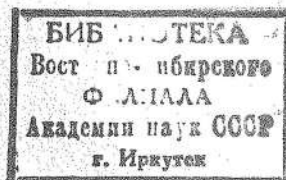


Редакционная коллегия:
Директор института профессор М. М. Кожов (ответственный редактор), проф. И. В. Николаев, доц. Е. В. Талалаев, доц. А. С. Фетисов (секретарь).



М. М. Кожов

К МОРФОЛОГИИ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ОЗ. БАЙКАЛ

Половые органы самки *Benedictiinae* (Prosobranchia, Mesogastropoda).

Женские половые органы у одного из видов *Benedictiinae*, именно у *Benedictia fragilis*, были исследованы еще В. Дыбовским (1875). Однако эти исследования очень не полны и полученные Дыбовским данные не могут вполне служить для целей сравнения *Benedictiinae* с другими Prosobranchia. Для этого необходимы более детальные исследования, которые и были мною предприняты. Основным материалом служили *Benedictia baicalensis*, *B. limnaeoides*, *Kobeltocochlea martensiana* и частично *Benedictia maxima*. Материал для исследования добывался из Байкала в течение круглого года и фиксировался различными смесями в зависимости от стоявших передо мною задач. Методы исследования, применяемые мною, уже описаны в статье о половых органах самцов (Кожов 1944) и поэтому говорить о них здесь нет надобности.

Яичники самок у всех видов *Benedictiinae* представляют собой железу, состоящую из сравнительно незначительного числа фолликулов, по своему строению весьма похожих на фолликулы семенников самца. Они занимают область 2 и 3 оборотов тела моллюска. У свежих экземпляров яичники резко выделяются снаружи по ярко-оранжевому цвету; при раздавливании из них вытекает густая желто-оранжевая масса. У *B. baicalensis*, *B. maxima* и *K. martensiana* отдельные лопасти яичника тесно придвинуты друг к другу и поэтому яичник имеет более компактный вид (рис. 1, ов), чем у *B. limnaeoides* и *B. fragilis*, у которых лопасти яичника длинные и удалены друг от друга, что придает ему вид сильно разветвленной пальцевидной железы. Стенки фолликулов яичника состоят из тонкой соединительнотканной перепонки, образующей как бы наружный футляр фолликула и из зачаткового эпителия, округлые клетки которого располагаются в один или несколько рядов (рис. 2 г. ер.).

Фолликулы яичника открываются в яйцевод, вначале заметно-расширенный, затем постепенно суживающийся. Яйцевод (рис. 1,

ovd) идет почти без извивов вперед вдоль колумеллы, проникает в мантийную складку и здесь переходит в очень объемистый железистый отдел полового пути, заканчивающийся на конце половым отверстием. Перед переходом в железистый отдел яйцевод оказывается связанным с околосердечной полостью (рис. 1, grg), хотя

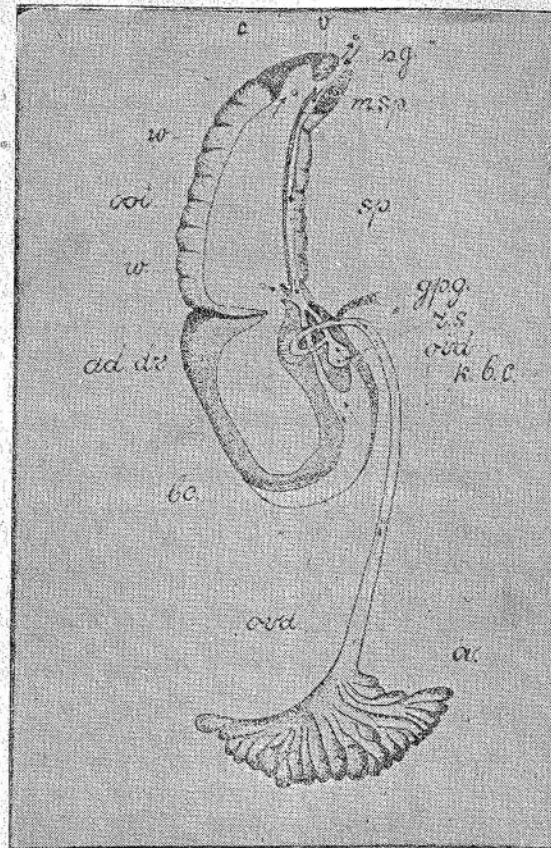


Рис. 1. Женские половые органы *Kobeltocochlea* Ув. 6. p. g.—половое отверстие; v—вестибюль, oot—проток для вывода яиц (оотип); w—железистые стенки оотипа в его средней и задней части, c—передняя часть оотипа, соответствующая коконовой железе других переднежаберников; sp—проток, принимающий сперму (влагалище); t.s—мускульная складка, отделяющая полость влагалища от полости оотипа; grg—рудимент гоноперикардального канала; t.s—семенной пузырек (reservoir); ovd—яйцепровод (oviduct); bc—копулятивная сумка (bursa copulatrix); k.b.c—отросток копулятивной сумки, направленный к семенному пузырьку.

эта связь и не является открытой: околосердечная сумка (перикардий) узким клином вытягивается по направлению к придаточной железе яйцевода (см. ниже) и затем незаметно переходит в узкий канал, ведущий к яйцеводу. Однако просвет этого канала заполнен вакуолизированными клетками на всем протяжении, а конец его вrostает в стенку яйцевода, не открываясь в полость последнего. Вероятно этот канал является рудиментом, так называемого, гоноперикардального канала, констатированного и у некоторых других Prosobranchia.

