

К МОРФОЛОГИИ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

I. Benedictiinae (Prosobranchia, Mesogastropoda)

2. Половые органы самца

М. КОЖОВ

Биолого-географический институт Иркутского государственного университета

О задачах предпринятого мною исследования байкальских эндемичных моллюсков уже говорилось в предыдущей статье, посвященной нервной системе Benedictiinae (Зоологический журнал, т. XX, вып. 4—5). В настоящей работе я описываю половые органы самца байкальских видов этой же группы.

Для исследования половых органов мною были использованы как фиксированные животные, так и свежий материал. Положение и форма органов и их придатков изучались посредством препарирования животных под бинокулярным микроскопом. Для выяснения более точных взаимоотношений различных отделов половой системы друг с другом и с другими органами, а также для гистологических и цитологических исследований, готовились серии срезов как из цельного животного, так и из различных отделов половой системы.

Для анатомирования под бинокулярном материал фиксировался 80% спиртом или 4% формалином. Для приготовления серии срезов из цельного животного материал фиксировался обычно жидкостью Ценкера, смесями Орта и Рего, а также сулемой с уксусной кислотой. Для изучения клеточной структуры гонад употреблялись специальные методы фиксации, о которых будет сказано ниже при описании гонад. Зафиксированный материал обычным способом заливался в парафин. Срезы окрашивались гематоксилином Бёмера или Делафильда, или железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской эозином; применялись также окраска по Блохману, Маллори, окраска муцином и другими красками.

При изучении половых органов наибольшее внимание мною было уделено *Benedictia baicalensis* и *Kobeltocochlea martensiana*. Остальные виды (*Benedictia limnaeoides*, *B. fragilis* и *B. maxima*) были изучены с меньшей полнотой, но все же вполне достаточно для целей сравнения с первыми двумя видами.

Семенник у всех видов Benedictiinae располагается в области первых оборотов тела, рядом с печенью, от которой он отделен лишь тонкой прослойкой соединительной ткани. Семенник (рис. 1, *h*) состоит из многочисленных фолликулов. Стенки фолликулов построены из зачаткового эпителия и налегающей на него снаружи тонкой соединительнотканной прослойки, отделяющей один фолликул от другого. Зачатковый эпителий состоит из одного слоя клеток со светлой тонкозернистой протоплазмой и с округлыми, крупными ядрами, внутри которых обнаруживается одно, а иногда два ядрышка.

Фолликулы открываются в семяпровод (рис. 1, *cd*), берущий начало почти в центральной части семенника; в своем начальном отделе он значительно расширен, но затем становится более узким. У выхода из семенника семяпровод образует клубок, состоящий из массы тесно лежащих друг около друга петель, затем идет, лишь слегка извиваясь, вперед, вдоль колумеллярного мускула, и входит в простату (рис. 1, *pr*).

Простата крупная, почковидная, лежит между желудком и задней кишкой, в петле последней. Она представляет собой трубчатую желе-

зу; стенки трубочек построены из одного слоя высоких цилиндрических ресничных клеток с округлыми ядрами и с тонкозернистой протоплазмой, содержащей обычно капельки секрета, окрашивающегося при окраске железным гематоксилином с эозином в фиолетовый цвет. Между ресничными клетками вклиниваются мелкие опорные клетки.

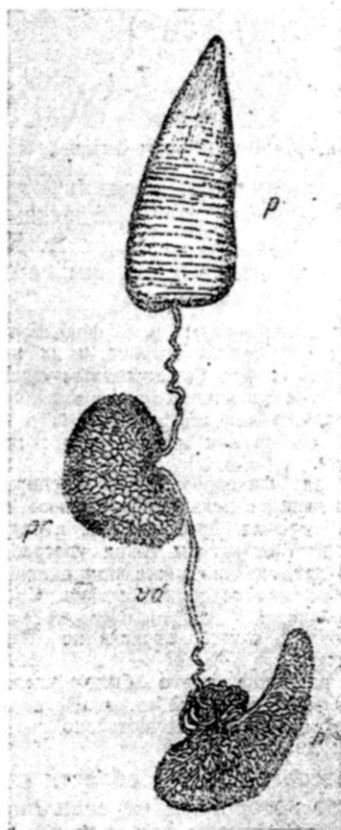


Рис. 1. Половые органы *Kobeltosochlea martensiana* Dub. Ув. 15.
p — penis; *pr* — простата; *vd* — семяпровод; *h* — семенник

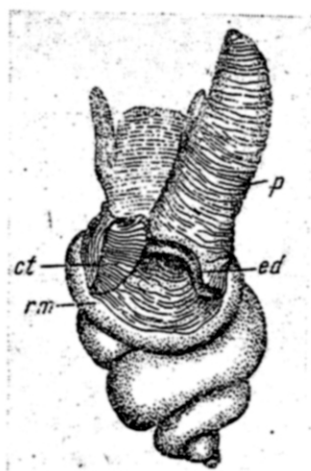


Рис. 2. *Benedictia baicalensis* Gerstf. Животное освобождено от раковины, мантия завернута назад. Ув. 3.

p — penis; *ed* — задняя кишка;
ct — жабра; *rm* — край мантии

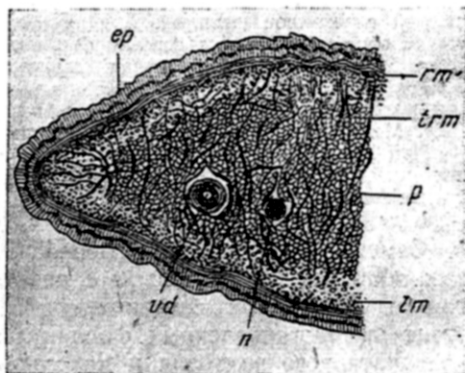


Рис. 3. Часть поперечного разреза через penis *B. baicalensis*. Ув. 30. Фиксация жидкостью Ценкера, окраска железным гематоксилином по Гайденгайну.

ep — эпителий; *rm* — кольцевая мускулатура; *lrm* — продольная мускулатура; *lrm* — дорзовентральная мускулатура; *vd* — семяпровод; *n* — нерв

Трубочки впадают в довольно обширную полость, расположенную в центральной части простаты. Семяпровод входит в простату с внутренней, вогнутой ее стороны и выходит недалеко от места входа. Войдя в простату, он сильно расширяется, и в стенке его обнаруживается продольная щель, через которую он сообщается с полостью простаты.

