidae*; некоторые *Helicarionidae*: *Ariophantinae*, *Urosyclinae*) (рис. 4 г). Усложнение у названных подсемейств *Helicarionidae* возникает за счет формирования различных придаточных органов как в мужском, так и в женском отделе (разнообразного строения: саркобелум пениального или вагинального происхождения; цэкум, флагеллум, пениальная папилла, атриальные придатки) (рис. 4 е). Механизм действия всей этой громоздкой системы очень сложен (следовательно, несовершенен), и ныне мы можем видеть множество случаев разрушения этого сложного комплекса (Шилейко, 1991) (рис. 5). Наглядной иллюстраци-

ей сложности и несовершенства механизма передачи сперматофора служит реконструкция этого процесса у центральноазиатского вида *Macrochlamys turanica* Martens 1874 (*Ariophantinae*) (Муратов, Шилейко, 1987).

Начальные этапы переноса сперматофоров реконструируются достаточно надежно; что касается финальных стадий, тут возможны две версии.

Очень тонкостенная ампула сперматофора, снабженная апикальной шпорой, формируется в эпифаллусе, тогда как хвостовая часть, несущая ветвящиеся "рога", – во флагеллуме. Важно отметить, что эти "рога" направлены концами вперед, против направления движения сперматофора. Внутри флагеллума располагается соединительнотканый тяж – аксиальная нить, которая отходит от слепого конца органа и формирует канал внутри хвостовой части сперматофора (рис. 6 а).

Непосредственно перед копуляцией происходит очень быстрое (несколько десятков секунд) формирование сперматофора (Lind, 1973; Breure, Eskens, 1977). Затем ретрактор цэкума, сокращаясь, создает негативное давление в полости эпи-

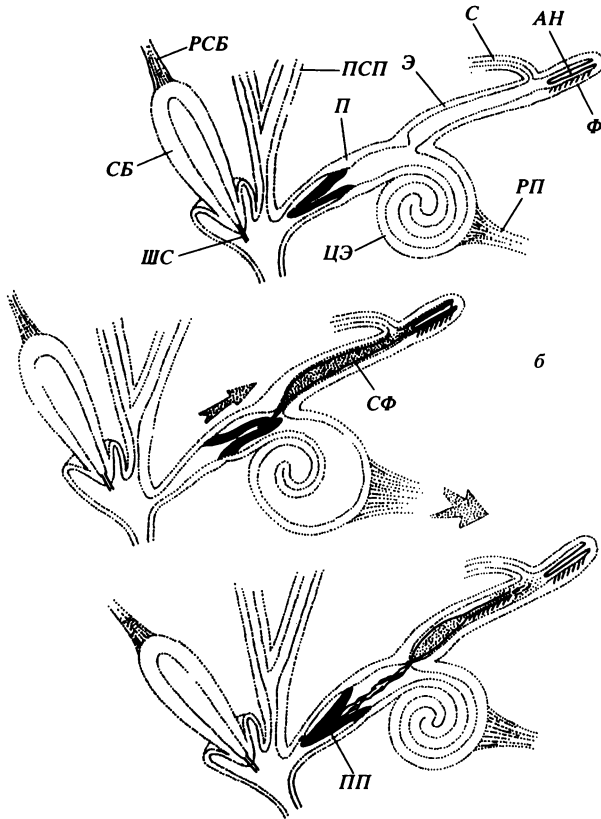


Рис. 6. Схема передачи сперматофора при копуляции у *Macrochlamys turanica*: а – исходное состояние; б – половой ретрактор сокращен, сперматофор сформирован, папилла пениса ввернута; в – папилла пениса в исходном состоянии, сперматофор соскальзывает с аксиальной нити; г – сперматофор поступает в семяприемник партнера (ниже штриховой линии); д – саркобелум насасывает сперму; е – саркобелум впрыскивает сперму в сперматофор.

фаллуса; под воздействием этого давления пениальная папилла вворачивается в верхнюю часть пениса (рис. 6 б). При этом отверстие папиллы плотно контактирует с отверстием эпифаллуса. Терминальная шпора сперматофора захватывается отверстием папиллы (существует механизм захвата) и под влиянием положительного давления, создаваемого сокращением сильно мускулизованных стенок цэкума, пениальная папилла начинает возвращаться в первоначальное положение, увлекая сперматофор. В течение этого процесса хвостовая часть сперматофора соскальзывает с аксиальной нити флагеллума (рис. 6 в, 6 г). До этой стадии процесс формирования и передачи сперматофора реконструируется достаточно надежно.