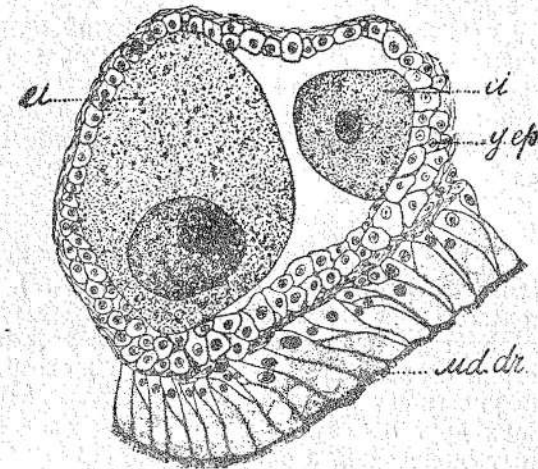


Рис. 2. Один из фолликулов яичника *Kobeltocochlea*; ei—созревающие яйца; g. ep—зачатковый эпителий; md.dr—эпителий печени. Ув. 240.

Стенки яйцевода состоят из одного слоя невысоких цилиндрических клеток, густо снабженных длинными ресничками, с круглыми, базально расположенными ядрами. Клетки имеют явно железистый характер и на дистальных концах многих из них видны вакуолы со светлым неокрашивающимся содержимым. Эпителий яйцевода снаружи покрыт слоем кольцевых мышц, на котором лежит тонкий слой плоского эпителия.

Конечный железистый отдел полового пути у всех исследованных видов представляет собой очень объемистое, слегка вогнутое, образование (рис. 1, ad. dr, w, oot, c, v), занимающее значительную часть мантийной полости и тесно прижатое к правой стенке последней. Дыбовский (1875) у *B. fragilis* назвал весь этот отдел маткой. Однако эта «матка» представляет собой довольно сложный комплекс желез и придатков и лишь снаружи кажется единым органом. Задняя, очень расширенная, часть этого образования (рис. 1, ad. dr) представляет собой у всех *Benedictiinae* массивный,

угловато-яйцевидной формы железистый придаток, который целесообразно назвать придаточной железой, являющейся аналогом простаты самцов как по своему положению, так и по гистологическому строению. Сзади эта железа граничит с пилорическим отделом желудка, слева — с задней кишкой и почкой. Спереди придаточная железа прирастает к массивному железистому отделу собственно полового пути. Этот железистый отдел содержит два, связанных между собою продольной щелью, протока: один из них, более узкий, идет вдоль периферии железистой массы и просвечивает снаружи (рис. 1, 4, sp), второй, очень обширный, в виде щели с разветвлениями к периферии, проходит в центре железистой массы (рис. 1, 4, oot). Как будет показано ниже, узкий периферический проток служит для приема спермы самца при спаривании, широкий же для хранения и вывода оплодотворенных яиц во время их откладки. Этот последний проток в дальнейшем я буду называть оотипом. Перед половым отверстием (рис. 1, pg) оба протока сливаются в один общий короткий проток, который можно назвать вестибулем (рис. 1, v).

Принимающий сперму проток образует позади два мешковидных выпячивания: копулятивную сумку (*bursa copulatrix*, рис. 1, bc) и семеприемник (*semisacculus seminis*, рис. 1, rs), лежащие на придаточной железе. Перейдем к более подробному рассмотрению указанных выше отделов и придатков женского полового пути.

Изучение серии срезов через придаточную железу всех исследованных видов указывает на ее трубчатое строение (рис. 3). Стенки тесно лежащих друг около друга трубочек с узким просветом построены из цилиндрических, с округлыми ядрами, ресничных железистых клеток, между которыми включены опорные клетки. Протоплазма клеток включает многочисленные капельки и зерна секрета, окрашивающиеся железным гематоксилином с эозином в фиолетовый, а при окраске по Блохману в яркооранжевый цвет. Между железистыми трубочками залегают тонкие соединительнотканые прослойки. Снаружи железа одета плоским эпителием мантии, под которым залегают слой соединительной ткани и мышечные волокна. Мышечные волокна пробегают в различных направлениях также и в центральной части железы. Внутри придаточной железы располагается широкая продольная щелевидная полость, выстланная высоким ресничным железистым эпителием; в эту щель и изливается секрет трубочек. В передней части железы щель несколько сужается и формируется в широкий проток, который открывается в проток оотипа в непосредственном соседстве с протоком, принимающим сперму.

Придаточная железа, как отмечено, тесно срослена с лежащей впереди железистой массой оотипа и прикрывает заднюю часть последнего; лишь очень тонкая соединительнотканная прослойка отделяет их друг от друга, причем в иных местах трубочки и петли придаточной железы проникают далеко вглубь железистой массы стенок оотипа.

Снаружи придаточная железа и оотип хорошо различаются друг от друга по характеру поверхности и по цвету. Поверхность придаточной железы ровная, у живых особей светлорозового цвета, у фиксированных стекляннo-матового, тогда как поверхность оотипа красноватая и, кроме того, пересечена резко выраженными поперечными бороздами.

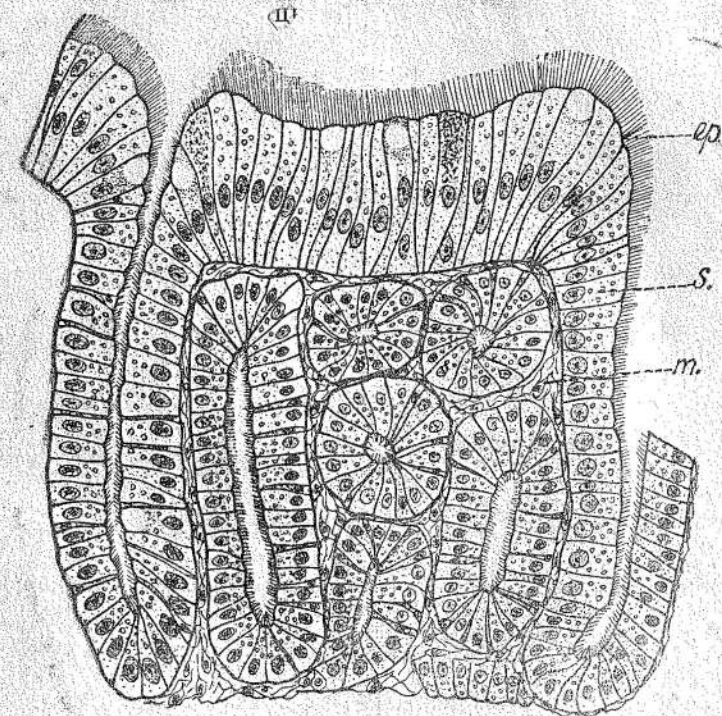


Рис. 3. Часть среза через придаточную железу *Kobeltocochlea*. Ув. 480. ep — эпителий центральной полости железы; m — соединительнотканые прослойки; s — секреторные клетки.