При изучении серий срезов через простату мне никогда не приходилось обнаруживать сперматозонды в ее центральной полости или в просвете трубочек. Повидимому, секрет, вырабатываемый простатой и необходимый для жизнедеятельности спермы, поступает в семяпровод через указанную щель в стенке последнего.

Пенис (рис. 1, 2, *p*), очень крупный у всех видов *Benedictiinae*, отходит от спинной поверхности туловища, позади правого щупальца. Форма его ланцетовидная у *Kobeltocochlea* и шпательовидная у видов рода *Benedictia*. Никаких особых придатков или выростов на нем нет. В расправленном состоянии он далеко выходит за пределы мантийной полости, прикрывая собою всю правую сторону головы.

Семяпровод по выходе из простаты направляется снова вперед и входит в пенис. Внутри пениса он идет ближе к внутреннему краю последнего и окружен сильным слоем кольцевой мускулатуры.

Снаружи пенис покрыт эпителием из высоких и очень узких клеток (рис. 3, *ep*). Под эпителием лежит тонкий слой кольцевых мышц (рис. 3, *rm*), под которыми находится мощный слой продольных мышц (рис. 3, *lm*). Вся внутренняя часть пениса выполнена соединительной тканью, среди элементов которой преобладают крупные клетки с маленькими ядрами и крупными светлыми вакуолями. В соединительной ткани в разных направлениях пробегает сильные мышечные пучки (рис. 3, *trm*).

Для выяснения цикла половой жизни самцов *Benedictiinae* мною проводилось наблюдение в аквариумах и в природе преимущественно над *B. baicalensis*. Аквариумами служили крупные стеклянные сосуды вместимостью до 60—80 л. Дно аквариумов устилалось слоем песка толщиной до 3—5 см, на котором иногда подсаживалось несколько кустиков валлиснерии. Температура воды в аквариумах поддерживалась на уровне 10—12° С и ниже, в зависимости от сезона года. Вода в летнее время сменялась 3—4 раза в месяц, зимой же не сменялась совсем и лишь различными способами обогащалась кислородом. Животные питались главным образом за счет налета из водорослей на стенках аквариума, часто они заглатывали даже грунт. Подкормки не производились.

Заселение животных производилось в разное время года, поэтому в моем распоряжении для наблюдений всегда были как свежие животные, только что пойманные в Байкале, так и животные, давно жившие в аквариуме.

Наблюдения в природе велись в районе биологической станции в Больших Котках в течение круглого года. Зимой для этих наблюдений прорубались проруби на небольших глубинах над местами, где обычно водится *B. baicalensis*. Благодаря большой прозрачности воды в Байкале зимой, животные были очень хорошо видны на светлом фоне песков и доступны для наблюдений.

Для изучения функционального состояния половых желез и для изучения сперматогенеза материал брался исключительно в самом Байкале и фиксировался сразу же после вылова животных. Кусочки гонад фиксировались преимущественно хромосмиевыми смесями Шампи и Флемминга, а также жидкостью Ценкера, 1% раствором осмиевой кислоты и некоторыми другими фиксаторами. Часть кусочков обрабатывалась по так называемому новому методу Гольджи с целью выявления внутриклеточного сетчатого аппарата. За каждый сбор в течение лета, весны и осени фиксировались гонады, взятые не менее чем от 20—30 самцов *B. baicalensis* и несколько меньшего количества *K. martensiana*. В зимние месяцы это правило не всегда соблюдалось. После заливки кусочков гонад в парафин, приготовлялись срезы толщиной от 4 до 10 μ . Срезы гонад окрашивались преимущественно железным гематоксилином, а также по методу Куля. Срезы кусочков, обработанных по Гольджи, а также фиксированных осмиевой кислотой, изучались без окрашивания. Для изучения строения зрелых спермиев изготавливались мазки из содержимого гонад или семяпровода, которые фиксировались жидкостью Буэна и окрашивались кармином или гематоксилином.

Годовой цикл длительности семенной железы у *Benedictiinae* складывается из следующих стадий: 1) стадия покоя; 2) стадия подготовки к спермообразованию и 3) стадия спермообразования.

Стадия покоя приходится на зимние и ранневесенние месяцы — ноябрь — март. Просветы фолликулов семенников в это время свободны от массовых скоплений сперматогоний и сперматозоидов. Лишь небольшое число сперматогоний, почти не отличимых по форме и ве-

личине от клеток зачаткового эпителия, образует иногда небольшие скопления у стенок фолликулов.

Наблюдения в природе и в аквариумах показали, что животные, и особенно самцы, зимой ведут мало подвижный образ жизни. Они зарываются в грунт настолько, что остаются видимыми лишь их щупальцы, и выходят из грунта лишь время от времени на 1—2 часа для поисков пищи. Температура воды в Байкале зимой до вскрытия от льда в придонных слоях прибрежной полосы на глубинах 5—10 м колеблется около 0,5—1,0° С.

Весной (апрель—июнь) животные становятся оживленнее. Они чаще и на более долгий срок выходят из грунта и передвигаются в поисках пищи. В аквариумах именно в этот период больше всего гибнет самцов, вероятно вследствие недостатка пищи, тогда как самки оказываются более выносливыми.