Далее можно выдвинуть две гипотезы. Первая. Если допустить, что сперматофор заполняется семенной жидкостью уже в эпифаллусе, то неясно, как объемистая ампула проходит через очень узкий и извилистый просвет нижней части пениса, особенно через канал папиллы. Поэтому вполне вероятно, что заполнение сперматофора семенной жидкостью начинается в тот момент, когда ампула уже прошла сквозь папиллу, но хвост еще остается в эпифаллусе. Затем цэкум путем сокращения мускульных стенок создает дополнительное давление в эпифаллусе. Это позитивное давление обеспечивает нагнетание спермы в ампулу через канал хвостовой части. В период заполнения ампулы “рога” сперматофора играют существенную роль, фиксируя сперматофор и не давая

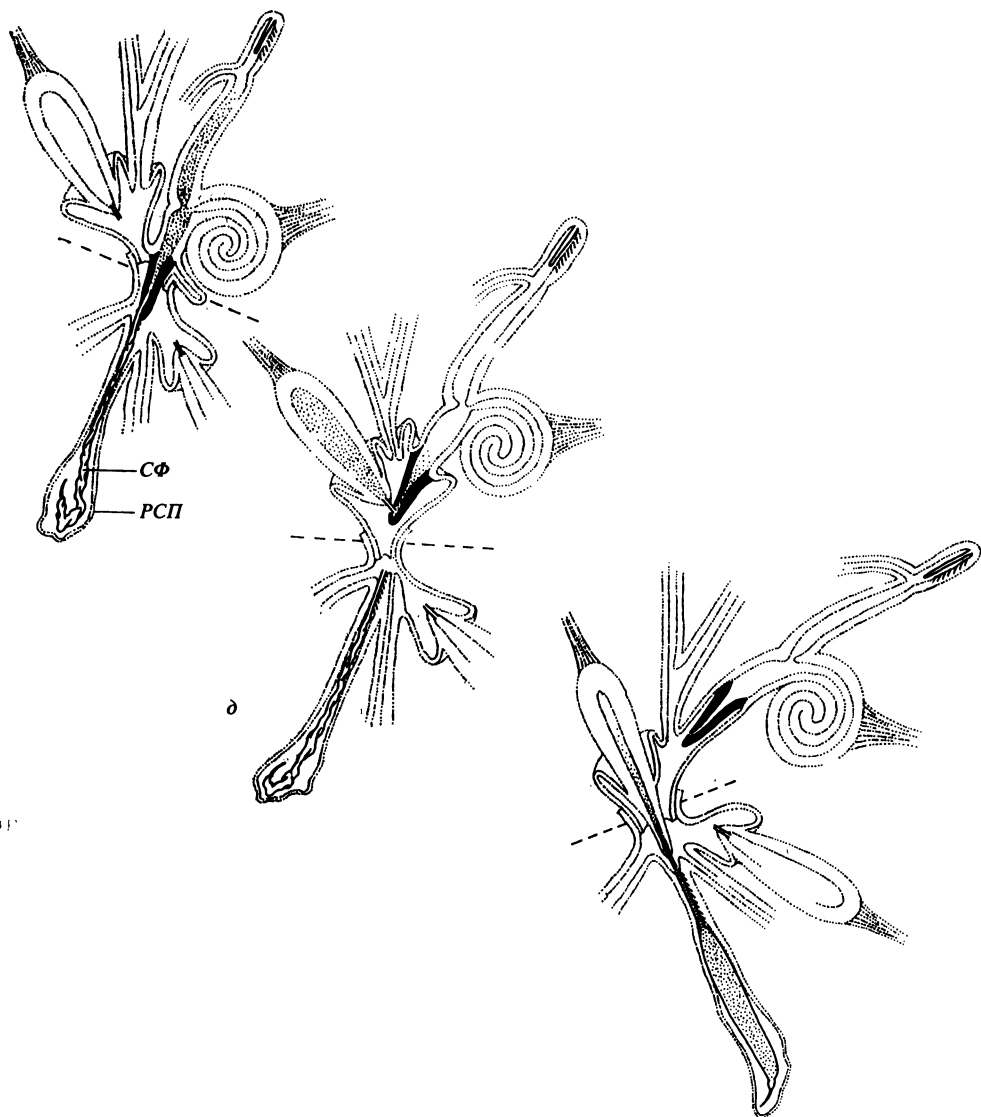


Рис. 6. Окончание.

ему покинуть протоки мужского отдела. Далее сперматофор передается партнеру таким образом, что ампула поступает в резервуар семяприемника, а хвостовая часть опять-таки с помощью "рогов" фиксируется в полости вагины. Затем шип саркобелума (любого из партнеров) плотно

контактирует с концом "хвоста" (диаметры этих трубок почти равны) и резким сокращением кольцевой мускулатуры стенок саркобелума впрыскивает секрет, вырабатываемый железами саркобелума. Следует подчеркнуть, что никто никогда не находил спермиев в цэкуме или саркобелуме.

Против этой гипотезы свидетельствует тот факт, что многие исследователи, в том числе и автор, неоднократно находили в семяприемнике интактные, но пустые сперматофоры.

Вторая гипотеза. Жидкость несжимаема, а дистальные протоки мужского отдела очень узкие; поэтому содержимое эпифаллуса, как и содержимое сперматофора, в процессе прохождения сперматофора через узкий просвет пениса выдавливается через хвостовое отверстие сперматофора – снова в полость эпифаллуса (рис. 6 д). После этого папила пениса выдвигается и увлекает передний конец сперматофора в вагину партнера. Под воздействием давления, создаваемого цэкумом (возможно, перистальтика стенок вагины также играет определенную роль), ампула проникает в резервуар семяприемника, оставаясь почти пустой, а хвостовая часть закоривается в вагине и в базальной части протока семяприемника посредством “рогов”. Затем шип саркобелума особи-донора насыщает семенную жидкость (рис. 6 е) и впрыскивает ее, смешанную с секретом саркобелума, в сперматофор, который в это время уже находится в половых протоках особи-реципиента (рис. 6 ж).

