



УДК 594.381; 591.464.1

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СТИЛЕТОВ МОЛЛЮСКОВ РОДОВ *GYRAULUS* И *CHOANOMPHALUS* (PULMONATA: PLANORBIDAE)

ORGANIZATION OF STYLETS OF MOLLUSCS OF THE GENERA *GYRAULUS* AND *CHOANOMPHALUS* (PULMONATA: PLANORBIDAE)

Е.В. Солдатенко¹ и Т.Я. Ситникова²

E.V. Soldatenko¹ and T.Ya. Sitnikova²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: sold.zoo@mail.ru

²Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Улан-Баторская 3, 664033
Иркутск, Россия; e-mail: sit@lin.irk.ru

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: sold.zoo@mail.ru

²Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya Str. 3, 664033
Irkutsk, Russia; e-mail: sit@lin.irk.ru

РЕЗЮМЕ

Приведена подробная морфология стилетов моллюсков (Pulmonata: Planorbidae) у двух широко распространенных в Европе видов рода *Gyraulus* (*G. albus*, *G. borealis*) и двух видов рода *Choanomphalus* (*Ch. amauronius*, *Ch. rosmaessleri*) на основе данных сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Обсуждается значение строения стилетов в характеристике таксонов.

Ключевые слова: моллюски, морфология, стилет, систематика, *Choanomphalus*, *Gyraulus*

ABSTRACT

Morphological characters of stylets of mollusks (Pulmonata: Planorbidae) of two widely distributed species of the genus *Gyraulus* (*G. albus*, *G. borealis*) and two species of the genus *Choanomphalus* (*Ch. amauronius*, *Ch. rosmaessleri*) have been studied by Scanning Electron Microscope (SEM) in details and are described herein. The importance of the stylet morphology for the taxonomic descriptions is discussed.

Key-words: molluscs, morphology, stylet, taxonomy, *Choanomphalus*, *Gyraulus*

ВВЕДЕНИЕ

Среди таксонов семейства Planorbidae (в границах, принятых Старобогатовым [(1967, 1970; Старобогатов и др. 2004)] есть такие роды (*Anisus*, *Armiger*, *Choanomphalus*, *Gyraulus*, *Promenetus* и т.д.), моллюски которых имеют в копулятивном аппарате хитиновый стилет. Вопрос о значении этой структуры в таксономическом анализе неоднократно обсуждался в научной литературе, но мнe-

ния авторов не однозначны (Baker 1945; Hubendick 1958; Brown and Mandahl-Barth 1973; Meier-Brook 1964, 1983; Prozorova and Starobogatov 1997; Круглов и Солдатенко 2000; Ситникова и Тахтеев 2006). Так, Мейер-Брук (Meier-Brook 1983) и Браун (Brown 1998, 2001) утверждают, что в роде *Gyraulus* и у близкородственных ему родов, стилет по строению однороден и имеет кинжаловидную форму (dagger-like stylet) с широким основанием в виде подковы (horse-shoe shape). Исключение

составляют три вида – *G. rosmaessleri* (A. Schmidt, 1851), *G. riparius* (Westerlund, 1865) и *G. crista* (Linnaeus, 1758), – у которых стилет имеет форму небольшого “сапожного гвоздя” (hob-nail stylet). По мнению “Мейер-Брука (Meier-Brook 1983), “hob-nail” стилет возник за счет редукции его размеров, связанной с зауженным (по сравнению с другими гираулюсами) мешком пениса и потерей дистального расширения у препуциума. Мейер-Брук также считает, что сходные по морфологии стилеты у трех видов возникли независимо. Следует иметь в виду, что названия биноменов приводятся в соответствии со взглядами Мейер-Брука (Meier-Brook 1983), далее по тексту приведены названия биноменов, основанные на воззрениях Старобогатова (1970).

