

УДК 594.32:591.16

© 1990 г.

Л.А. ПРОЗОРОВА

К БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА RACHYCHILIDAE (GASTROPODA, CERITHIIFORMES)

Рассмотрены строение половой системы, функции ее отделов, процессы оплодотворения, формирования кладок и овипозиции, а также морфология кладок и развитие зародыша у пахикилид Дальнего Востока СССР. Проведен сравнительный анализ собственных и литературных данных по биологии размножения моллюсков родов *Juga*, *Semisulcospira*, *Pleurocera*, *Goniobasis*, *Io* и *Anculosa*, в результате которого наряду со сходством у восточноазиатских и североамериканских яйцекладущих представителей данного семейства выявлены существенные анатомические и соответственно функциональные различия.

Моллюски данного семейства — обычные компоненты фауны обеих Америк и части юго-восточной Азии. Они широко представлены в составе бентоса рек и крупных озер Приморского и Хабаровского краев. До 1975 г. амурских и приморских пахикилид относили к роду *Semisulcospira* и поэтому считали яйцекладущими (Жадин, 1952). Обнаружение кладок в местах обитания пахикилид (Шатров, Кириллов, 1975) позволило подтвердить предположение Старобогатова (1970) о распространении представителей американского рода *Juga* на территории Дальнего Востока СССР.

Констатацией процесса яйцекладки исчерпываются сведения о репродуктивной биологии дальневосточных пахикилид. В этом плане наиболее изучены североамериканские пахикилиды. Имеется ряд статей, посвященных строению гениталий, функциям отделов половой системы, морфологии кладок, процессу яйцекладки и развитию зародышей американских *Pleurocera*, *Goniobasis*, *Anculosa*, *Io*, а также восточноазиатских *Semisulcospira*.

Нами рассмотрены отдельные стороны репродуктивной биологии наиболее распространенных в Приморском крае видов *Juga* — *J. nodosa* (West.), *J. tegulata* (Mart.), *J. calculus* (Reeve), *J. amurensis* (Gerstf.), *J. buettneri* Ehrm. in Bütt. et Ehrm. и *J. czerskii* Moskv. in Zatr. Существенных различий между этими видами не обнаружено. Наблюдались лишь некоторые изменения пропорций паллиального гонодукта в зависимости от разной степени вытянутости раковин у разных видов, что зачастую нивелируется очень распространенными трематодозными поражениями гениталий и сезонными изменениями в объеме железистых органов. В связи с этим подробно рассматривается один вид — *J. tegulata* из р. Раздольной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Строение половой системы моллюсков изучали как на фиксированных, так и на живых объектах. Фиксацию и анатомирование животных производили в 70%-ном растворе спирта. После вскрытия крышки и дна мантийной полости зарисовывали морфологию гениталий. Строение отдельных органов изучали по

срезам в различных направлениях. Живых моллюсков вскрывали таким же образом, но в воде.

Функционирование половой системы изучали косвенным образом на вскрытых живых моллюсках. При этом определяли направление биения ресничных полей и бороздок, из чего делали вывод о направлении движения половых продуктов. Состояние гамет в различных частях полового тракта также служило основанием для выводов по физиологии моллюсков. Всего вскрыто около 100 фиксированных и 20 живых *Juga* шести упомянутых видов из различных районов Приморского края.

Строение кладок изучали на фиксированных и живых образцах, собранных в природе и полученных в лаборатории. Фиксацию проводили 4%-ным раствором формалина. Живые кладки изучали в процессе их развития вплоть до выплывания молоди. С целью получения кладок в лаборатории содержали моллюсков пяти изучаемых видов (кроме *J. amurensis*). По кладкам использовали следующий материал: 40 кладок *J. tegulata*, р. Раздольная; 40 кладок *J. nodosa*, р. Студеная у пос. Жариково; 10 кладок, р. Молоканка у пос. Жариково; 20 кладок *J. calculus*, р. Раздольная; 10 кладок, р. Сиреневка; 10 кладок *J. buettneri*, р. Комиссаровка у с. Барабаш-Левада; 5 кладок, р. Илистая у устья; 10 кладок *J. czerskii*, р. Молоканка у с. Рубиновка; 10 кладок, р. Илистая у устья.