Против этой гипотезы свидетельствует тот факт, что в саркобелуме копулирующих особей следов семенной жидкости никогда не отмечалось.

Однако независимо от того, какое из этих предположений справедливо (возможно, могут быть предложены другие версии), очевидно, что механизм очень сложный и многоступенчатый.

Возникают два взаимосвязанных вопроса: в чем причины такой сложности репродуктивного аппарата *Agriophantinae* и что послужило причиной вторичного упрощения, которое наблюдается во многих группах родов?

Морфологическая сложность полового аппарата внутри этой обширной группы исторически была вызвана, на мой взгляд, необходимостью минимизировать возможность спаривания с неконспецифичным партнером в геологическом прошлом, когда другие изолирующие механизмы еще не сформировались или когда они становились неадекватными (у анцестральных форм тоже были какие-то изолирующие механизмы). В данном случае, по мере того, как росло число родственных видов, усложнение в деталях строения репродуктивного тракта также должно было увеличиваться, но этот путь привел в эволюционный тупик, поскольку специализация достигла такой степени, что даже незначительные изменения в условиях окружающей среды могли вызвать вымирание таксона. Тут уместно провести параллель с результатами специализации раковины, о которых сказано выше.

В этих обстоятельствах едва ли не единственный способ избежать вымирания – заменить мор-

фологические изолирующие механизмы физиологическими, более гибкими, более адекватными и не связанными со значительными и ненужными энергетическими затратами. В сущности, что такое, например, саркобелум? Это, вероятно, один из самых больших по объему органов полового аппарата, состоящий к тому же из весьма энергоемких тканей – мускульной и железистой.

Заметим кстати, что прослеживаются аналогичные процессы полной или частичной редукции пениального аппендикса у ортуретральных групп и установлены случаи редукции стилосифоров и/или слизистых желез у хеликоидных моллюсков (Шилейко, 1978, 1984, 1991).

Кроме того, все эти органы, свойственные хеликоидным группам (цэкум, флагеллум и, в определенной степени, саркобелум), появлялись в связи с единственной структурой – сперматофором. Морфологическое разнообразие сперматофоров и их подчас невероятная сложность (см. Van Mol, 1970; Van Goethem, 1977; Wiktor, 1987) есть, на мой взгляд, результат попыток природы предотвратить случаи интрегрессии. Так, у *Milacidae* строение сперматофора видоспецифично (Wiktor, 1987). Если эта проблема решается другим путем, например посредством эволютических механизмов (так называемые любовные игры), сперматофоры становятся ненужными, следовательно, все сопутствующие придаточные органы становятся излишними и подвергаются редукции.

Что касается достаточно распространенного мнения о роли сперматофора наземных моллюсков как средства защиты сперматозоидов от неблагоприятных внешних воздействий, то оно представляется ошибочным. Вероятно, исходно сперматофоры появились как одно из средств (возможно, иногда единственное) предотвращения межвидового спаривания, но это средство, даже если оно оправдано во всех других отношениях, весьма нерационально, поскольку представляет собой только постопуляционный изолирующий механизм и, следовательно, ведет к потере гамет. Для того чтобы реципиент убедился в ошибочности выбора партнера, он должен вначале принять сперматофор, и, если расположение, форма и число выростов на нем не соответствуют видовым, нервная система даст сигнал о полном лизисе содержимого семяприемника.

В то же время, если изолирующим механизмом служат видоспецифичные особенности поведения при спаривании (“любовные игры”), такой механизм гораздо более совершенен хотя бы потому, что он прекопуляционный и не ведет к напрасному расходованию гамет.

Если согласиться с тем, что главная причина формирования столь сложного полового аппарата заключалась в возникновении и морфологической специализации сперматофора, можно пред-

положить, что в ситуации, когда сперматофор в качестве изолирующего механизма более не нужен, вся обслуживающая его система должна разрушаться и все ее звенья начинают выпадать в любых комбинациях и любыми способами, что и имеет место в действительности (Шилейко, 1991) (рис. 5). Под “любыми” способами я имею в виду как постепенную, так и мутагенную (одномоментную) редукцию органов. Попутно заметим, что одномоментная редукция имеет место главным образом в женском отделе (никто не отмечал рудиментарного саркобелума ни у одного вида), тогда как в мужском отделе постепенная редукция придатков (пениального цэкума, флагеллума) наблюдается нередко.

Такое разрушение цельной некогда системы может происходить только в том случае, если морфологические механизмы замещаются какими-то другими. Единственной альтернативой может служить физиологический механизм, включающий эволюционные реакции. Хотя об этих механизмах у легочных моллюсков известно очень мало, сам факт их существования и усиления их роли в ходе эволюционного развития неоспорим.