Недостаточная изученность стилетов у разных видов (особенности строения описаны примерно у 25 видов семейства), малые размеры и несовершенство методик (изучение с помощью светового микроскопа тотальных препаратов копулятивного аппарата) не позволяют прийти к единому мнению (Baker 1945; Hubendick 1958; Brown and Mandahl-Barth 1973; Meier-Brook 1964, 1983; Prozorova and Starobogatov 1997; Круглов и Солдатенко 2000; Brown 1998, 2001; Ситникова и Тахтеев 2006). На сегодняшний день изображения стилетов, выполненные в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), опубликованы лишь для 2 видов рода *Gyraulus* (Meier-Brook 1983) и одного вида из рода *Choanomphalus* (Röepstorff and Riedel 2004). Недостаток морфологических исследований нередко приводит к различиям в таксономических построениях. Одним из спорных вопросов является положение двух видов моллюсков в системе семейства Planorbidae – *Ch. rosmaessleri* (= *Planorbis rosmaessleri*) и *Ch. riparius* (= *Hippeutis riparius*), относимых или к роду *Gyraulus* (Hubendick 1957; Meier-Brook 1983) или к роду *Choanomphalus* (Старобогатов 1967), в рамках одного подрода *Lamorbis* Starobogatov, 1967. Позднее *Ch. rosmaessleri* был перенесен в подрод *Pseudogyraulus* Prozorova et Starobogatov, 1997, а *Ch. riparius* остался в рамках подрода *Lamorbis*.

В связи с этим, поставлена следующая основная задача – исследование при помощи СЭМ стилетов двух широко распространенных в Европе видов рода *Gyraulus* и одного массового в Байкале эндемичного вида рода *Choanomphalus* (подрод *Achoanomphalus* Lindholm, 1909) – *Ch. amauronius*

Bourguignat, 1862, а также европейского вида *Ch. rosmaessleri*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал хранится в коллекциях ЗИН РАН:

Ch. amauronius: № 27, оз. Байкал, станция Маритуй, против 1-й железнодорожной будки, к западу от станции 1772, на глубинах от 3 до 5 м, грунт галька, сб. Г.Ю. Верещагина, 5.08.1926; № 91, оз. Байкал, пос. Култук против Моло на глубинах от 1 до 5 м, грунт песок, сб. 364/6, Г.Ю. Верещагина, 19.07.1926.

Ch. rosmaessleri: № 10, Ставропольская губерния, р. Кума, колл. Фаусека; № 32, Польша, Познань, Цисле, повет Плесень, канава в лесу (Ciesle, pow. Pleszen, tow Wlesie), сб. Л. Бергера, 25.05.1961; № 35, Смоленская обл. Демидовский р-н, окрестности пос. Пржевальское, дер. Кировка, карьер у оз. Глубокое, сб. Е.В. Солдатенко, 1996.

G. albus: № 10, Ставропольская губерния, р. Кума, колл. Фаусека; № 107, Тверская обл., Ивановское водохранилище, сб. Ласточкина, 1935; № 163, Смоленская обл., Велижский р-н, дер. Бобовая Лука, р. Межа, сб. Е.В. Солдатенко, 21.08.2004.

G. borealis: № 82, Северный Урал, озеро, вливающиеся в р. Щучью (приток р. Оби), колл. Линдгольма, 22.06.1909.

Стилеты исследованы с помощью СЭМ HITACHI (Model S-570), измерение проведено на микрофотографиях с точностью до 0.001 мм с помощью программы ImagePro Plus для Windows. Перед получением изображения стилеты очищены слабым раствором бытового отбеливателя от тканей копулятивного аппарата, промыты в дистиллированной воде и 70% этиловом спирте, высушены и затем напылены платиной в вакуумной установке ионного напыления HITACHI IB-5. Методика обработки стилетов заимствована у П. Репсторфа (Röepstorff and Riedel 2004). Исследовано 24 экземпляра четырех видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стиллет *Ch. amauronius* представляет собой изящный полый конус, имеющий только одно отверстие в верхней части (Рис. 1А–F). Размер структуры колеблется от 65 до 72 μm (измерено