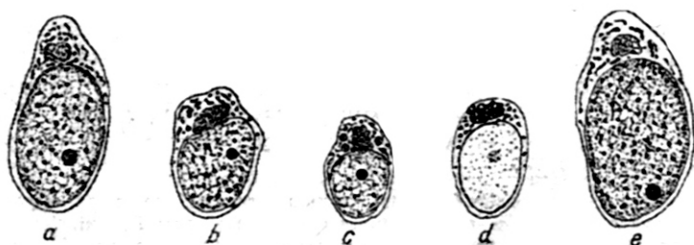


Рис. 4.

a—e—сперматогоний из семенника *V. baicalensis*, июль—август. Ув. 1100.
e—фиксация хромосмиевой смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; *bc*—фиксация смесью Шампи, окраска осмиевой кислотой по Колачеву; *d*—обработано по Гольджи; *f*—экваториальная пластинка при делении сперматогоний; фиксация сулей с уксусной кислотой, окраска железным гематоксилином

В марте и апреле сперматогонии начинают усиленно размножаться, а в мае—июне полости фолликулов уже целиком выполняются сперматогониями. Температура воды в Байкале в середине июня достигает на глубине 10 м 4° С (весенняя гомотермия), а к концу июня повышается до 6—7°.

В июле—августе, когда температура воды на дне прибрежной полосы Байкала достигает своего максимума (12—15° С), наступает время созревания сперматозоидов, и к концу августа—началу сентября фолликулы семенников оказываются сплошь набитыми зрелой спермой. После этого у животных начинается самый деятельный период жизни—спаривание, растягивающееся до ноября.

Процесс сперматогенеза в сем. *Hydrobiidae* до сих пор известен лишь у *Vithynia tentaculata* [1]. Этот пробел могут до известной степени восполнить мои наблюдения над основными стадиями сперматогенеза у *Benedictia baicalensis* и частично у *K. martensiana*.

Величина сперматогоний, в зависимости от стадий роста, сильно колеблется; наиболее крупные из них у *V. baicalensis* достигают 20 μ по длинной оси, диаметр ядра—11—12 μ . Ядра сперматогоний (рис. 4, *a—c*), круглые или овальные, тесно придвинуты к одному из полюсов клетки; на противоположном полюсе, где протоплазмы больше, при фиксации по Шампи и окраске железным гематоксилином, обнаруживаются черно окрашенные зерна и короткие нити, представляющие собой хондриому клетки. Эти зерна и нити густо концентрируются вокруг довольно крупного, овальной или неправильной формы образования, с довольно ясными, хотя и бледными контурами. Внутри этого образования обнаруживаются бледно окрашивающиеся

мельчайшие тельца, в виде петелек или пузырьков, тесно сидящих друг около друга и образующих нежную сеточку. Указанное образование неоднократно описывалось для половых клеток различных животных, в том числе и моллюсков, под различными названиями и по современным представлениям соответствует так называемому аппарату Гольджи с его производными [3]. Следуя терминологии Кушакевича [8], я буду называть это образование в дальнейшем статосферой. При обработке семенной железы по методу Гольджи (рис. 4, *d*) статосфера в сперматогониях принимает вид грубой черной сеточки, очень резко выделяющейся на фоне светлорубой плазмы. Хондриозомы при этом также импрегнируются, тогда как ядро выглядит светлым, бесструктурным. Центриолей в растущих сперматогониях наблюдать не удавалось.

Статосфера и окружающие ее зерна хондриомы обычно тесно налегают на ядро в виде шапочки. При делении сперматогоний, к концу профазы и к началу метафазы статосфера распадается. На ее месте в плазме к этому времени можно обнаружить центриоль, иногда двойную, окруженную светлым полем.

Размножение сперматогоний происходит, как правило, посредством обычных митотических делений, описывать которые нет надобности. Обособленные хромосомы у сперматогоний во время митоза становятся ясно различимыми лишь в стадии экваториальной пластинки. У *V. baicalensis* диплоидное число хромосом, повидимому, близко к 20.

Сперматоциты первого порядка во всем сходны со сперматогониями, но несколько мельче их; положение ядра статосферы и хондриомы у них точно такое же, как у сперматогоний. Начало первого деления созревания характеризуется наличием типичных букетных стадий в ядре (рис. 5, *a*). Сначала хроматиновая нить (спирема) образует плотный тонкий букет (лептотенная стадия), затем она утолщается, укорачивается и приобретает ясно четковидный характер: цепочки из тонких зерен хроматина чередуются с более крупными (пахитенная стадия). Нередко можно при этом видеть сдвоенные и скрученные нити (стадия синтеза, или синапсиса), хотя ясной индивидуализации хромосом на этой стадии наблюдать не удается. Наконец нити становятся еще более толстыми и распадаются на отдельные сегменты, которые сильно укорачиваются и превращаются в тетрады (рис. 5, *b*). Форма тетрад различна; на препаратах они выглядят как крестики со щелями в центре, или четвероугольники, или скрученные мелкие, угловатые петли. В начальной стадии образования они ясно связаны друг с другом тонкой, слабо окрашивающейся, нитью; затем эта связь исчезает. У *V. baicalensis* можно насчитать обычно 10 тетрад, а нередко лишь 9, у *K. martensiana* — 10—11. Вскоре тетрады собираются по экватору клетки, образуя экваториальную пластинку (рис. 5, *c*), в которой они располагаются тесно друг около друга, а затем, в анафазе (рис. 5, *d*), делятся, образуя, ядра дочерних клеток, т. е. сперматоцитов второго порядка (рис. 5, *e*).

Статосфера во время профазы хорошо различима. Сохраняется она также и во время образования тетрад (рис. 5, *b*), но в метафазе, ко времени образования экваториальной пластинки, как и при размножении сперматогоний, она теряет свои очертания и как бы расплывается в плазме. Повидимому, она распадается на округлые тельца (сферозомы), которые иногда можно наблюдать в начале анафазы в плазме клетки вместе с зернами и нитями хондриомы. Эти тельца очень слабо окрашиваются гематоксилином. В анафазе на полюсах клетки хорошо видны центриоли.