В ходе обработки материала применяли стереоскопический микроскоп МБС-9 с рисовальным аппаратом РА-5 и микроскоп МБР-1 с рисовальным аппаратом РА-4.

В ходе обсуждения строения и функционирования репродуктивной системы пахикилид использовали общепринятые в малакологии термины (Миничев, Старобогатов, 1971; Golikov, Starobogatov, 1975; Голиков, Старобогатов, 1987 и др.), а также обозначения органов, предложенные Вудартом (Woodart, 1934) для *Goniobasis*.

АНАТОМИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ

Строение репродуктивных органов моллюсков семейства Pachychilidae ранее было исследовано на примере некоторых видов *Pleurocera*, *Goniobasis* (Woodart, 1934; Marguder, 1935; Dazo, 1965) и *Semisulcospira* (Itagaki, 1960). Современные данные по этому вопросу обобщены в статье Голикова и Старобогатова (1987), разработавших систему отряда Cerithiiformes на основе строения гениталий и радулы. Объем семейства Pachychilidae мы принимаем именно в трактовке этих авторов.

В перечисленных работах отмечено существенное сходство в строении половой системы различных пахикилид. Голиков и Старобогатов обращают на это сходство особое внимание, считая для женской половой системы всего подотряда Cerithioidei общими следующие черты: "...бурсальный отдел редуцирован, и взамен его развивается особый семепринимающий карман за счет паллиального отдела..." (ор. cit., стр. 25). Соглашаясь с этим, приходится считать ошибочным мнение Вударта (Woodart, 1934), Маргудер (Marguder, 1935) и Дажо (Dazo, 1965), включавших в состав половой системы и самцов и самок изученных ими пахикилид складчатое образование, соединяющее задние доли медиальной и латеральной пластин паллиального гонодукта (о внутреннем строении этих органов авторы не сообщают). У самцов данная структура обозначается ими как цитофор, а у самок — как семеприемник (рис. 1). Упоминаний об этих или подобных им органах более не встречено ни в одной из известных работ по отряду Cerithiiformes (Johansen, 1953, 1956; Fretter, Graham, 1962; Houston, 1985; Houbrich, 1987 и др.). Кроме того, судя по топографии (рис. 1), обсуждаемые структуры следует относить к бурсальному отделу, который, по мнению Голикова и Старобогатова (1987), редуцирован у представителей подотряда Cerithioidei.

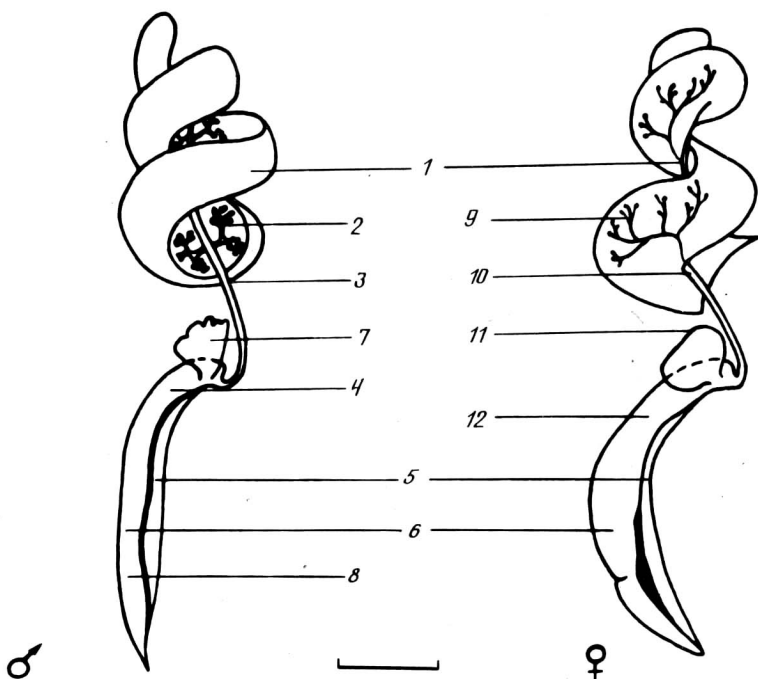


Рис. 1. Половая система *Pleurocera acuta* (по Dazo, 1965): 1 — печень, 2 — семенник, 3 — семяпровод, 4 — простата, 5 — медиальная пластина паллиального гонодукта, 6 — латеральная пластина паллиального гонодукта, 7 — "цитофор", 8 — сперматофорный орган; 9 — яичник, 10 — яйцевод, 11 — "семяприемник", 12 — нидаментальная железа. Масштаб 1 мм