Массивные стенки оотипа (рис. 4, dr) представляют собою также трубчатую железу, но, в отличие от придаточной железы, значительно более плотную. Проток оотипа выстлан изнутри эпителием, состоящим из очень высоких клеток с овальными ядрами и с длинными ресничками. Этот эпителий без перерывов переходит в эпителий протока, принимающего сперму (рис. 4, sp), но здесь он становится более низким.

Почти всегда железистая масса стенок оотипа выполнена огромным количеством секрета в виде массы крупных и мелких капель, выполняющих как узкие просветы трубочек, так и плазму клеток. Обилие секрета сильно затрудняет установление истинной

картины гистологического строения железистых стенок оотипа; границы между клетками всегда очень неясны и на препаратах можно видеть обычно лишь овальные и круглые ядра, располагающиеся вдоль соединительнотканых прослоек, ограничивающих трубочки железы.

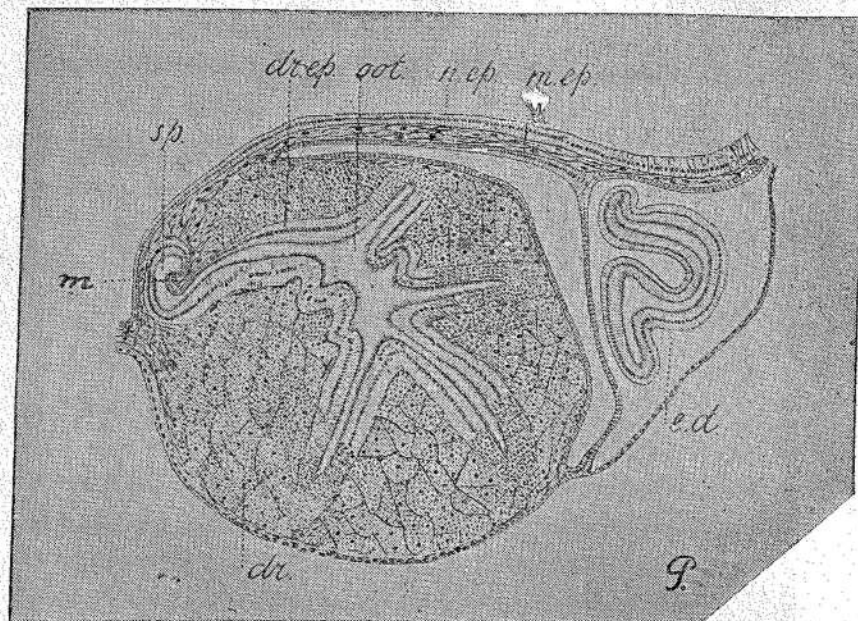


Рис. 4. Поперечный разрез через оотип и прилегающие органы *Kobeltosochlea*. Ув. 40, oot—канал для вывода яиц (оотип); dr—железистая масса оотипа; sp—канал, принимающий сперму (вагалище); m—продольная мускульная складка, отделяющая полость оотипа от полости вагалища; drep—эпителий, выстилающий полость оотипа; p. ep—эпителий почки; m. ep—эпителий мантии; e. d—задняя кишка.

Железистая масса стенок оотипа физиологически не однородна в отдельных своих частях, на что указывают различия в отношении к окраске вырабатываемого ими секрета. В ней ясно намечаются два отдела: задний (рис. 1, w), более обширный, прилегающий к придаточной железе, и передний (рис. 1, c) более короткий, граничащий впереди с вестибулом.

При окраске железным гематоксилином с эозином, зерна и капли секрета заднего отдела оотипа окрашиваются, в общем, в яркорозовый цвет, при окраске по Блохману в лимонно-желтый, но с различными оттенками и переходами от зеленоватого до слабооранжевого. Обычно, при окраске по Блохману, наблюдается такая картина: капли секрета в просветах трубочек железы принимают лимонно-желтую окраску, в плазме же клеток они варьируют в окраске от зеленоватого и даже синего до лимонно-желтого. Повиди-

мому эти вариации соответствуют различным стадиям созревания секрета. В плазме клеток эпителия, выстилающего проток переднего отдела оотипа, обычно также много капель секрета, окрашивающихся в светлозеленый и лимонно-желтый цвета. Однако в эпителии встречаются также клетки с мелкозернистой плазмой и светлыми, слабо окрашивающимися вакуолами, а в части, прилегающей к протоку, принимающему сперму, изредка встречаются сильно вытянутые колбовидно-вздутые клетки, секрет которых окрашивается в яркомалиновый цвет (слизистые одноклеточные железы). При окраске муцикармином секрет железистых клеток переднего отдела оотипа принимает очень темную окраску, иногда окрашивается почти в черный цвет, а секрет бокаловидных слизистых клеток эпителия—в малиновый.

Передний отдел оотипа занимает небольшой участок перед вестибулом (рис. 1, c). Железистая масса его стенок по отношению к окраске отлична от заднего отдела и очень сходна с придаточной железой. При окраске железным гематоксилином с эозином зерна секрета принимают здесь интенсивно фиолетовый цвет, а при окраске по Блохману—яркооранжевый и красноватый. Различия между этими двумя отделами можно обнаружить, если рассматривать оотип с поверхности в свежем, не фиксированном состоянии: передний отдел отграничен от заднего довольно глубокой косой бороздой, несколько вздут и более ярко окрашен, чем задний отдел. У *K. martensiana* этот передний отдел занимает несколько большее пространство, чем у *B. baicalensis*, сильнее вздут и более резко отграничен от заднего отдела.