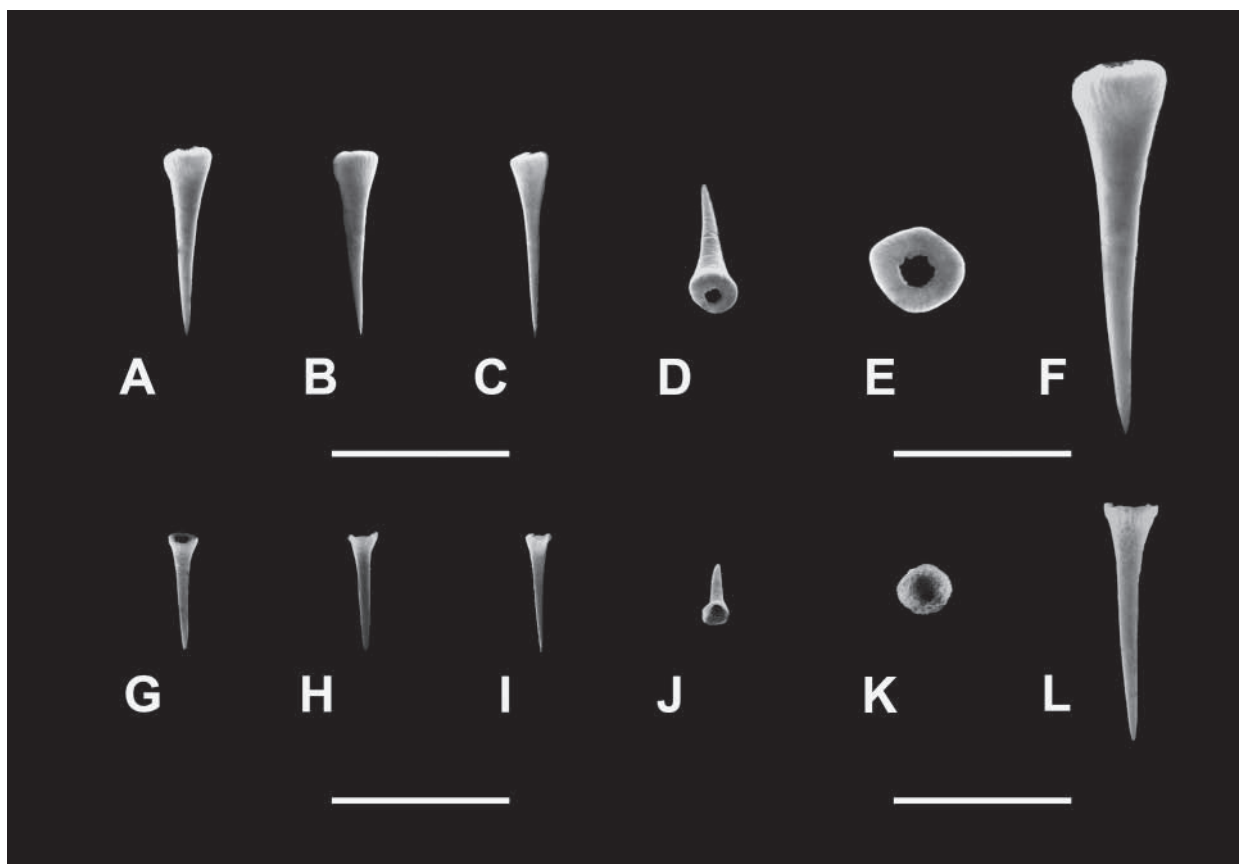


Рис. 1. Стилеты видов рода *Choanomphalus*: A–F – *Ch. amauronius*: A–C, F – виды с разных сторон; D – вид с проксимального конца; E – проксимальный полюс с отверстием; G–L – *Ch. rossmaessleri*: G–I, L – виды в разных сторон; J – вид с проксимального конца; K – проксимальный полюс с отверстием. Масштаб: A–D, G–J – 60 μm ; E–F, K–L – 30 μm .