Поскольку внешний вид половой системы *Pleurocera* и *Juga* имеет много общего, нами подробно исследованы так называемые цитофор самцов и семеприемник самок (Woodart, 1934 и др.) на примере *Juga*. На рис. 2 и 3 видно, что эти органы у самцов и у самок устроены одинаково и каждый представляет собой уплотненный мешочек складчатого внутреннего строения (рис. 2, 13) с небольшой полой камерой (рис. 3, 23), открывающейся в мантийную полость щелевидным сфинктером (рис. 3, 27), т. е. и цитофор и семеприемник плеуроцер по Вударту (1934) и др. на самом деле являются левыми почками.

Помимо мантийной полости мочева камера левой почки связана с околосердечной сумкой (рис. 3, 25) реноперикардиальным протоком (рис. 3, 26). Непосредственной связи левой почки с половой системой не обнаружено. Правая почка, по мнению Голикова и Старобогатова (Golikov, Starobogatov, 1975; Голиков, Старобогатов, 1987), в процессе эволюции половой системы моллюсков включается в ее состав как ренальный гонодукт и в дальнейшем подстраивается паллиальным гонодуктом. Поскольку у пахиhiлид паллиальный гонодукт уже довольно развит, мы не смогли установить местоположение ренального гонодукта (бывшей правой почки). Возможно, участок эпителия, соединяющий задние доли медиальной и латеральной пластин с левой почкой, может быть связан с остатками ренального и бурсального отделов и при недоразвитии медиальной пластины в отсутствие семеприемника может выполнять функцию лизиса избыточной спермы, как это имеет место у самок *Pleurocera* и *Goniobasis* (Dazo, 1965). Этот участок эпителия мы обозначаем термином "проксимальные тяжи" (рис. 2; 3, 20). Однако приморские *Juga* характеризуются достаточным развитием медиальной пластины и наличием семеприемника, в связи с чем мы не включаем проксимальные тяжи в состав половой системы этих моллюсков. Здесь данные