Принимающий сперму проток (рис. 1, 4, sp.) выстлан эпителием, состоящим из очень низких ресничных клеток; эпителий подстилается слоем кольцевых мышц и соединительнотканными волокнами. Иногда удавалось обнаружить значительные скопления сперматозоидов в этом протоке.

Выше я назвал вестибулом конечный отрезок железистого отдела полового пути, в котором оба протока—принимающий сперму и яйцевыводной (оотип), сливаются вместе (рис. 1, v). Отрезок этот очень короткий, полость его в поперечном разрезе имеет форму полумесяца и выстлана ресничным эпителием, образующим многочисленные складочки (рис. 5, 6). Среди клеток эпителия вестибуля довольно много слизистых. Стенки вестибуля (рис. 5) очень толстые; они образованы из пучков и групп соединительнотканых и мышечных клеток.

Продольная складка, отделяющая принимающий сперму проток от протока оотипа (рис. 1, 4 m, msp), доходит до вестибуля. При ее замыкании принимающий сперму проток может полностью изолироваться от оотипа, в обычное же время оба протока связаны между собою всегда хорошо выраженной щелью.

Принимающий сперму проток, продолжаясь назад за пределы оотипа, переходит на придаточную железу, полностью замыкается и разветвляется на 2 канала. Один из них, более длинный, идет

назад, глубоко погружается в железистую массу придаточной железы, затем выходит на поверхность последней, расширяется и образует длинный и обширный мешок—копулятивную сумку, располагающуюся по периферии придаточной железы и охватывающую ее задний конец (рис. 1, bc). Второй канал, более короткий, идет также назад, но ближе к периферии придаточной железы и снаружи просвечивает. Он принимает в себя проток яйцеводной трубки и вскоре образует небольшой слепой мешочек, семеприемник (рис. 1, gs).

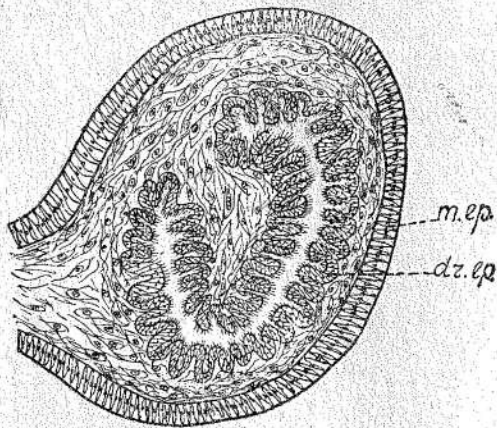


Рис. 5. Поперечный разрез через влагалище *Kobeltosochlea*. Ув. 60
m. ep.—эпителий мантии; dz. ep.—железистый эпителий, выстилающий полость влагалища.

У *Benedictia* семеприемник овальной формы, неглубоко вдавлен в придаточную железу и потому легко обнаруживается при препарировании; проток его (шейка), в который впадает яйцевод, довольно длинный; у *Kobeltosochlea* семеприемник почти сферический, относительно меньших размеров, чем у *Benedictia*, с более короткой и широкой шейкой, глубоко погружен в железистую массу придаточной железы и обнаруживается лишь при разрушении поверхности последней, а также на срезах.

Стенки копулятивной сумки у всех исследованных видов построены из лишенных ресничек, очень высоких, вздутых на концах, клеток с сильно зернистой плазмой и базально расположенными крупными ядрами. Совершенно ясен железистый характер этих клеток, отделяющих в полость мешка секрет, окрашивающийся эозином в розовый цвет. Снаружи сумка одета слоем соединительной ткани с большим количеством мышечных волокон. Проток сумки выстлан ресничным эпителием.

Во многих случаях у особей, фиксированных в сентябре, удавалось обнаружить в полости копулятивной сумки и в протоке ее сперматозоиды, иногда в огромном количестве, но какой либо правильности в ориентации их головок не наблюдалось.

Следует отметить, что у всех исследованных видов *Benedictiinae* копулятивная сумка дает вырост, идущий вперед по периферии придаточной железы и достигающий семеприемника (рис. 1, kbc). Форма и величина этого выроста варьирует. Иногда он широкий и короткий, иногда узкий и длинный в виде канала. Конец его всегда плотно прилегает к стенке семеприемника, с которой и срастается. Канал хорошо прослеживается как при анатомировании животного под биноклем, так и на серии срезов. Однако при изучении почти 20 серий лишь в одном случае удалось (у *B. baicalensis*) наблюдать открытую связь полости этого канала с полостью семеприемника; во всех других случаях он оказался слепо замкнутым и сросшимся со стенками последнего. Стенки этого канала построены из таких же лишенных ресничек, вздутых на концах, клеток, как и полость собственно копулятивной сумки.

Стенки семеприемника состоят из цилиндрических высоких клеток и окружены снаружи сильным мышечным слоем. Полость его почти всегда бывает сплюснута набитой сперматозоидами, головки которых направлены к стенке.

Яйцевод (рис. 1, ovd) перед переходом в железистый отдел полового пути идет сначала рядом с придаточной железой, между ней и колумеллярной мышцей, затем круто поворачивает влево к придаточной железе, заходит на ее поверхность, делает здесь крутую петлю и впадает в широкую шейку семеприемника с левой стороны последнего. Перед этой петлей к яйцеводу подходит уже упоминавшееся выше узкое клиновидное выпячивание перикардия, формирующееся в лишенный просвета канал, (рис. 1, gpg), врастающий в стенку яйцевода, но не открывающийся в него. В области петли яйцевод одет в соединительнотканную капсулу, тесно окруженную разрастаниями эпителия рядом лежащей почки, и имеет вид широкой плоской дуги, плотно прижатой к тканям придаточной железы. Полость яйцевода в петле довольно заметно расширяется и образует продольные складки.