Морфологические адаптации (возможно, в данном случае правильное говорить о морфологической сложности) часто служат предшественниками физиологических, которые являются более совершенными хотя бы потому, что физиологические адаптации более адекватны каждой конкретной ситуации и не связаны со значительными и нерациональными энергетическими затратами.

Следовательно, при замене морфологических адаптаций физиологическими должны наблюдаться и наблюдаются многочисленные случаи вторичных упрощений организации моллюска.

#### Способы морфологической эволюции

Морфологическая эволюция может осуществляться двумя способами: путем постепенных преобразований в цепи поколений либо путем мутаций, т.е. одномоментно. Перед тем, как рассмотреть примеры реализации обоих способов у наземных pulmonat в применении к анатомическим признакам, будет уместным подчеркнуть, что мутагенные изменения, имеющие эволюционные последствия, – вовсе не такой уж редкий в животном мире феномен (Четвериков, 1926). Самый, пожалуй, яркий пример – мутагенные изменения направления навивания оборотов раковины. Будем считать, что первичное состояние – декстральность (обороты спирали навиваются по часовой стрелке) просто потому, что декстральные (правозавитые) раковины встречаются значительно чаще, чем синистральные (левозавитые).

Впрочем, не существенно, какое состояние первично – важно то, что декстральность и синистральность – альтернативные признаки и промежуточного состояния у турбоспирали быть не может. Следовательно, появление синистральных раковин может иметь единственную причину – генетическую мутацию. Появление таких мутантов известно издавна – среди правозавитых в норме виноградных улиток и их родственников [*Helix pomatia* Linnaeus 1774, *Cryptomphalus aspersa* (Müller 1774), виды рода *Cepaea*], в составе популяций *Chondrula tridens* (Müller 1774) (Enidae) и в ряде других групп. Далее, известны случаи, когда декстральный в норме вид образует стойкие синистральные популяции, существующие в течение многих поколений [напр., центральноазиатский вид *Bradybaena lantzi* (Lindholm 1927) из семейства Bradybaenidae]. Следующий этап – в составе рода, составленного правозавитыми видами, появляются отдельные левозавитые виды, не имеющие зеркально симметричных аналогов (например, некоторые виды *Pseudochondrula* в семействе Enidae). “Левые” роды и подроды в “правых” семействах также известны (например, *Lyropupa*, *Cylindrovertilla*, *Vertilla*, *Vertigo* s. str. в семействе Vertiginidae, *Thoanteus* в семействе Enidae). Наконец, существует огромное семейство клаузилид (Clausiillidae), распространенное в основном в Южной Америке, южной и юго-восточной Азии и западной Палеарктике, составленное в основном синистральными родами с очень малым числом исключений (из 217 таксонов родового ранга лишь 6 декстральных). Попутно хочу отметить любопытный факт, объяснение которому может дать лишь генетика (возможно, причина в существовании генных сетей – см. Колчанов и др., 2000): как только появляются первые признаки, свидетельствующие о начале процесса редукции раковины, мутации по признаку направления завивания раковины прекращаются.

Эволюция прочих конхологических признаков (кроме некоторых случаев окраски раковины), включая редукцию раковины, происходит постепенно.

Из приведенных фактов следует, что в ходе исторического развития Stylommatophora феномен мутагенеза как таковой отнюдь не является редкостью, имел место (и проявляется ныне) множество раз и представляет собой один из вполне рутинных способов эволюции.

Поскольку принципиальной разницы между изменчивостью конхологических и анатомических признаков не существует, можно предположить, что эволюция внутренних органов также может осуществляться как путем постепенных преобразований от генерации к генерации, так и одномоментно (за счет генных мутаций). Что касается первого пути, хочу заметить, что мне не из-

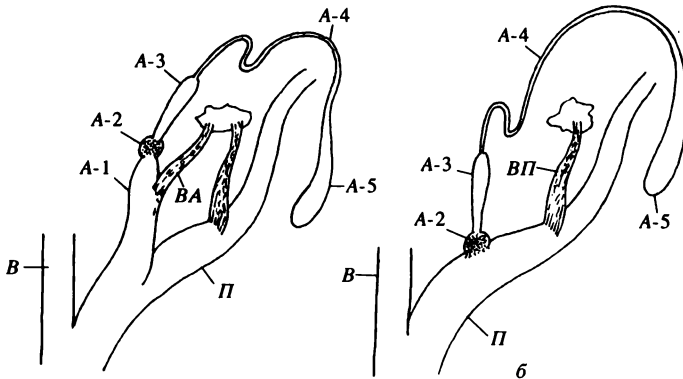


Рис. 7. Частичная редукция пениального аппендикса у *Brephulopsis bidens* из Крыма, с. Чистенское: а – нормальное строение, б – базальный отдел аппендикса (А-1) и соответствующая ветвь полового ретрактора отсутствуют.

вестно ни одного случая, который можно было бы уверенно трактовать как пример “развивающегося” органа или придатка. Напротив, известно огромное число примеров, когда есть все основания считать некоторый орган “исчезающим”, т.е. рудиментарным.