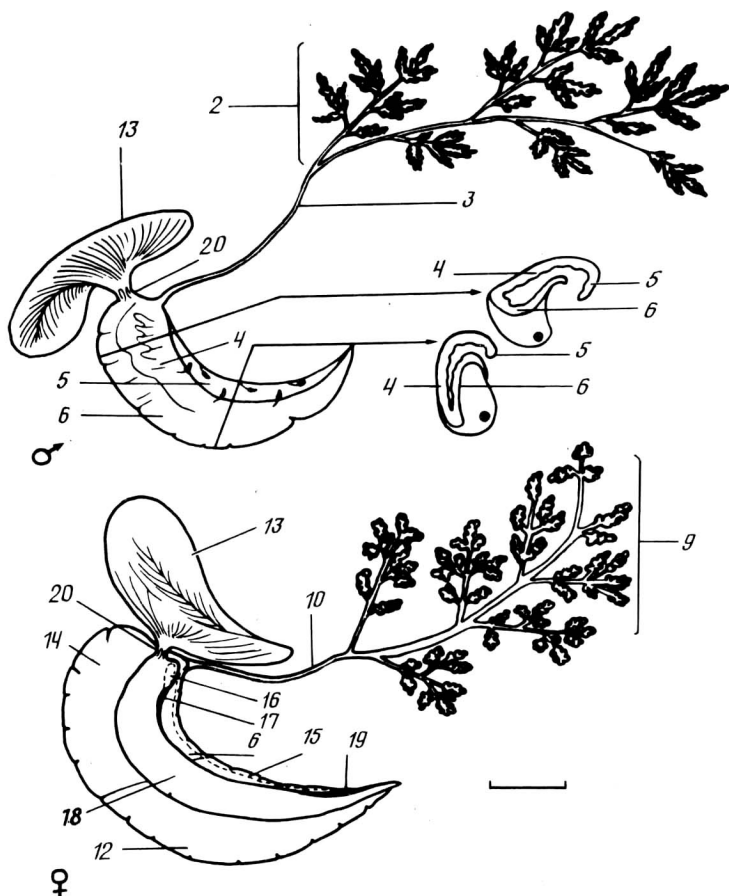


Рис. 2. Половая система и почка *Juga tegulata*: 13 – левая почка, 14 – капсульная железа, 15 – яйцеводная борозда, 16 – семеприемник, 17 – отверстие семеприемника, 18 – семепринимая карман, 19 – отверстие семепринимая кармана, 20 – проксимальные тяжи. Остальные обозначения и масштаб как на рис. 1

структуры рудиментарны и выполняют, скорее всего, механические функции соединения проксимальной части паллиального гонодукта, почки и дна мантийной полости.

Помимо неверной трактовки роли почки у пахикилид, в работах Вударта (1934, 1935), Маргудер (1935) и Дажо (1965) имеется также ряд неточностей в обозначении органов паллиального отдела половой системы самок. Так, Дажо (1965) не выделяет семепринимая карман у *Pleurocera* (рис. 1), хотя и приводит изображение женской половой системы в общем типичного для церитиоидов строения (Houston, 1985; Houbrich, 1987; наши данные и др.). Более того, медиальная пластина паллиального гонодукта, из которого и формируется карман, обозначена данным автором как нидаментальная железа, хотя последняя образуется за счет латеральной пластины (рис. 1, 2).

Ниже приводится описание строения пахикилид Приморского края, относимых по конхиологическим признакам и способу размножения к западноамериканскому роду *Juga* (восточноазиатскому подроду *Hua*).

Мужская половая система состоит (рис. 2) из гонадиального и паллиального отделов. Гонадиальный отдел представляет собой закрытый половой тракт и состоит из семенника (рис. 2, 2) и семяпровода (рис. 2, 3). Семенник располо-