Функциональное значение описанных образований женского полового пути *Benedictiinae* заключается, повидимому, в следующем. Сперма, изливаемая во время спаривания самцом, идет по принимающему сперму протоку, который в это время полностью изолируется от полости оотипа благодаря продольной спиральной складке, и играет таким образом роль влагалища. Затем сперма проникает в копулятивную сумку, а может быть одновременно и в семеприемник. В сумке она некоторое время, вероятно очень непродолжительное, хранится; затем, по мере опораживания семеприемника, перекочевывает в последний. В семеприемнике сперма хранится круглый год. Зрелые яйца из яйцевода проникают в довольно широкую шейку семеприемника; в этот момент, благодаря

сокращению мышечных стенок семеприемника, из него выдавливается порция сперматозоидов, которые и оплодотворяют яйца. Оплодотворенные яйца выводятся в полость оотипа, где, нужно полагать, некоторое время задерживаются и потом откладываются в формирующиеся уже во внешней среде коконы. Некоторые соображения о значении придаточной железы и железистых стенок оотипа будут высказаны ниже, при обсуждении результатов исследований.

В любое время года в фолликулах яичников всех видов *Benedictiinae* можно обнаружить яйца, находящиеся на различных стадиях развития, в том числе и вполне сформированные (рис. 2, е). Таким образом, нужно полагать, что яичники у байкальских *Benedictiinae* находятся в деятельном состоянии в течение круглого года.

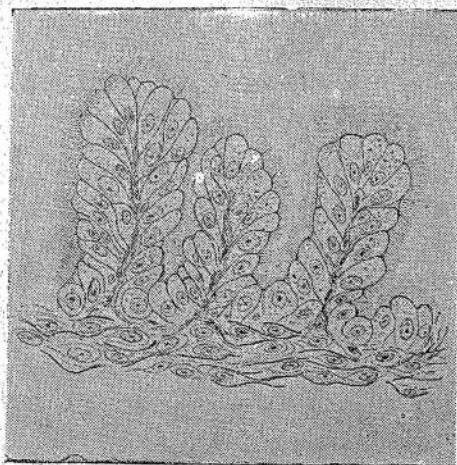


Рис. 6. Железистый эпителий, выстилающий полость влагалища. Ув. 480.

Вполне выросшее яйцо у всех исследованных видов сферической формы крупное (до 0,2 мм в диаметре), хорошо различимо невооруженным глазом, в свежем состоянии желтого цвета. Крупное, округлое ядро яйца сдвинуто несколько к периферии. Внутри ядра (у неоплодотворенного яйца) покоится крупное ядрышко, состоящее из двух частей, хорошо отграниченных друг от друга: одна из них, более крупная, слабо окрашивается гематоксилином, тогда как другая—меньшая, образующая как бы шапочку на одном из полюсов первой, окрашивается очень интенсивно. Повидимому мы имеем здесь дело с двумя ядрышками, слитыми в одну массу. Двойственность ядрышка обнаруживается и в молодых растущих яйцах. Протоплазма яйца содержит массу желточных зерен.

В каждом фолликуле обнаруживается обычно несколько яиц (точнее—овогоний) различных стадий роста. Некоторые из них слабо выделяются среди клеток зачаткового эпителия, другие, более крупные, прилегают к эпителию лишь своей базальной поверхностью, вся же остальная часть занимает почти весь просвет фолликула. Как неоплодотворенное яйцо, так и свежее-отложенное оплодотворенное не имеет никаких особых оболочек; лишь самый наружный слой зернистой плазмы несколько уплотнен и неясно выделяется от остальной плазмы яйца.

В яйцах, развивающихся в фолликулах, мне ни разу не пришлось наблюдать деления созревания, зато таковые удалось наблюдать в яйце, только что отложенном. В мае месяце мне случилось застать одну из самок *B. baicalensis*, выловленную накануне и помещенную в аквариальную банку, за откладкой яйца. Яйцо было тотчас же зафиксировано сулемой с уксусной кислотой и затем из него была приготовлена серия срезов. На срезах было обнаружено, что яйцо переживает начальную стадию анафазы повидимому первого деления созревания. Деление происходило вблизи одного из полюсов клетки, более светло окрашенного и почти свободного от желточных зерен, тогда как остальная масса яйца была наполнена густо рассеянными зернами и глыбами желтка, окрашивающимися гематоксилином в черный цвет.

При откладке яиц самка строит отдельный кокон для каждого яйца. Кокон (рис. 7) у всех видов *Benedictiinae* имеет форму круглой подушечки диаметром у *B. baicalensis* в 3—4 мм и высотой 2 мм, у *B. limnaeoides* несколько меньшей величины. Плоское основание кокона приклеивается к субстрату (камень, раковина другого моллюска и т. д.). У *K. martensiana* поверхность кокона морщинистая, у остальных гладкая. Стенки кокона состоят из полупрозрачной желтоватой тонкой пленочки, внутренность его выполнена светлой, белковой массой. В этой массе и помещается яйцо, просвечивающее через стенку кокона. Обычно коконы встречаются группами по 5—10 и более штук, тесно придвинутых друг к другу.

В момент откладки яйца, из полового отверстия самки сначала вытекает капля вязкой жидкости, которая разливается на поверхности субстрата и становится основанием будущего кокона; затем тотчас же откладывается яйцо, густо поливаемое белковой массой. Как образуется стенка кокона наблюдать не удалось. Только что

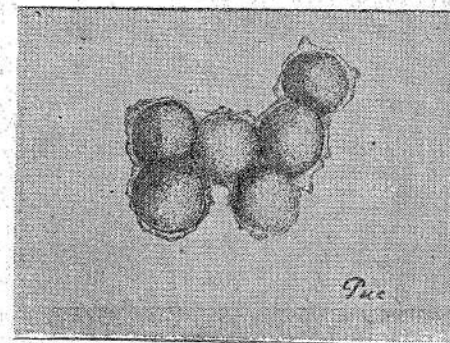


Рис. 7. Кокон *Benedictia baicalensis*. Ув. 3.

отложенный кокон светложелтого цвета, затем он становится бурым. За один прием, длящийся часами, самка может отложить до десятка и более коконов, которые она и располагает в один ряд или кучкой.