Хондриозомы в это время превращаются в тонкие зернистые нити,

которые располагаются вдоль веретена (рис. 5, *d*). Обычно можно считать у *V. baicalensis* 10—11 таких нитей, заходящих концами до полюсов делящихся клеток. Затем нити хондриомы перешнуровываются и распределяются по дочерним клеткам.

К концу анафазы и в телофазе статосфера восстанавливается и располагается в виде маленького тельца рядом с формирующимся дочерним ядром (рис. 5, *e*); но здесь она уже значительно меньших размеров, чем у сперматоцитов первого порядка. Хондриома снова концентрируется вокруг статосферы в виде мелких зерен и коротких палочек.

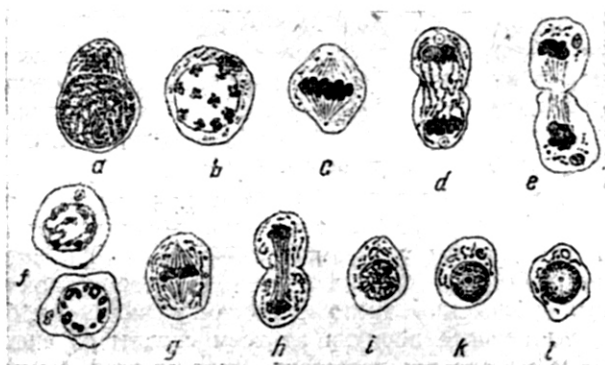


Рис. 5. Деление созревания у *V. baicalensis*, июль — август. Ув. 1100.

a — профазя первого деления созревания; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме клетки — статосфера, зерна и нити хондриомы; *b* — тетрады при первом делении созревания; фиксация смесью Флемминга, окраска железным гематоксилином; *c* — экваториальная пластинка первого деления созревания; фиксация и окраска те же; *d* — конец анафазы первого деления созревания, фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме нити хондриомы, центриоли; веретено не изображено; *e* — телофаза первого деления; фиксация и окраска те же; в плазме — статосфера и зерна хондриомы; *f* — диады при втором делении созревания; фиксация смесью Флемминга, окраска железным гематоксилином; в плазме — статосфера; *g*, *h* — метафаза и конец анафазы второго деления созревания; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме нити хондриомы и элементы статосферы (сфе; осомы); *i*, *k*, *l* — молодые сперматиды; *i*, *k* — фиксация и окраска те же; *l* — фиксация смесью Рого, окраска железным гематоксилином; в плазме нити и зерна хондриомы и статосфера, в ядре центриоль

Второе деление созревания быстро следует за первым. У *V. baicalensis* и *Kobeltocochlea* оно происходит обычно во второй половине августа, тогда как первое деление чаще наблюдается в первой половине августа. Однако у разных самцов время созревания или несколько опережает указанные сроки или запаздывает. Стадия профазы при втором делении созревания проходит быстро, вследствие чего на препаратах эта стадия встречается довольно редко. В профазе второго деления созревания хроматин ядра также собирается в клубок, а в конце профазы образуются диады. Диады значительно мельче тетрад (рис. 5, *f*) и выглядят как маленькие двойные зерна, петельки, колечки и т. д. Образующаяся затем экваториальная пластинка очень плотная, обычно с ясным просветом внутри. Статосфера при втором делении созревания, так же как и при первом, распадается; хондриома преобразуется в нити, распределяющиеся затем между дочерними клетками — сперматидами (рис. 5, *g*, *h*).

Молодые сперматиды (рис. 5, *i, k, l*) очень малы, диаметр их не превышает 8—9 μ . Ядро сперматид вскоре принимает сферическую форму. В плазме ясно различима статосфера в виде колечка или дуги, иногда с маленьким зерном в середине или без него, а также нити и зерна хондриомы.

Превращение сперматиды в сперматозоид при типичном сперматогенезе у обоих исследованных видов происходит следующим образом (рис. 6). Хроматин постепенно собирается по периферии ядра, тогда как центральная часть ядра становится светлой и перестает окрашиваться ядерными красками. Внутри ядра обнаруживается интенсивно окрашивающееся зерно. Хондриома формируется в зернистые, а затем в более плотные нити и, наконец, в образования в виде тонких, слегка

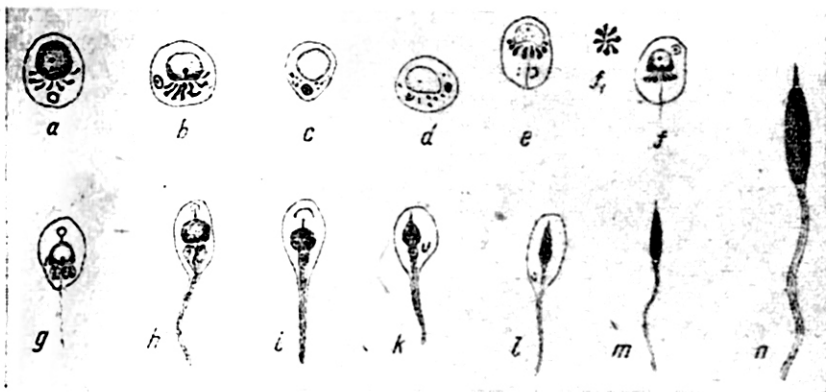


Рис. 6. Превращение сперматид в сперматозоиды у *V. baicalensis* при типичном сперматогенезе. Ув. 1100 (*n* — ув. 2300).