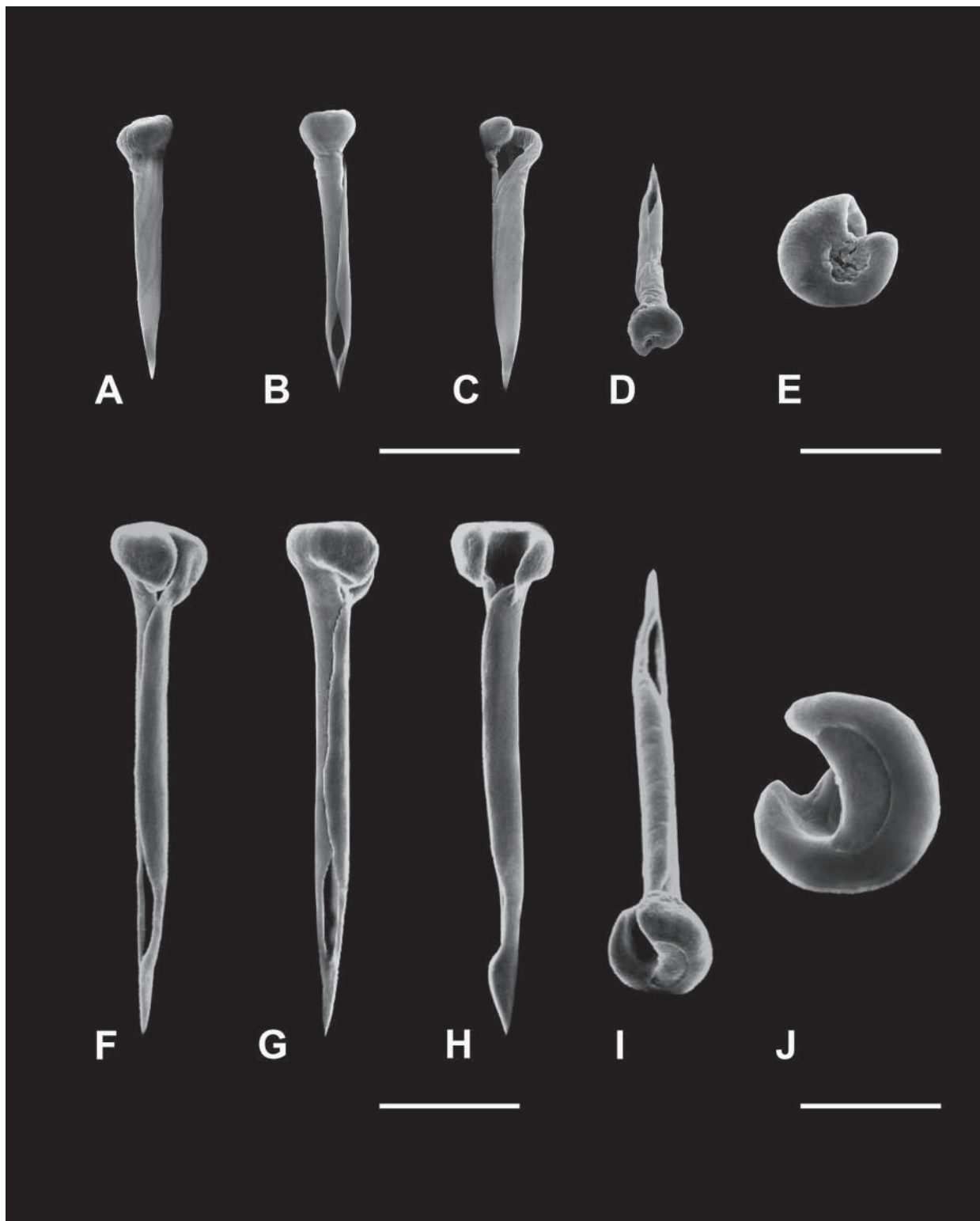
Fig. 1. Stylets of the species of genus *Choanomphalus*: A–F – *Ch. amauronius*: A–C, F – views from different sides; D – proximal view; E – proximal pole with the aperture; G–L – *Ch. rossmaessleri*: G–I, L – views from different sides; J – proximal view; K – proximal pole with the aperture. Scale bars: A–D, G–J – 60 μm ; E–F, K–L – 30 μm .

4 экз.). Проксимальная часть стилета утолщена, в виде скошенной головки с продольными, слабо выраженными полосами, максимальная ширина которой около 17 μm . Стенки ее толстые, составляют 3.5–5 μm . Отверстие округлое, его диаметр примерно 6 μm .

Стилет *Ch. rossmaessleri* (Рис. 1G–L) по форме такой же, как у *Ch. amauronius*, но приблизительно в 1.5 раза короче и составляет 40–47 μm (измерено 9 экз.). Проксимальная часть в виде “чаши” с продольными, не ярко выраженными полосами и тонкими стенками около 2–3 μm .

Рис. 2. Стилеты видов рода *Gyraulus*: A–E – *G. albus*: A – фронтально; B – вид со стороны нижнего отверстия; C – вид со стороны верхнего отверстия; D – вид с проксимального конца; E – проксимальный полюс с отверстием; F–J – *G. borealis*: F – фронтально; G – вид со стороны нижнего отверстия; H – вид со стороны верхнего отверстия; I – вид с проксимального конца; J – проксимальный полюс с отверстием. Масштаб: A–D, F–I – 60 μm ; E, J – 30 μm .

Fig. 2. Stylets of the species of genus *Gyraulus*: A–E – *G. albus*: A – frontal view; B – view from the side of the ventral aperture; C – view from the side of the dorsal aperture; D – proximal view; E – proximal pole with the aperture; F–J – *G. borealis*: F – frontal view; G – view from the side of the ventral aperture; H – view from the side of the dorsal aperture; I – proximal view; J – proximal pole with the aperture. Scale bars: A–D, F–I – 60 μm ; E, J – 30 μm .