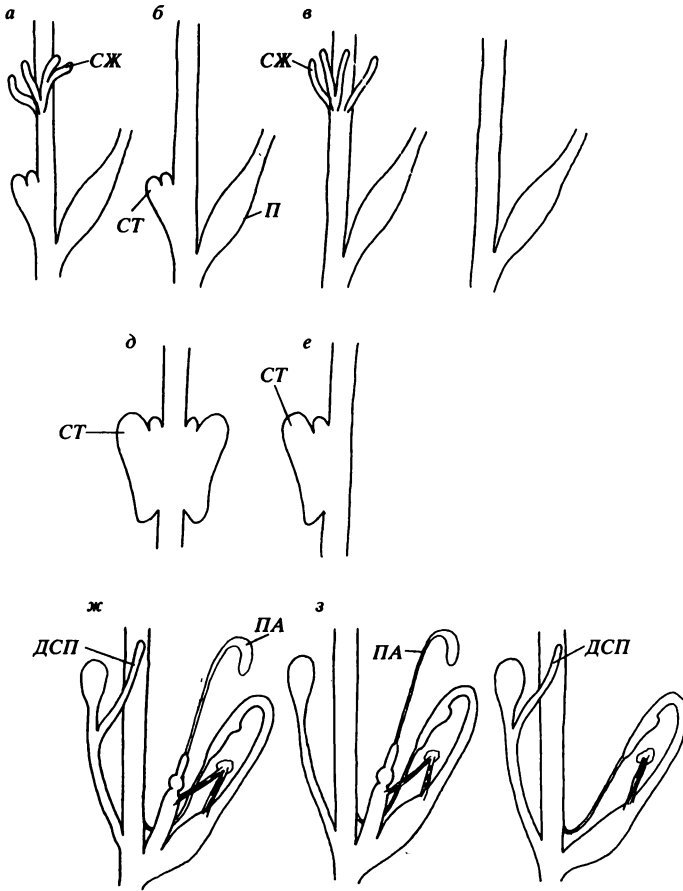
Упомянутая ситуация в надсемействе Helicarioidea (рис. 5) представляет собой очень яркий пример вторичных упрощений. Однако и в других группах стебельчатоглазых известны достаточно многочисленные случаи вторичного упрощения полового аппарата. Так, в подотряде Pupilloidei известны как случаи, когда пениальный аппендикс исчезает полностью, так и примеры, когда выпадают отдельные его элементы [например, крымский вид *Brephulopsis bidens* (Krynicky 1833) и североиранский вид *Geminula callilabris* (Boettger 1880) (Enidae)] (рис. 7). Подобные случаи можно оценить с позиций мутагенеза, поскольку в пределах одной популяции *Brephulopsis bidens* встречаются примерно в равном соотношении как “нормальные” экземпляры, так и особи, у которых полностью отсутствуют отдельные элементы пениального аппендикса (Шилейко, 1984).

Среди хеликоидных групп также наблюдаются случаи постепенной, а также “мгновенной” (мутагенной) редукции стилофоров и/или слизистых желез.

Как пример мутагенной редукции дополнительных органов полового аппарата можно привести кавказский вид *Circassina circassica* (Mousson 1863) (Hugromiidae), состоящий из 4 географически изолированных групп популяций (подвидов). У одной группы имеются и слизистые железы, и стилофор; у второй группы слизистые железы имеются, но стилофор отсутствует; у третьей –

слизистые железы отсутствуют, но стилофор имеется; наконец, у четвертой группы нет ни слизистых желез, ни стилофора (рис. 8 а–8 з). Существование, что никто никогда не видел особи с недоразвитым стилофором и/или слизистыми железами: указанные органы либо нормально развиты, либо полностью отсутствуют. Известен, правда, случай, который можно расценить как единственное исключение – это представитель монотипического рода *Leucarchaica rudimentifera* Schileyko et Pazylov 1990, обитающий на Ферганском хребте: у названного вида на одной стороне вагины располагается пара стилофоров традиционного для Hugromiidae строения, а на противоположной стороне – небольшой парный придаток, который, возможно, является рудиментом стилофоров (Шилейко, Пазылов, 1990). Если это так, следует признать, что постепенная редукция стилофоров также может иметь место, хотя не является общей тенденцией.

Другой пример: пара центральноазиатских видов *Archaica heptapotamica* (Lindholm 1927) – *Nanaja cumulata* Schileyko 1984, которые встречаются совместно (в пределах одного микробиотопа) и различаются единственным признаком: у первого из названных видов имеется пара стилофоров, находящихся на одной стороне вагины, у второго – две пары, сидящих на вагине симметрично (рис. 8д–8е). Сходная ситуация прослеживается в таксономически очень далеком от Hugromiidae семействе – Enidae: родственные роды *Multidentula*, *Improvista* и *Senaridenta* различаются главным образом наличием или отсутствием пениального аппендикса и/или дивертикула семяприемника во всех возможных сочетаниях (рис. 8ж–8и).