a, b — сперматиды: фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме хондриома в виде выгнутых палочек и акробласт; в ядре центриоль (одна или две); *c, d* — те же стадии при обработке по Гольджи; *e, f* — стадия колпачка: фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме (под ядром) розетка хондриомы, акробласт, осевая нить будущего жгута; *f₁* — вид на розетку хондриомы с заднего полюса сперматиды; *g, h* — образование акросомы, фиксация и окраска те же; акробласт на переднем полюсе ядра; *b, h* — нити хондриомы вытягиваются назад, за пределы клетки; *i, k, l* — конечные стадии сперматогенеза: фиксация и окраска те же; в плазме остаток акробласта; *m* — зрелый типичный сперматозоид; *n* — то же при увеличении 2300

вытянутых палочек, заостренных на одном конце и вздутых на другом. Эти палочки затем правильной розеткой располагаются в области заднего отдела будущей головки сперматозоида, ориентируясь узкими заостренными концами по направлению к центру ядра, к центриоле (рис. 6, *a, b, e, f, f₁*). Число их у *V. baicalensis* колеблется от 8 до 11. Статосфера сохраняет форму замкнутого или незамкнутого, слабо окрашенного кольца и располагается обычно сбоку от розетки хондриомы. При обработке по методу Гольджи статосфера выглядит как черная крошечная сеточка, резко выделяющаяся на светлом фоне плазмы (рис. 6, *c, d*). Впоследствии статосфера передвигается к переднему полюсу будущей головки сперматозоида и принимает участие в построении акросомы, следовательно представляет собой на этой стадии нечто иное как акробласт. Вскоре ядро принимает форму колпачка или полушария; хроматин концентрируется главным образом в основании этого колпачка и отчасти по периферии, тогда как вся центральная часть остается светлой.

Осевая нить жгута будущего сперматозоида на этой стадии ясно

различима и тянется из центра основания колпачка к периферии клетки, выходя и за пределы последней. Иногда можно обнаружить тончайшую нить, идущую от проксимальной центриоли назад к основанию колпачка и вероятно связывающую ее с дистальной центриолю. Сбоку от осевой нити нередко можно обнаружить в плазме еще 2—3 зерна, происхождение и судьба которых остались не выясненными.

В дальнейшем ходе процесса формирования сперматозоида палочки хондриомы превращаются в округлые образования, располагающиеся под основанием будущей головки, обычно несколько отступя от нее, и уже менее интенсивно окрашивающиеся гематоксилином (рис. 6, *g*); вскоре они тесно прилегают друг к другу, образуя овальное, слабо окрашивающееся тельце. Это тельце затем вытягивается назад, отдельные его элементы принимают узко-лентовидный характер и тесно обтекают осевую нить будущего жгута (рис. 6, *h*). Акробласт в это время постепенно перемещается на передний полюс ядра и становится на вершину будущей головки. Внутри акробласта всегда хорошо различимо черно окрашивающееся зерно. Вскоре появляется короткая

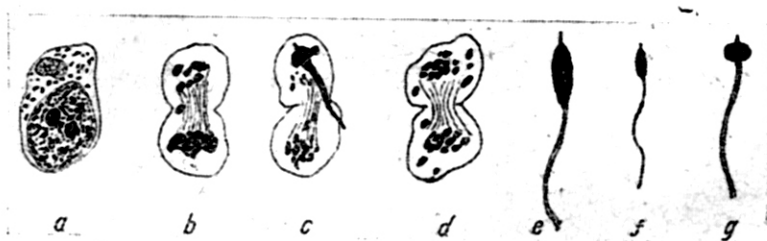


Рис. 7. Атипичный сперматогенез у *V. baicalensis*, октябрь—ноябрь. Ув. 1100. Фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином
a—сперматогоний атипичного ряда; *b, c, d*—различные картины анафазы делений созревания в атипичном ядре; *e, f, g*—сперматозоиды с темно окрашивающейся, но атипичной формой головки, появляющейся в результате неравномерного распределения хроматина при делениях созревания

нить, как бы вытягивающаяся из этого зерна, а кольцо акробласта оказывается на вершине нити (рис. 6, *g, h*). Нить превращается в акросому, а остаток акробласта переселяется в плазму и остается в ней видимым до окончательного формирования сперматозоида (рис. 6, *i, k, l*). Ядро, или будущая головка, сперматозоида постепенно вытягивается в длину и окрашивается более равномерно, а затем и очень интенсивно ядерными красками. В зрелом сперматозоиде в области шейки остается более светлое поле; иногда светлое поле можно наблюдать и в основании акросомы. У зрелого сперматозоида имеется лишь крайне трудно различимый, даже при предельно сильном увеличении микроскопа, слой цитоплазмы, обтекающий головку и продолжающийся дальше на жгут. Величина головки типичного сперматозоида у *V. baicalensis* (рис. 6, *m, n*) колеблется в пределах 5—7 μ в длину при 2—2,3 μ в ширину; жгут очень тонкий, достигает в длину до 150 μ . У *K. martensiana* сперматозоиды еще мельче.

К октябрю нормальное спермообразование заканчивается, и железа переходит в состояние покоя.

Наряду с нормальным сперматогенезом в гонаде всех видов *Venedictiinae* можно наблюдать и такие процессы, в результате которых развиваются атипичные сперматозоиды самой разнообразной и нередко крайне уродливой формы (рис. 7, 8).

Некоторые из этих сперматозоидов отличаются от типичных лишь ю величине головки или по распределению в ней хроматина. Можно наблюдать сперматозоиды с очень крупной, достигающей 10—12 μ в длину, головкой и с очень маленькой, не более 3—4 μ (рис. 7, *e, f*); хроматин в головке может распределяться равномерно или неравномерно, причем богатой хроматином может быть лишь передняя часть головки, а задняя может оставаться светлой, почти свободной от хроматина (рис. 8, *п*). Головки с неравномерным распределением хроматина можно встретить и у сперматозоидов, по величине и форме вполне сходных с типичными.