Почти в любое время года, и особенно много ранней весной, можно обнаружить в Байкале только что отложенные коконы различных видов *Benedictiinae*, а также старые, в которых лежит уже зародыш. Все развитие зародыша происходит в коконе и из него выходит вполне сформированный крошечный моллюск. Продолжительность развития не была установлена.

Процесс спаривания у всех видов *Benedictiinae* проходит осенью; начинается он, повидимому, еще в сентябре, продолжается в октябре и может быть частично в ноябре. Откладка яиц начинается зимой, а может быть и сразу после спаривания, но так как наибольшее количество свежих кладок обнаруживается в мае — июне, нужно полагать, что массовая откладка яиц приурочена все же к весне.

Оба рода *Benedictiinae*—*Benedictia* и *Kobeltocochlea* по строению женских половых органов оказались очень сходными между собою. Различия между ними не существенны и сводятся лишь к тому, что семеприемник у самок *Kobeltocochlea* меньших размеров, шейка его (проток) короче и шире, погружен он глубоко в железистую массу придаточной железы, тогда как у *Benedictia* он овальный, более крупный, с относительно длинной шейкой, лежит ближе к поверхности придаточной железы и просвечивает.

В поисках близких к *Benedictiinae* по строению половых органов групп, мы должны совершенно исключить низших *Prosobranchia* (*Archaeogastropoda*), характеризующихся примитивностью строения и рядом особенностей (отсутствие копулятивного органа у многих семейств, непосредственная связь половых органов с почкой и т. д.). Но и среди *Mesogastropoda* сходным с *Benedictiinae* половым аппаратом обладают, как уже было ранее отмечено, лишь некоторые роды сем. *Hydrobiidae*, отчасти *Micromelaniidae* и *Assimineidae*. Все три упомянутых семейства относятся к надсемейству *Rissoacea*. К сожалению, до сих пор совершенно не исследовано семейство *Rissoidae*, которое является центральным в обширной группе *Rissoacea*.

Среди изученных анатомически *Hydrobiidae* наиболее близкими к *Benedictiinae* по строению женских половых органов, как и мужских, оказываются *Lithoglyphus patricoides*, затем *Hydrobia ventrosa*, *H. ulvae*, а также виды рода *Lartetia*. Эти роды относятся к подсемейству *Hydrobiinae*.

Мы не можем провести сравнение *Benedictiinae* с американскими *Hydrobiidae* (подсемейство *Amnicolinae*), женский половой аппарат которых совершенно не изучен.

Из семейства *Micromelaniidae* лишь каспийские роды (*Micromelania*, *classiniola*), согласно моим, еще не опубликованным данным, имеют значительное сходство по женскому половому аппара-

ту с родом *Hydrobia*, а через него с *Lithoglyphus* и *Benedictiinae*, тогда как байкальские (род *Baicalia*) по строению женских половых органов резко отличаются. Что касается семейства *Assimineidae*, то по половой системе оно стоит дальше от перечисленных выше родов *Hydrobiidae*, чем каспийские роды *Micromelaniidae*.

Еще Зимрот (1904) указывал на трудности в проведении гомологии между различными отделами женского полового аппарата у различных групп *Prosobranchia*. Несмотря на значительное количество новых работ, посвященных строению половых органов *Gastropoda*, выполненных за последние 30 лет, трудности эти не исчезли, т. к. физиологическое значение многих придатков полового аппарата далеко не выяснено полностью, да и морфологически они в большинстве случаев недостаточно исследованы.

Для понимания значения придатков женского полового аппарата у *Prosobranchia*—*Mesogastropoda* большое значение имеют *Neritidae*, относящиеся к *Archeogastropoda*.

Как известно, у некоторых *Neritidae* конечный отдел яйцевода, расчленяется на два совершенно самостоятельных протока: яйцевыводной, служащий для вывода яиц (оотип по терминологии Тиле) и так называемое влагалище, служащее для введения спермы при спаривании. В проксимальной части оба эти протока соединены между собою каналом. Толстые стенки яйцевыводного протока оотипа состоят из железистой массы, которая по предположениям авторов выполняет двойную функцию: в проксимальной части она является белковой железой, в дистальной—скорлуповой; та и другая части морфологически друг от друга не обособлены; кроме того, у выводного отверстия оотипа *Neritidae* имеется особый слепой карман с железистыми стенками, который обозначается то как матка (*uterus*), то как коконовая железа. Принимающий сперму проток (влагалище), который Тиле расценивает как остаток правой почки, в проксимальной части дает у *Neritidae* два мешковидных выпячивания: копулятивную сумку и семеприемник.

У *Hydrobiidae*, свойственный *Neritidae* тип женского полового аппарата видоизменяется в различной степени. У некоторых из родов оба протока (принимающий сперму и выводящий яйца), как и у *Neritidae* являются самостоятельными, соответственно чему и половых отверстий два; но в тоже время протоки на всем протяжении срастаются друг с другом в единую массу, которую часто авторы и называют маткой. У большинства же родов оба протока показывают тенденцию к слиянию, вследствие чего половое отверстие лишь одно, хотя полного слияния может не быть и протоки могут сохранять некоторую самостоятельность.

Так, у азиатского рода *Hypsobia* (Робсон, 1921) оба протока, принимающий сперму и яйцевыводной (оотип), полностью сохраняют самостоятельность, соответственно чему и половых отверстий два. У *Lithoglyphus*, *Hydrobia* и *Lartetia* также, как и у *Benedictiinae*, половое отверстие одно, но позади него половой проток раздваивается на узкий, принимающий сперму, и широкий, с желези-

стыми стенками, яйцевыводной (оотип), причем оба эти протока по всей своей длине сообщаются друг с другом продольной щелью, которая может замыкаться во время спаривания, благодаря продольной замыкающей складке. Переходной в этом отношении является «*Hydrobia*» *jenkensi* Smith, (форма недостаточно выясненного систематического положения, живущая в пресных и солоноватых водах атлантического побережья Европы). У этого вида (Робсон, 1920, Круль, 1935) половых отверстий два, но сообщение между протоком, принимающим сперму и оотипом имеет место на значительном протяжении. У рода *Bithynia*, а также повидимому у *Bythinella* (Брегенцер, 1915) и у *Mysorella* (Сешайя, 1930), принимающий сперму и яйцевыводной протоки обладают меньшей самостоятельностью, т. к. продольная замыкающая складка выражена слабо. Наконец, у *Assimineae* (Круль, 1935) оба протока слиты в один полностью.