**Рис. 8.** Примеры “мгновенной” редукции придаточных органов полового аппарата: а–г – дистальные отделы полового аппарата четырех подвидов *Circassina circassica* [а – *C. c. circassica* (Бакуриани), б – *C. c. akramowskii* (Армения), в – *C. c. stephaniae* (Батуми), г – *C. c. simpla* (Нальчик)]; д, е – внешнее строение дистальной части женского отдела *Nanaja cumulata* (д) и *Archaica heptapotamica* (е) (Тянь-Шань, верхнее течение р. Пскем); ж–и – половой аппарат *Multidentulinae* (Enidae) [ж – *Multidentula* (Турция), з – *Improvisa* (Адджария), и – *Senaridentia* (Нагорный Карабах)].

Вместе с тем хорошо известны случаи постепенной редукции дополнительных органов, связанных с половым аппаратом. Вероятно, самый широко известный пример – исчезновение внутренних стилофоров у многих *Hugromiidae*. Так, в морфологическом ряду *Xeropicta* – *Leucozonella* – *Hugrohellicopsis* (Trichiinae) прослеживается редукция пары внутренних стилофоров; в ряду *Fruticocampylaea* – *Lindholmomneme* – *Chilanodon* – *Perforatella* (*Hugromiinae*) также наблюдается постепенное исчезновение внутреннего стилофора (рис. 9). Интересно, что такая постепенная редук-

ция касается только внутренних стилофоров, но никогда – внешних; последние, насколько удастся проследить, исчезают только сразу и полностью.

Необычный феномен “анатомической” изменчивости обнаружен у крайне своеобразного вида *Cylindrus obtusus* (Draparnaud 1805) (*Helicidae*: *Ariontinae*), обитающего в субнивальной зоне австрийской части Альп на высотах 1100–2680 м над ур. м. (рис. 10). Даже раковина этого вида, составляющего монотипический род, уникальна среди хелицид (она цилиндрическая, в отличие от прижатых или шаровидных раковин прочих членов



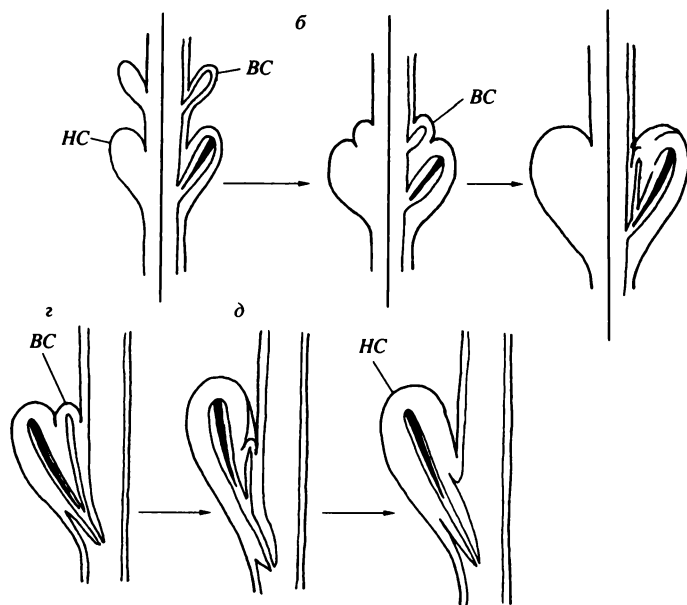


Рис. 9. Примеры постепенной редукции внутренних стилов у Hygromiidae: а-в – Trichiinae, з-е – Hygromiinae (а – *Xeropsis*, б – *Leucozonella*, в – *Hygrohelicopsis*, з – *Hygromia*, д – *Lindholmomneme*, е – *Perforatella*). Стрелы в стиловых зачернены.

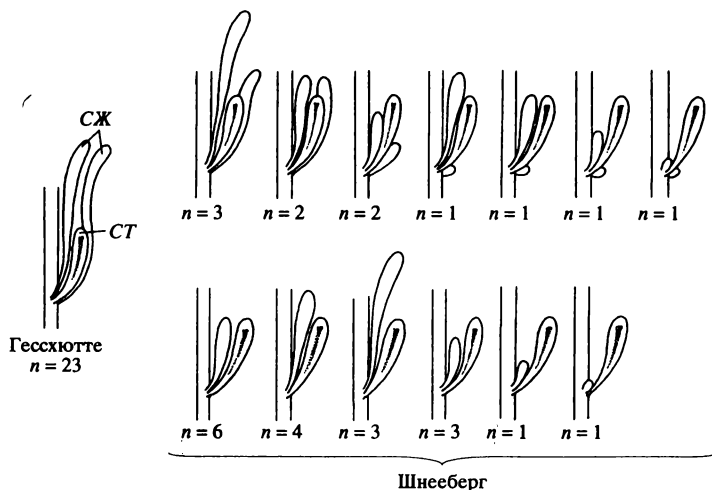


Рис. 10. Постепенная редукция слюнных желез у *Cylindrus obtusus*: а – исходное состояние (Гессхютте, Гезеузе, Штирия, южная Австрия, 1680 м над ур. м.), б – слюнные железы в разной степени редуцированы (гора Шнееберг, восточная Австрия, 1800 м над ур. м.). По: Schileyko et al., 1997. n – число анатомированных особей с изображенным вариантом строения.