Другие формы сперматозоидов отличаются более резко от типичных. У некоторых из них головка круглая или даже вытянутая в поперечном направлении (рис. 8, *l, o*); иногда она окрашивается ядерными красками (рис. 7, *g*), но обычно почти совсем лишена хроматина. Жгут у таких сперматозоидов, как правило, очень широкий и окрашивается более интенсивно, чем головка. Размеры головки обычно колеблются между 1,5—3 μ , но иногда встречаются и более крупные и более мелкие. Очень часто такая головка лежит на передней, широкой

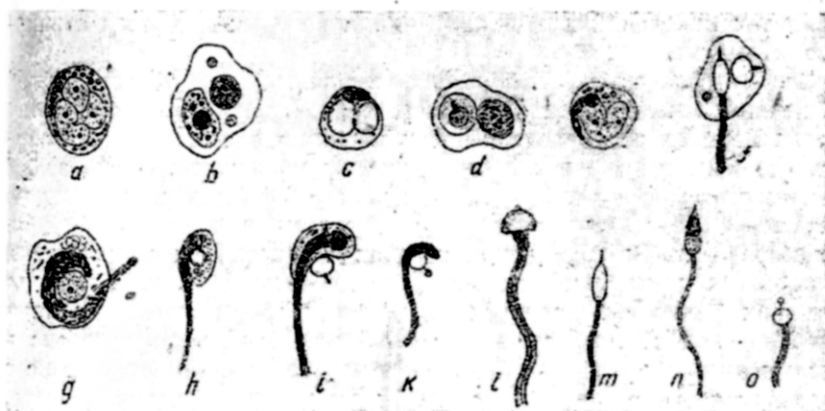


Рис. 8. Атипичный сперматогенез у *V. baicalensis*, октябрь — ноябрь. Ув. 1100

a — почкующийся сперматогоний; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме хондриома, элементы статосферы (сферосомы); *b* — двуядерный сперматоцит; фиксация смесью Гето, окраска железным гематоксилином; одно из ядер дегенерирует, в плазме статосфера; *c* — двуядерный сперматоцит, обработано по Гольджи; из ядер статосфера, а также зерна хондриомы; *d* — двуядерный сперматоцит; фиксация и окраска те же; *e* — почкование ядра сперматоцита; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме сильно окрашенная плотная лента хондриомы и элементы статосферы (сферосомы); *f* — две светлые головки сперматозоидов в одной клетке, в плазме акробласт; *g, h, i, k* — различные стадии формирования атипичных сперматозоидов; *l, m, n, o* — различные формы атипичных сперматозоидов; фиксация и окраска те же.

и интенсивно окрашивающейся части жгута, как в ложечке (рис. 8, *g, h, l, k*); нередко жгут при этом загнут спиралью. Наконец, жгут может совсем отсутствовать, и светлая головка лежит на сильно окрашивающейся короткой ленте хондриомы. Можно обнаружить также двойники, когда две головки лежат рядом в общей плазматической оболочке, а жгуты отходят в разные стороны. Иногда такие двойники имеют окрашивающиеся головки, иногда светлые; бывает, что один член такой пары со жгутом, а другой без жгута (рис. 8, *f*). Наконец, можно встретить сперматозоиды, которые состоят как бы из одного темно окрашивающегося жгута, но без головки или с чрезвычайно маленькой головкой, сидящей на вершине жгута. Между всеми этими

формами атипичных сперматозоидов можно наблюдать многочисленные переходы.

Количество атипичных сперматозоидов в гонадах различных самцов сильно колеблется. У многих они довольно редки и приходится их отыскивать в поле зрения микроскопа, у других они встречаются в большем количестве, в некоторых же, более редких случаях, их не меньше, чем нормальных; наконец, у *K. martensiana* среди 30 исследованных в сентябре самцов попался один такой, у которого просветы фолликулов оказались сплошь выполненными исключительно уродливыми сперматозоидами.

Когда нормальный процесс сперматогенеза заканчивается и фолликулы гонады освобождаются от спермиев (октябрь — ноябрь), в просветах фолликулов всегда остается некоторое количество уродливых форм, различное у различных самцов. В еще большем количестве они встречаются в это время в клубке семепровода, просветы которого иногда бывают сплошь ими выполнены.

Процесс образования атипичных спермиев протекает в различных формах. Но в какой бы форме он ни проходил, всегда бросается в глаза хаотичность в распределении хроматина между дочерними клетками, явные и часто очень глубокие нарушения нормального хода делений тех поколений клеток, потомками которых являются атипичные сперматозоиды.

Сперматозоиды, отличающиеся от типичных лишь величиной головки, ненормально крупной или крайне мелкой, появляются в результате неравномерного распределения хроматина во время делений созревания, что изредка и удается наблюдать на препаратах гонад, зафиксированных осенью (рис. 7, *b*). Но наиболее уродливые из атипичных спермиев образуются в результате более глубоких нарушений процессов созревания. В массовых масштабах атипичный сперматогенез проявляется лишь глубокой осенью (октябрь — ноябрь), т. е. уже после того, как полностью закончен нормальный сперматогенез. В течение октября — ноября любая железа в той или иной мере охвачена процессами атипичного сперматогенеза, в котором принимает участие значительная часть оставшихся в фолликулах сперматоцитов. Некоторые из них приступают к делениям созревания, но деления эти, как правило, не успевают доходить до конца, и не полностью разделившиеся клетки уже приступают к образованию головки (рис. 7, *e*). случается, что клетка совсем не перешнуровывается и в результате образуются двойники, т. е. два сперматозоида, головки которых лежат в общей плазме.