Положение двух слепых придатков протока, принимающего сперму, именно копулятивной сумки и семеприемника, свойственных *Neritidae*, у родов *Lithoglyphus*, *Hydrobia*, *Lartetia* и у *Benedictiinae* совершенно одинаковое. В этом отношении особенно близкое сходство наблюдается между *Lithoglyphus* и *Kobeltocochlea*.

Положение и форма указанных придатков у обоих родов почти тождественны. Копулятивная сумка у *Lithoglyphus*, по моим наблюдениям у экземпляров *L. naticoides* из р. Дона, как и у всех *Benedictiinae*, лежит на периферии придаточной железы и дает вырост вперед, срастающийся со стенкой семеприемника; проток сумки глубоко погружен в железистую массу придаточной железы, семеприемник мал и тоже погружен, его короткая и широкая шейка принимает проток яйцевода в том же месте, как и у *Benedictiinae*.

Нет сомнения в том, что оба указанных выше придатка, лежащие на придаточной железе, морфологически принадлежат к принимающей сперму части конечного отдела полового пути и являются резервуарами для спермы, причем задний и более крупный из этих придатков (*bursa copulatrix*) служит таким резервуаром в период спаривания, а передний, небольшой (*receptaculum*)—постоянным местом хранения спермы (у *Benedictiinae* в течение всего года). Однако роль копулятивной сумки, повидимому, не исчерпывается только временным принятием спермы. В любое время года у *Benedictiinae* она оказывается деятельной, причем ее железистые, лишенные ресничек, клетки интенсивно вырабатывают эозинофильный секрет. Можно предположить, что копулятивная сумка служит не только временным резервуаром спермы, как указывает Круль для *Lithoglyphus*, но и вырабатывает секрет, необходимый для сохранения жизнедеятельности сперматозоидов, хранящихся в семеприемнике. Зейбольд (Seibold 1904) указывает, что у *Lartetia* копулятивная сумка вырабатывает секрет, идущий на питание сперматозоидов.

У *Bythinella dunkeri* отвечающее копулятивной сумке образование Брегенцер называет белковой железой, а Робсон у *Hydrobia ventrosa* яйцевыводной железой (*oviducal gland*), что конечно неправильно.

У азиатского рода *Hypsobia* (*Hydrobiinae*) Робсон описал лишь один из указанных выше придатков, именно семеприемник, который он называет сперматекой. У *Bithynia* копулятивная сумка развита хорошо, тогда как наличие оформленного семеприемника с достоверностью не установлено. У родов *Bythinella* и *Mysorella*, повидимому, имеются оба эти образования.

В вопросе о функциональном значении железистых стенок оотипа и прилегающего к нему сзади массивного железистого придатка (придаточная железа) существует до сих пор еще много неясностей. Уже в самой терминологии много путаницы: железистые стенки оотипа называют и добавочной железой, и белковой, и скорлуповой; массивный железистый придаток, лежащий позади оотипа, также называют то добавочной железой, то белковой.

Исследование полового аппарата *Benedictiinae* может иметь некоторое значение для устранения этой путаницы. У *Benedictiinae* в конечном железистом отделе полового пути самок ясно намечаются три главных отдела: 1) придаточная железа, граничащая сзади с желудком; 2) оотип, тесно придвинутый к придаточной железе и сросшийся с последней; 3) вестибюль, заканчивающийся общим половым отверстием. В оотипе в свою очередь можно различить задний, более длинный отдел, примыкающий к придаточной железе, и передний, который расположен перед вестибюлем. Оотип и придаточная железа у *Benedictiinae* друг от друга морфологически хорошо отграничены благодаря соединительнотканной пограничной прослойке. Отделы же оотипа (передний и задний) друг от друга не отграничены и железистая масса их стенок, а также их полость непрерывно переходят одна в другую. Однако физиологическая роль этих двух отделов оотипа несомненно различна, в чем можно убедиться по различиям в отношении их к краскам. Возможно, что железистые стенки заднего, наиболее обширного, отдела оотипа, где некоторое время хранятся оплодотворенные яйца, вырабатывают секрет белкового характера, идущий на питание будущего зародыша; этим секретом наполняются яйцевые коконы при их откладке. Стенки переднего отдела оотипа, вероятно гомологичного коконовой железе *Neritidae* и *Bithynia*, могут служить для выработки секрета, идущего на постройку самого кокона, что соответствует его конечному положению перед вестибюлем.

Что касается придаточной железы, то функция ее остается неясной. По своему положению, иннервации, гистологическому строению и отношению к окраске (секрет ее окрашивается при окраске по Блохману в яркооранжевый цвет, гематоксилином с эозином—в фиолетовый) она соответствует простате самцов. Может быть ее секрет также имеет какое-то отношение к жизнедеятельности половых клеток, хранящихся в конечном отделе поло-

Установленные мною для *Benedictiinae* отделы женского полового пути в его конечной части обнаружены почти у всех скольконбудь изученных анатомически *Hydrobiidae*. Но более близкое сходство с *Benedictiinae* опять же мы обнаруживаем у *Lithoglyphus*.

Круль весь железистый конечный отдел полового пути самок *Lithoglyphus* называет придаточной железой, с чем нельзя согласиться. Непосредственное сравнение этого отдела у *Lithoglyphus* и *Benedictiinae* показывает весьма близкое сходство. У *Lithoglyphus* он лишь относительно меньшей мощности, но как и у *Benedictiinae*, ясно снаружи расчленен на придаточную железу и оотип, отличающиеся друг от друга по цвету и характеру поверхности. Граница между ними также ясно намечена, благодаря поперечной борозде, идущей по поверхности.