семейства) и, возможно, также возникла мутагенным путем, поскольку ничего похожего в палеонтологической летописи Европы не известно. Поскольку вид не живет на высотах менее 1100 м, он представлен 57 полностью изолированными популяциями (Adensamer, 1937; Klemm, 1974). Добавим к тому же, что конхологическая изменчивость этого вида, как меж-, так и внутривидовая, крайне невелика. Мне довелось анатомировать несколько десятков улиток из 23 популяций, и обнаружилось, что в трех самых восточных популяциях в настоящее время идет ярко выраженный процесс постепенной редукции обеих слизистых желез (Schileyko et al., 1997; неопубликованные данные) при том, что стилофор у всех исследованных особей был нормально развит. У экземпляров из всех прочих популяций никаких следов редукции слизистых желез не обнаружено.

Изложенные факты позволяют высказать следующую гипотезу. Этапы эволюции *Stylomatopoda*, приводившие к возникновению de novo разнообразных придаточных органов репродуктивного тракта, в целом были завершены в геологическом прошлом (предположительно к середине кайнозоя). В настоящее время морфологическая эволюция имеет преимущественно, образно говоря, отрицательную направленность, поскольку выражается преимущественно в редукции тех или иных органов, включая раковину. Редукция осуществляется как за счет постепенных трансформаций органов от поколения к поколению, так и одномоментно, путем мутаций. Основная причина морфологических упрощений заключается в совершенствовании физиологических процессов (включая концентрацию ганглиев) и связанного с этим усложнением поведения животных.

Генеральное направление эволюции легочных моллюсков в целом может быть представлено как цепь явлений: первичная простота – морфологическое усложнение – физиологическое совершенствование – вторичное морфологическое упрощение на базе более совершенной физиологии и более сложного поведения.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Первоначальный текст статьи был существенно улучшен благодаря весьма конструктивным замечаниям, сделанным проф. Б.Р. Стригановой и Арк. А. Шилейко. Мне приятно выразить глубокую признательность названным коллегам.

Сокращения в иллюстрациях: А – аорта, А-1–А-5 – отделы аппендикса, АН – аксиальная нить, АТ – половой атриум, БЖ – белковая железа, В – вагина, ВА – ветвь полового ретрактора, прикрепляющаяся к аппендиксу, ВМ – вторичный

мочеточник, ВП – пениальная ветвь полового ретрактора, ВС – верхний (внутренний) стилофор, ГП – гермафродитный проток, ДСП – дивертикул протока семяприемника, ЖС – железа саркобелума, М – матка, НС – нижний (наружный) стилофор, ОП – отверстие почки, П – пеннис, ПА – пениальный аппендикс, Пе – перикард, ПМ – первичный мочеточник, По – почка, ПП – папила пениса, Пр – простата, ПСБ – папила саркобелума, ПСП – поток семяприемника, Р – ректум, РП – ретрактор пениса, РСБ – ретрактор саркобелума, РСП – резервуар семяприемника, С – семяпровод, СБ – саркобелум, СЖ – слизистые железы, СТ – стилофор, СФ – сперматофор, ШС – шип саркобелума, Э – эпифаллус.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М.С., 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 276 с.
- Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А., Подколдная О.А., Игнатьева Е.В., и др., 2000. Генные сети // Молекулярная биол. Т. 34. № 4. С. 533–544.
- Муратов И.В., Шилейко А.А., 1987. Функциональная морфология полового аппарата *Macrochlamys* и некоторые проблемы системы подотряда *Helixina* (*Pulmonata*) // Моллюски. Результаты и перспективы изучения. Л.: Наука. С. 57–59.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53. С. 30–46.
- Стеклов А.А., Цытович М.В., 1967. О находке неогеновых наземных моллюсков в долине Костанкол в Центральном Казахстане // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отделение геол. Т. 42. № 3. С. 108–119.
- Суворов А.Н., 1993. Вопросы функциональной морфологии устья пупиллоидных моллюсков (*Gastropoda Pulmonata*) // *Ruthenica*. V. 3. № 2. Р. 141–152.
- Четвериков С.С., 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. exper. биол. Сер. А, 2. С. 3–54.
- Юдин К.А., 1974. О понятии “признак” и уровнях развития систематики животных // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53. С. 5–29.
- Шилейко А.А., 1975. Особенности строения экскреторного аппарата *Pulmonata* в связи с разработкой системы подкласса // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука. С. 12–15. – 1976. Пути эволюции экскреторного аппарата *Pulmonata* и его филогенетическое значение // Зоол. журн. Т. 55. № 2. С. 215–225. – 1978. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea* // Фауна СССР. Нов. сер. № 117. Моллюски. Т. 3. Вып. 6. 384 с. – 1984. Наземные моллюски подотряда *Pupillina* фауны СССР (*Gastropoda, Pulmonata, Geophila*) // Фауна СССР. Нов. сер. № 130. Моллюски. Т. 3. Вып. 3.