Можно с полной уверенностью утверждать, что атипичные сперматозоиды не принимают и не способны принимать участия в оплодотворении. Наиболее уродливые из них остаются в фолликулах и затем постепенно здесь же отмирают. Остальные, по мере их способности к движению, проникают в семепровод, но застревают в начальной, сильно извитой его части, в клубке, который и является как бы своеобразным фильтром, не пропускающим уродливые формы дальше вперед. В клубке почти всегда можно обнаружить значительные количества типичных сперматозоидов, а зимой в нем оказываются почти исключительно только они. Здесь они также постепенно отмирают, но некоторые сохраняются до весны. Кпереди от клубка атипичные сперматозоиды встречаются в семепроводе редко, а проникшие сюда, несомненно, также отсеиваются, особенно в передних извивах семепровода.

В половых органах самки, именно в полости семеприемника, я не смог обнаружить атипичных сперматозоидов ни одного из видов *Benedictiinae*, тогда как типичные обыкновенно выполняют сплошь всю его

полость. Косвенным указанием на неспособность атипичных спермиев к оплодотворению яйца является и то обстоятельство, что спаривание у *Benedictiinae* в ноябре заканчивается, тогда как именно в ноябре и позднее семенники продуцируют главную массу атипичных сперматозоидов.

Обсуждение результатов

Сходным с *Benedictiinae* мужским половым аппаратом, поскольку можно судить об этом по имеющимся в литературе сведениям, обладают из *Prosobranchia* лишь немногие роды обширного семейства *Hydrobiidae*. У американских родов *Hydrobiidae* (подсемейство *Amplicolpinae*) пенис не простой, как у *Benedictiinae*, а двухветвистый. Лишь у рода *Fluminicola* широкий, лопатовидный пенис не образует ветвей, но зато имеет массивный полукруглый вырост на левой стороне, отсутствующий у *Benedictiinae*. У представителей широко распространенного подсемейства *Bithynifinae*, а также у рода *Bithynella*, неправильно отнесенного Тиле к подсемейству *Hydrobiinae*, и у близкого ему азиатского рода *Mysorella* пенис снабжен особым железистым придатком, которого нет у *Benedictiinae*. У видов рода *Hydrobia* по Круллю (Kruhl [9]) пенис образует на левой стороне небольшой соковидный вырост, такой же вырост, но в более оформленном виде, согласно моим еще не опубликованным данным, имеет пенис каспийских *Micromelaniidae* (*Micromelania* и др.). У *Benedictiinae* пенис не имеет такого выроста. Кроме того, у *Hydrobia* клубок семепровода выражен неявно и отодвинут, в отличие от *Benedictiinae*, к области желудка.

Из всех сколько-нибудь исследованных *Hydrobiidae* лишь у рода *Lithoglyphus* положение и форма различных отделов мужского полового комплекса вполне сходны с таковыми у *Benedictiinae*. У *Lithogl. naticoides* пенис, как и у *Benedictiinae*, простой (без выростков) и лишь относительно меньших размеров и более укороченный; семепровод по выходе из гонады образует, как и у *Benedictiinae*, плотный клубок, положение простаты точно такое же, но, по свидетельству Крулля, у *Lithoglyphus* она состоит из скоплений одноклеточных желез, а не представляет собою железу трубчатого строения, как у *Benedictiinae*; повидимому утверждение Крулля требует еще подтверждения. Таким образом, построение мужского полового аппарата *Benedictiinae* очень сходно с таковым рода *Lithoglyphus*; сходство между этими родами было установлено ранее также и в отношении строения нервной системы.

Типичный сперматогенез у *Benedictiinae* весьма сходен с таковым у *Bithynia tentaculata*, единственным представителем *Hydrobiidae*, у которого сперматогенез был исследован Анкелем (Ankel [1]). Явления, сопровождающие деления созревания сперматоцитов, поведение при этом статосферы, хондриосом и т. д. у *Bithynia tentaculata* хорошо соответствуют тому, что наблюдается в сперматогенезе у *Benedictiinae*. В атипичном сперматогенезе для *Bithynia*, так же как и для *Benedictiinae*, характерно появление различных форм атипичных сперматозоидов, а именно таких, у которых головка или совсем не содержит хроматина (апиренные спермии) или имеет его очень мало (олигопеперенные спермии), или появление гигантских форм, резко превышающих величину типичных. Образование всех таких атипичных сперматозоидов Анкель объясняет нарушением регуляции процессов сперматогенеза, вследствие чего происходит неравномерное распределение хромосом во время делений созревания, что наблюдалось мною и у *Benedictiinae*. Однако Анкель не исследовал цикличность в деятельности

семенников у *Benedictiinae* в течение круглого года и не отмечает у них таких характерных для *Benedictiinae* явлений, как наличие более глубоких нарушений хода сперматогенеза, в результате чего появляются различные формы уродливых сперматозоидов, причем максимум явлений такого типичного сперматогенеза приурочен к тому времени, когда типичные явления в семенной железе уже закончились. Интересным, но не отмеченным в литературе по сперматогенезу у *Prosobranchia*, является и тот факт, что у *Benedictiinae* различные самцы имеют различную тенденцию к атипичному сперматогенезу вплоть до того, что некоторые, хотя и редкие, самцы производят исключительно атипичные спермии различных форм или большие количества последних, чем типичных. При этом обращает на себя внимание то обстоятельство, что наиболее уродливые формы сперматозоидов с дегенерирующим ядром появляются у *Benedictiinae* в результате амитотического деления сперматозоидов, что означает крайнюю степень нарушений хода сперматогенеза, причина которых остается неясной.

Наши наблюдения позволяют утверждать, что атипичные спермии не участвуют в оплодотворении и, как правило, остаются в семеннике или в извилах клубка, где и распадаются. Это служит для подтверждения того мнения, что у *Benedictiinae* атипичные спермии не имеют биологического значения и являются продуктом дегенерации.

Обращает на себя внимание приуроченность явления созревания сперматозоидов у *Benedictiinae* к концу лета — началу осени, тогда как у всех сколько-нибудь известных в этом отношении пресноводных *Prosobranchia* сперматогенез проходит весной. Очевидно это связано с тем, что максимальная температура воды в прибрежной полосе Байкала наблюдается лишь в августе.