Максимальный диаметр “чаши” около 9 μm , отверстия – 7–8 μm .

Стилет *G. albus* (O.F. Müller, 1774) представляет собой полую трубку с сильно развитой проксимальной частью, по форме напоминает “сапожный гвоздь”, т.е. нет резкого перехода от проксимального основания (“головки гвоздя”) к средней вытянутой части, ширина последней (11–13 μm) лишь в 2 раза меньше ширины основания (24 до 27 μm). Стилет всегда имеет 2 отверстия: верхнее, в проксимальной части и нижнее в дистальной, расположенные относительно друг друга под углом примерно 180° (Рис. 2А–Е). Длина стилета – 110–125 μm (измерено 7 экз.). Проксимальная часть стилета в виде головки с боковым отверстием, захватывающим тело стилета. Ширина проксимального отверстия – 12 μm , его длина 20 μm ; ширина дистального – 3.5–4 μm , его длина – 23–30 μm . На верхней стороне головки четко обозначено округлое место прикрепления папиллы (Рис. 2D–Е).

Стилет *G. borealis* (Loven in Westerlund, 1875) длиннее, чем у *G. albus* приблизительно в 2 раза и составляет 230–243 μm (измерено 4 экз.). Имеет крупную проксимальную часть больше похожую на набалдашник трости. Ширина “набалдашника” (40–45 μm) почти в 3 раза превышает ширину стилета в его средней части (14–16 μm). Как и у выше описанного вида, стилет имеет 2 отверстия, однако дистальное расположено слева от проксимального под углом примерно 90° (Рис. 2F–J). Дистальная часть стилета имеет ланцетовидную форму, размеры дистального отверстия – ширина 3–3.5 μm ; длина – 15–18 μm . Проксимальная – в виде большой головки, с глубоким отверстием, достигающим до центра проксимального отдела (Рис. 2I–J). Ширина отверстия – 15–17 μm , его длина 28–30 μm . На верхней стороне головки в форме большого полукруга хорошо видно место прикрепления к папилле (Рис. 2I–J).

Таким образом, исследование при помощи сканирующего электронного микроскопа показало, что стилет *Ch. rossmaessleri* более сходен со стилетом представителя рода *Choanomphalus* – *Ch. amauronius*. В одну группу их объединяет конусовидная форма, размеры не более 80 μm и имеющееся только одно округлое отверстие в проксимальной части. Вторая группа характеризуется стилетами в виде “гвоздя” или “трости”, более 100 μm в длину и двумя отверстиями: в проксималь-

ной и дистальной частях – представители рода *Gyraulus* (*G. borealis* и *G. albus*).

ОБСУЖДЕНИЕ

По форме и количеству отверстий стилеты у *Ch. amauronius* и *Ch. rossmaessleri* не отличаются от двух исследованных ранее глубоководных карликовых видов байкальских хоаномфалов – *Ch. bathybius* и *Ch. planorbiformis* (Röepstorff and Riedel 2004). Основное различие – это более тонкие стенки отверстия воронки у стилетов последних видов. Длина стилетов, несмотря на отсутствие специального анализа, явно коррелирует с размерами раковины. У видов *Ch. bathybius* и *Ch. planorbiformis* с диаметром раковины 2.03–2.25 мм и 1.74 мм, соответственно, длина стилетов изменялась от 27 до 31 μm (Röepstorff and Riedel 2004), тогда как у *Ch. rossmaessleri* с раковиной 4–5 мм в диаметре стилет крупнее, чем у предыдущих видов в 1.3–1.5 раза, и меньше во столько же раз, чем у *Ch. amauronius*, имеющем самую крупную из исследованных видов раковину, диаметром 6–8 мм.

Несмотря на близость размеров раковины у *G. albus* и *G. borealis* (у обоих видов 5–6 мм), стилет второго вида почти вдвое длиннее, чем у первого, кроме того, они различаются формой и шириной проксимального основания стилета и шириной его средней части. Общая форма стилета у вида *G. borealis* такая же, как у *G. euphraticus*, но проксимальное основание у последнего вида более резко переходит к средней, узкой части и, к тому же, снабжено ясно выраженными поперечными выемками (Meier-Brook 1983, figs. 26–28).

Таким образом, выявленные различия в форме и размерах проксимальной части стилетов, видимые благодаря электронной микроскопии являются, по нашему мнению, видоспецифичными.