- 399 с. – 1991. Вопросы филогении высших Pulmonata // *Ruthenica*. V. 1. № 1–2. С. 3–16.
- Шилейко А.А., Пазылов А.П., 1990. Направления эволюции Нугромиidae и описание нового рода из Средней Азии (Gastropoda, Pulmonata) // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 871–880.
- Adensamer W., 1937. *Cylindrus obtusus* (Draparnaud, 1805), seine relikthafte Verbreitung und geringe Variabilität, sowie zoogeographisch-phylogenetische Betrachtungen über alpine Gastropoden überhaupt // *Arch. Moll. Bd.* 69. S. 66–115.
- Baker H.B., 1955. Heterurethrous and aluacopod // *Nautilus*. V. 68. № 4. P. 109–112.
- Breure A.S.H., Eskens A.A.C., 1977. Observations on the formation of spermatophores in a bulimulid land snail, *Drymaeus canaliculatus* (Pfeiffer, 1845) (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) // *Netherlands J. Zool.* V. 27 (3). P. 271–276.
- Klemm W., 1974. Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich // *Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Klasse. Bd. 117. S.* 1–503.
- Lind H., 1973. The functional significance of the spermatophore and the fate of spermatozoa in the genital tract of *Helix pomatia* (Gastropoda: Stylommatophora) // *J. Zool. London.* V. 169. P. 39–64.
- Pilsbry H.A., 1900. On the zoological position of *Partula* and *Achatinella* // *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* V. 52. P. 561–567.
- Schileyko A.A., 1991. Taxonomic status, phylogenetic relations and system of the Helicoidea sensu lato (Pulmonata) // *Arch. Moll. Bd.* 120 (1989). № 4/6. P. 187–236. – 1998. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs // *Ruthenica*, Suppl. 2. Pt. 1. 1–127 p.; Pt. 2. 129–261 p. – 1999. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs // *Ruthenica*, Suppl. 2. Pt. 3. 263–436 p; Pt. 4. 437–564 p. – 2000. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs // *Ruthenica*, Suppl. 2. Pt. 5. 565–729 p.; Pt. 6. 731–880 p. – 2001. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs // *Ruthenica*, Suppl. 2. Pt. 7. 881–1034 p. – 2002. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs // *Ruthenica*, Suppl. 2. Pt. 8. 1035–1166 p.
- Schileyko A.A., Baminger H., Sattmann H., 1997. On the variability of the distal genital tract of *Cylindrus obtusus* (Draparnaud, 1805) (Gastropoda: Helicidae) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* № 99B. S. 535–538.
- Solem A., 1976. Endodontoid land snails from Pacific Islands (Mollusca: Pulmonata: Sigmurethra). Part I. Family Endodontoidae. // *Field Mus. Nat. Hist., Chicago.* 508 p. – 1983. Endodontoid land snails from Pacific Islands (Mollusca: Pulmonata: Sigmurethra). Part II. Families Punctidae and Charopidae, Zoogeography // *Field Mus. Nat. Hist., Chicago.* 336 p.
- Solem A., Yochelson E.L., 1979. North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic nonmarine snails // *Geol. Survey Professional Paper* 1072. 42 p.
- Tillier S., 1981. South American and Juan Fernandez succineid slugs (Pulmonata) // *J. Moll. Stud.* V. 47. P. 125–146.
- Van Goethem J.L., 1977. Révision systématique des Urocyclinae (Mollusca, Pulmonata, Urocyclidae) // *Ann. Mus. Roy. l'Afrique Centrale – Tervuren, Belg. Ser. In-8° Sci. Zool.* № 218. 355 p.
- Van Mol J.-J., 1970. Révision des Urocyclidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Anatomie – Systematique – Zoogéographie // *Ann. Mus. Roy. l'Afrique Centrale – Tervuren, Belg. Ser. In-8° Sci. Zool.* № 180. 234 p.
- Wiktor A., 1987. Spermatophores in Milacidae and their significance for classification (Gastropoda, Pulmonata) // *Malac. Abhandl. Staatl. Mus. für Tierkunde.* Bd. 12 (9). S. 85–100.
- Zilch A., 1959–1960. Euthyneura // *Ed. Wenz W. Handbuch der Paläozoologie.* Bd. 6. Teil 2. Berlin. 834 s.
- Zs.-Nagy I., Sakharov D.A., 1970. The fine structure of the procerbrum of pulmonate molluscs, *Helix* and *Limax* // *Tissue & Cell.* V. 2 (3). P. 399–411.

## DIRECTIONS AND MECHANISMS OF EVOLUTION OF TERRESTRIAL PULMONATE MOLLUSCS (PULMONATA, STYLOMMATOPHORA)

A. A. Schileyko

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

*e-mail: zoosoil@orc.ru*

Possible pathways of historical development of Pulmonata shells, excretory apparatus and reproductive tract are considered. Actual materials and morphofunctional analysis show that the reduction of shell is a widespread process among historically young and morphologically progressive gastropods in general, and pulmonates in particular. Evolution of the reproductive system is also expressed to a greater extent in a reduction of various accessory organs. The reduction may be progressive (in chain of generations) as well as instantaneous, i.e. mutagenous. The general trend of the evolution in terrestrial pulmonates may be represented by the following order of phenomena: initial simplicity – morphological complication – physiological improvement – secondary morphological simplification at a higher developmental level.