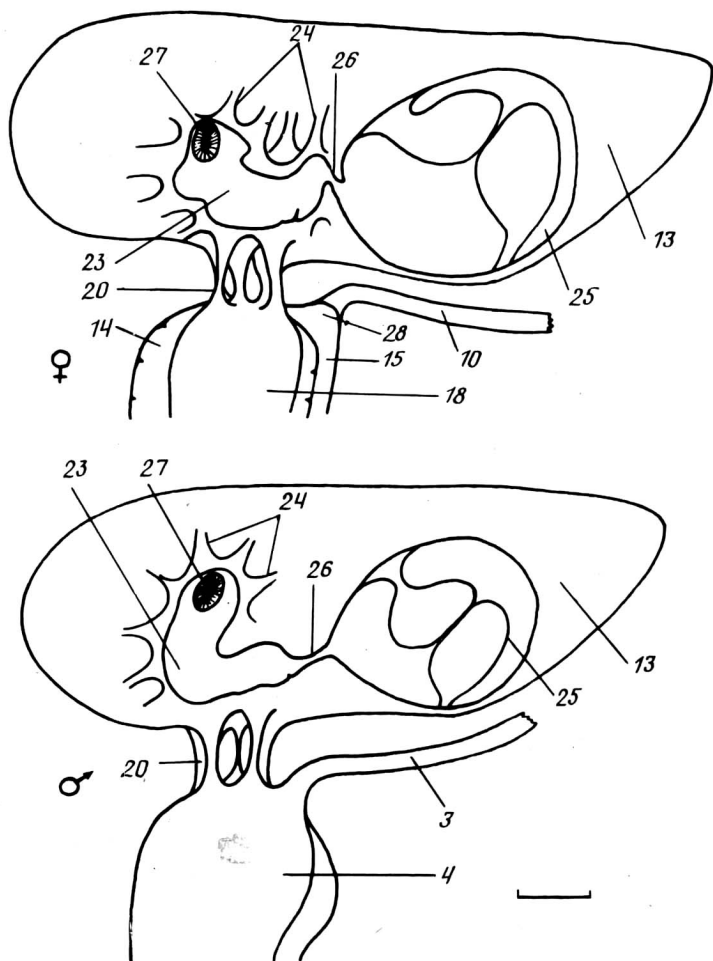


Рис. 3. Почка и примыкающие части половой системы *Juga tegulata*: 23 — мочева́я камера почки, 24 — складки наружной стенки почки, 25 — перикардий, 26 — реноперикардиальный проток, 27 — наружное отверстие почки, 28 — оплодотворительный карман. Остальные обозначения и масштаб как на рис. 1 и 2

жен в верхних оборотах раковины в окружении печени. Семенник образован многочисленными ветвящимися трубчатыми фолликулами, открывающимися через систему соединяющихся протоков в семяпровод. Цвет семенника меняется от желтоватого до оранжевого в зависимости от сезона. Степень наполненности протоков семенника и семяпровода также значительно изменяется. Вблизи паллиального отдела семяпровод изгибается под прямым углом и заканчивается сфинктером в месте пересечения его с дном мантийной полости, проксимальной частью паллиального гонодукта и проксимальными тяжами (рис. 2, 20), идущими к почке (рис. 2, 13). Паллиальный отдел широко открывается в мантийную полость и состоит из двух пластин — медиальной (рис. 2, 5) и латеральной (рис. 2, 6). Пластины соединены друг с другом и с мантией вентральными сторонами. Пластины розовые, слизистые, изнутри покрыты ресничным эпителием. Их более широкая и железистая проксимальная часть выполняет функцию простаты (рис. 2, 4). Более узкая дистальная часть образует семяпроводящую борозду. Совокупительный орган отсутствует.

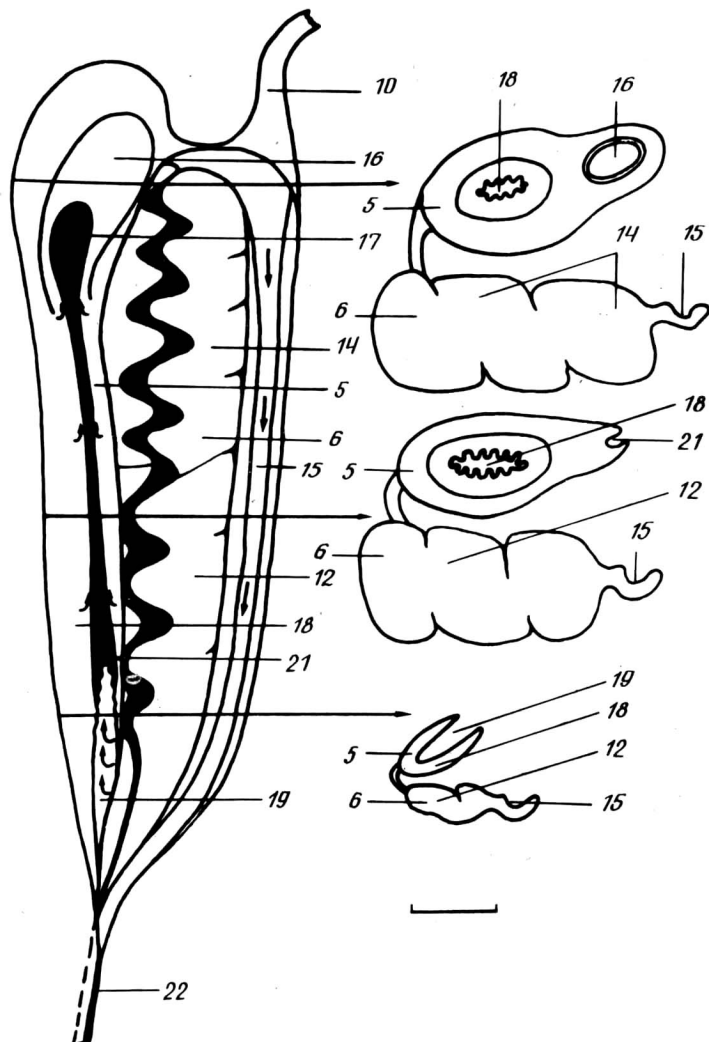


Рис. 4. Схема строения женской половой системы *Luga* из Приморья: 21 — спермиальная борозда, 22 — яйцекладный синус. Остальные обозначения и масштаб как на рис. 1–3