Так как стилет – это составная часть копулятивного органа, то наблюдаемые морфологические различия стилетов двух групп отражают его функциональное назначение в процессе копуляции. У представителей рода *Gyraulus* стилет является продолжением пениса, т.е. каналом для передачи спермы партнеру и, одновременно, стимулирующей частью. У представителей рода *Choanomphalus* стилеты явно не несут функцию проведения спермы, а являются, скорее всего, только стимулирующей частью пениса.

Морфологические признаки изученных стилетов и других органных структур этих моллюсков планируется привлечь для уточнения таксономического состава рода *Gyraulus*, а также положения вида *Ch. riparius* в трибе Planorbini, объединяющей, согласно молекулярно-генетическим данным (Albrecht et al. 2007) пять родов: *Anisus* Studer, 1820, *Bathyomphalus* Charpentier, 1837, *Gyraulus* Charpentier, 1837, *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859 и *Planorbis* O.F. Müller, 1774.

БЛАГОДАРНОСТИ

В работе использована фондовая коллекция ЗИН РАН, которая имеет финансовую поддержку Миннауки и технологии РФ по Программе “Уникальные фондовые коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН, рег. № 2–2.20)”. Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам ЗИН – хранителю коллекции пресноводных моллюсков Л.Л. Ярохнович за помощь в работе и инженеру Т.К. Цогоеву за помощь в работе на СЭМ. Авторы благодарят двух анонимных рецензентов за предложения по улучшению рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Круглов Н.Д. и Солдатенко Е.В.** 2000. Новые данные о видах подрода *Gyraulus* рода *Anisus* Европейской части России и сопредельных территорий (Gastropoda: Planorbidae). *Ruthenica*, **10**: 113–120.
- Ситникова Т.Я. и Тахтеев В.В.** 2006. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) из горячих источников Прибайкалья. *Труды Биолого-почвенного факультета ИГУ*, **6**: 137–150.
- Старобогатов Я.И.** 1967. К построению системы пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **42**: 280–304.
- Старобогатов Я.И.** 1970. *Распространение моллюсков континентальных водоемов: Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов*. Издательство “Наука”, Ленинград, 371 с.

- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В. и Саенко Е.М.** 2004. *Моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий*. Издательство “Наука”, С.-Петербург, 492 с.
- Albrecht C., Kuhn K. and Streit B.** 2007. A molecular phylogeny of Planorboidea (Gastropoda, Pulmonata): insights from enhanced taxon sampling. *Zoologica Scripta*, **36**: 27–39.
- Baker F. C.** 1945. *Molluscan family Planorbidae*. Urbana, University of Illinois Press, 530 p.
- Brown D. S. and Mandahl-Barth G.** 1973. Two new genera of Planorbidae from Africa and Madagascar. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **40**: 287–302.
- Brown D.** 1998. Freshwater snails of the genus *Gyraulus* (Planorbidae) in Australia: the taxa of Tasmania. *Molluscan Research*, **19**: 105–154.
- Brown D.** 2001. Taxonomy, biography and phylogeny of the non-lacustrine African freshwater snails belonging to the genera *Ceratophallus* and *Afrogyrus* (Mollusca: Planorbidae). *Journal of Zoology. The Zoological Society of London*, **255**: 55–82.
- Hubendick B.** 1957. On the male copulatory organ in *Anisus*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **32**: 208–212.
- Hubendick B.** 1958. The development of the penial stylet in *Gyraulus* (Moll. Pulm.). *Arkiv för Zoologi*, **11**: 427–429.
- Meier-Brook C.** 1964. *Gyraulus acronicus* und *G. rossmaessleri*, ein anatomischen Vergleich (Planorbidae). *Archiv für Molluskenkunde*, **93**: 233–242.
- Meier-Brook C.** 1983. Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). *Malacologia*, **24**: 1–113.
- Prozorova L. A. and Starobogatov Y.I.** 1997. New species of the subgenus *Gyraulus* of the genus *Anisus* and *Gyraulus*-similar forms from Asiatic Russia (with notes on the classification of the genera *Anisus* and *Choanomphalus*) (Gastropoda: Planorbidae). *Ruthenica*, **7**: 39–50.
- Röepstorff P. and Riedel F.** 2004. Deepwater gastropods endemic to lake Baikal and sem study on protoconchs and Radulae. *Journal of Conchology*, **38**: 253–282.

Представлена 2 сентября 2008; принята 25 ноября 2008.