Гистологическое строение оотипа и придаточной железы, а также отношение к окраске выделяемого ими секрета у *Lithoglyphus*, как их описывает Круль, полностью соответствует тому, что установлено мною для *Benedictiinae*. Круль утверждает, что железистые стенки придаточной железы и оотипа непрерывно переходят друг в друга, но это требует проверки. У *Lithoglyphus*, также как и у *Benedictiinae*, половой проток в области оотипа раздваивается на два, неполностью отделенных протока (собственно оотип и проток принимающий сперму), как раз на границе между указанными выше отделами.

Стенки переднего, прилегающего к вестибюлю отдела оотипа у *Lithoglyphus*, как и у *Benedictiinae*, показывают иное отношение к окраске, чем стенки заднего отдела и, повидимому, также соответствуют коконовой железе *Neretidae* и *Bithynia*.

У *Lartetia* и *Hydrobia*, в отличие от *Lithoglyphus* и *Benedictiinae*, железистые стенки оотипа построены, как утверждает Круль, из скопленных одноклеточных желез, связанных в пучки, что также требует подтверждения, так как установление истинной структуры стенок оотипа представляет значительные трудности вследствие крайней хрупкости железистой массы в фиксированном состоянии, почти всегда сплошь выполненной каплями секрета и очень плохо режущейся на микротоме. У «*Hydrobia*» *jenkensi*, по Робсону, придаточная железа (белковая по терминологии Робсона) снаружи ясно отграничена от впереди-лежащего оотипа (матка по Робсону), тонкие стенки которого сильно видоизменены в сторону увеличения соединительнотканых и мышечных элементов, повидимому в связи с живорождением этого вида. Такое же строение оотипа свойственно для *Hybsobia*. У *Bithynia* строение железистого отдела полового пути соответствует тому, что установлено для *Benedictiinae* и *Lithoglyphus*, как по отношению к окраске, так и по гистологическому строению; но передний отдел оотипа у *Bithynia* образует выпячивание в виде кармана (коконовая железа). У *Bythinella dunkeri* и у рода *Mysorella* соответствующее придаточной железе образование также имеется, но авторы называют его белковой железой.

У *Lithoglyphus*, как и у *Benedictiinae*, яйцевод перед впадением в шейку семеприемника образует петлю, прижатую к поверхности придаточной железы, но разрастание почечного эпителия и соединительнотканых элементов в области этой петли у *Lithoglyphus* слабее выражены.

Следует особо отметить, что у рода *Lithoglyphus*, по Крулю, яйцевод над почкой дает ответвление, идущее к перикардию и вступающее с полостью последнего в непосредственную связь (гоноперикардиальный канал). Следы такой же связи указываются им для *Hydrobia* и *Bithynia*. Эта связь известна до сих пор лишь для немногих *Monotocardia* (*Calyptrea*, *Crepidula*, *Neritidae*). У *Benedictiinae* мною обнаружен рудимент канала, положение которого в точности соответствует положению гоноперикардиального канала у *Lithoglyphus*. Это обстоятельство лишний раз указывает на родственную близость между этими группами, а также и на то, что наличие гоноперикардиального канала или его рудимента у *Prosobranchia*, повидимому, не такое уже редкое явление, как это представлялось до последнего времени.

Обобщая приведенные здесь данные, можно еще раз подчеркнуть, что из всех анатомически исследованных групп *Prosobranchia* можно ставить в более близкую генетическую связь с *Benedictiinae* по строению женского полового аппарата лишь перечисленные выше роды сем. *Hydrobiidae*, а именно *Lithoglyphus*, *Hydrobia*, *Lartetia*. Правда, каждый из перечисленных родов имеет не только черты сходства в строении полового аппарата с *Benedictiinae*, но также и черты различия; однако совокупность признаков указывает на несомненное родство последних с этими родами, а в особенности с родом *Lithoglyphus*. Это заключение вполне согласуется с выводами, которые можно было сделать при обсуждении строения мужских половых органов, а также нервной системы *Benedictiinae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Bregenzer, A. Anatomie und Hystologie von *Bithynella dunkeri*, Zool. Jahrb. Anat. B. 39, 112 1915—1916.
- Dybowski, W. Die Gasteropoden [Fauna d. Baikalsees. St. Petersburg 1875.
- Seibold, H. Anatomie der *Vitrella quenstedti*, Jahres Verh. Vat. Naturk. Württemberg, 1904.
- Simroth, H., Gastropoda Prosobranchia, Bronn's, Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd 3, Abt. II, Buch 1, 1896—1907.
- Кожов, М. Наблюдения над *Benedictia baicalensis* и др. *Benedictiinae* оз. Байкал. Изв. Биолого-географич. Инст. Иркут. Унив., т. IV, в. 1. 1928.
- Кожов, М. К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал 1. *Benedictiinae* 2. Половые органы самца. Зоол. Журн., т. XXIV, в. 5. 1945.
- Krull, H. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern Zool. Jahrb., Anat. B. 6. V. 8, 1935.
- Robson, S. On the anatomy and affinities of *Hypsobia nasophora*, Ann. mag. Nat. Hist. London, 8, 1921.
- Его же. On the anatomy and affinities of *Paludestrina jenkensi*, ibid, 5 1925.
- Seshaya R., Anatomy of *Mysorella costigera*, Rec. Ind. Mus., Calcutta 32, 1930.
-

СОДЕРЖАНИЕ

М. М. Кожов К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал . .	3
А. С. Фетисов Новый подвид рыси (<i>Lynx lynx kozovi</i> subsp. n) из Восточной Сибири	22

Техн. редактор А. Н. Г р а н и н а

Сдано в набор 17 августа 1950 г. Подп. к печати 11 декабря 1950 г.
Печ. л. 1,5. Тираж 1000. Заказ № 1748. НЕ 06715.

Отпечатано в 12 типографии треста Росполиграфпром,
г. Иркутск, ул. К. Маркса, 11.