Женская половая система состоит (рис. 2–4) из гонадиального, паллиального и цефалоподияльного отделов. Гонадиальный отдел представляет собой закрытый половой тракт и состоит из яичника (рис. 2, 9) и яйцевода (рис. 2–4, 10). Яичник красноватого цвета и имеет такое же наружное строение и местоположение, что и семенник. В месте соединения гонадиального и паллиального отделов также имеются U-образный изгиб яйцевода и проксимальные тяжи (рис. 2–4, 20), соединяющие паллиальный овидукт, почку (рис. 2; 3, 13) и дно мантийной полости. Паллиальный отдел образован медиальной (рис. 2; 4, 5) и латеральной (рис. 2; 4, 6) пластинами, формирующими открытый тракт, который, подобно мужскому, свободно сообщается с мантийной полостью. Латеральная пластина широкая, железистая, дольчатого строения, образована многочисленными протоками, открывающимися в канал между пластинами. Проксимальная часть пластины белого цвета, в отличие от желтой дистальной части, и выполняет функцию капсульной железы

(рис. 2—4, 14), а дистальная — нидаментальной (рис. 2; 3, 12). Сбоку от латеральной пластины проходит яйцеводная борозда (рис. 2—4, 15), которая служит непосредственным продолжением гонадиального яйцевода. В месте их соединения паллиальный яйцевод образует воронковидный оплодотворительный карман (рис. 3, 28). Медиальная пластина такой же длины, но более узкая и нежелезистая. В средней и проксимальной части эта пластина замыкается, образуя слепой семепринимающий мускульно-соединительнотканый карман (рис. 2—4, 18), куда попадают слизистые пакеты сперматозоидов, направляемые ресничными рядами. Снаружи кармана находится еще один ресничный ряд (рис. 4, 21), ведущий в семеприемник (рис. 2—4, 16). Последний имеет вид небольшой складки в проксимальной части медиальной пластины. Цефалоподийный отдел образован яйцекладным синусом (рис. 4, 22), расположенным с правой стороны ноги самки. Стенки синуса выстланы мускульными волокнами и слизистыми клетками. При овипозиции края синуса смыкаются, образуя замкнутый канал.

Результаты изучения анатомии показывают, наряду со сходством строения гениталий приморских *Juga* с таковым у североамериканских *Pleurocera* и *Goniobasis*, также и существенные различия для обоих полов. Так, самки дальневосточных пахикилид, помимо наличия семепринимающего кармана, характеризуются также наличием семеприемника, отсутствующего у двух изученных американских родов. И наоборот, самцы последних имеют сперматофорный орган, не отмеченный у приморских моллюсков; соответственно различаются и мужские половые продукты.

Полученные сведения вызывают сомнения в принадлежности восточноазиатских яйцекладущих пахикилид к американскому роду *Juga*. Однако недостаток данных о репродуктивной системе большинства пахикилид Нового Света, в частности западноамериканских *Juga*, в настоящее время не позволяет уточнить систематику семейства.

ФУНКЦИИ ОТДЕЛОВ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Специального изучения функционирования отделов половой системы пахикилид ранее не проводилось. Однако в различных работах, содержащих данные по анатомии этих моллюсков, имеются отдельные сведения об их репродуктивной физиологии. Так, в результате анализа серии срезов через гонаду некоторых видов *Pleurocera* и *Goniobasis* (Jewell, 1931; Dazo, 1965) было показано отсутствие каких-либо следов гермафродитизма.