Выводы

1. Были исследованы половые органы самца всех байкальских видов *Benedictiinae*, оказавшиеся по своему строению весьма сходными у обоих родов этого подсемейства — *Benedictia* и *Kobeltocochlea*.

2. Мужской половой аппарат у *Benedictiinae* состоит из: 1) семенника, представленного в виде фолликулярной железы, расположенной в области первых оборотов, 2) семепровода, образующего у выхода из семенника густой клубок, 3) простаты, расположенной рядом с почкой и представляющей собой массивную железу трубчатого строения, 4) крупного ланцетовидного или шпательовидного пениса, отходящего позади оснований щупальцев и лишенного железистых или иных придатков.

3. По строению мужских половых органов *Benedictiinae* ближе всего стоят к некоторым родам семейства *Hydrobiidae* и в особенности к роду *Lithoglyphus*.

4. В годовом цикле деятельности семенников *Benedictiinae* намечаются: 1) стадия покоя (зима), 2) стадия подготовки к сперматогенезу (весна), 3) стадия спермообразования (август — сентябрь), совпадающая с максимальным прогревом придонных вод Байкала в прибрежной полосе (до 12—15°). Спаривание у всех видов *Benedictiinae* происходит в сентябре — октябре.

5. Наряду с типичными спермиями, семенники *Benedictiinae* продуцируют также атипичные самой разнообразной формы. Атипичные сперматозоиды развиваются в результате глубоких нарушений процессов созревания. Количество атипичных сперматозоидов у различных

самцов сильно колеблется: у некоторых они сравнительно редки, у других представлены в значительном количестве, а в некоторых, более редких случаях семенники продуцируют исключительно атипичные сперматозонды. Явления атипичного сперматогенеза наблюдаются главным образом в октябре — ноябре, т. е. после того, как типичный сперматогенез уже заканчивается, хотя в незначительных размерах он имеет место и одновременно с типичным сперматогенезом. Атипичные сперматозонды не участвуют в оплодотворении и, как правило, не проникают в половые органы самки.

Литература

1. Ankel W., Der Spermatozoendimorphismus bei *Bythinia tentaculata* u. *Viviparus viviparus*, Ztschr. f. Zellen u. Gewebel, Bd. 1, 1924.—2. Bregenzer A., Anatomie u. Histologie von *Bythinella dunkeri*, Zool. Jahrb., Anat., v. 39, H. 2, 1915—1916.—3. Вильсов Э., Клетка, т. 1, 1936.—4. Дубовский W., Die Gasteropoden-Fauna des Baikalsees, St. Petersburg, 1875.—5. Seibold H., Anatomie der *Vitrella quenstedti*, Jahresber. Vaterl. Naturk., Württemberg, 1904.—6. Simroth H., Gastropoda Prosobranchia, Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 3, Abt. II, Buch 1, 1896—1907.—7. Кожков М., Наблюдения над *Benedictia baicalensis* и другими *Benedictiidae*. Изв. Биолого-географич. ин-та, Иркутск, т. IV, вып. 1, 1928.—8. Кушакевич С., Исследования над диморфизмом мужских половых элементов у *Prosobranchia*, Зап. Киевск. об-ва ест., т. XXII, Киев, 1912.—9. Krull H., Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern, Zool. Jahrb., Abt. Anat., B. 10, 1935.—10. Robson G., On the Anatomy and affinities of *Hypsobia nosophora*, Ann. Mag. Nat.-Hist., London, 8, 1921.—11. Robson G., On the Anatomy and affinities of *Paludestrina jenkensi*, *ibid.*, 5, 1925.—12. Seshaiya R., Anatomy of *Mysorella costigera*, Rec. Ind. Mus., Calcutta, 32, 1930.—13. Thiele J., Revision des Systems der Hydrobiidae u. Melanidae, Zool. Jahrb., System., Bd. 55, H. 1/3, 1928.—14. Thiele J., Handbuch der systematischen Weichtierkunde, T. I, Jena 1929.

CONTRIBUTION TO THE MORPHOLOGY OF ENDEMIC MOLLUSCS OF THE LAKE BAIKAL

I. *Benedictiinae* (Prosobranchia, Mesogastropoda)

2. Male sex organs

M. KOSCHOV

Institute of biology and geography, Irkutsk State University

Summary

1. Male sex organs in all Baikal species *Benedictiinae* proved to be very similar in both genera of the subfamily: *g. Benedictia* and *g. Kobeltochlea*.

2. The male genital system of *Benedictiinae* consists of 1) a testiculum represented by a follicular gland located in the region of first turn, 2) the ductus ejaculatorius, which form at the exit from the testiculum a dense ball, 3) a prostatic gland located close to the kidney and representing a gland of tubular structure, 4) a large penis reminding a lancet or a spatel, taking origin behind the basis of tentacles and deprived of any glandular or other kind of appendices.

3. The yearly cycle of testiculum activity in *Benedictiinae* consists in: 1) a stage of rest (winter), 2) a stage of preparation to the activity (spring), 3) a stage of spermatozoa formation (August — September) coinciding with the maximum temperature of bottom waters in the coastal zone of the Baikal lake (up to 12—15°C). The breeding among all species of *Benedictiinae* takes place in September — October.

4. In addition to typical spermatozoa the testiculi produce atypical spermatozoa of a very variable shape which appear in a course of deep changes of their process of development. The number of atypical spermatozoa in different males is very variable: in some they are comparatively rare, in others they are represented in significant numbers, and in some the testiculi produce only atypical spermatozoa. The atypical spermatogenesis is observed in preference in October — November, after the period of the typical spermatogenesis, also there is a certain overlapping of both processes. The atypical spermatozoa do not take part in the insemination of the female and as a rule do not penetrate into the female's sex organs.