Относительно функционирования паллиального гонодукта имеются сведения о продуцировании самцами пахикилид сперматофоров (Jewell, 1931; Woodart, 1934; Dazo, 1965); о каких-либо иных мужских половых продуктах у представителей этого семейства не сообщается. Что касается женской половой системы пахикилид, то о ее функциях имеются лишь отрывочные сведения (Woodart, 1934; Marguder, 1935; Dazo, 1965). При этом упоминается только о нидаментальной железе и утверждается, что ее верхняя менее железистая часть продуцирует белок, а нижняя более железистая — капсульные оболочки. Принимая во внимание строение кладок, с этим нельзя согласиться. Судя по рисункам самих упомянутых авторов и нашим данным, слой белка вокруг яиц отсутствует (рис. 5).

По поводу судьбы мужских гамет в женском половом тракте известно лишь, что у *Pleurocera* и *Goniobasis* сперматофоры вначале захватываются самками с помощью яйцекладного синуса, из которого высвобожденные сперматозоиды проникают в паллиальный отдел (Woodart, 1934; Dazo, 1965). В ходе наблюдений за размножающимися приморскими *Juga* в естественных условиях и в лаборатории не было случаев нахождения сперматофоров. При вскрытии живых самцов и самок во время их высокой копулятивной активности сперматофоры

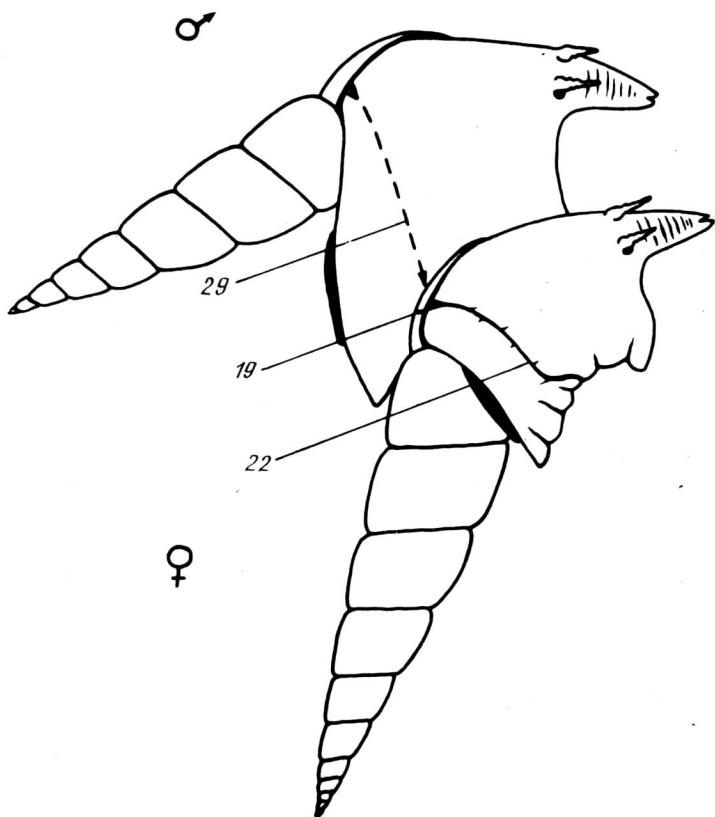


Рис. 5. Положение самца и самки *Juga czerskii* во время псевдокопуляции: 29 — направление движения мужских половых продуктов. Остальные обозначения как на рис. 2 и 4

также не были обнаружены. Однако в семепринимавшем кармане у самок, в семяпроводе и между паллиальными пластинами у самцов были обнаружены слизистые пакеты с дезориентированными сперматозоидами. Сперматоцеллы обнаружены не были, хотя возможность их формирования полностью исключить нельзя (сперматоцеллы характерны для подотряда Cerithiopsoides).

Формирование пакетов сперматозоидов у *Juga* начинается в семяпроводе, точнее, внутри образованного им вспучивания, расположенного вблизи сфинктера. При размыкании сфинктера накопленные во вспучивании сперматозоиды проталкиваются в простату, окружаются там слизью и, вероятно, в таком виде попадают в мантийную полость самок.

Женская половая система устроена и функционирует более сложно (рис. 4, 5). Из мантийной полости самки пакеты со сперматозоидами попадают в семепринимавший карман (рис. 2—4, 18), где, вероятно, происходит высвобождение сперматозоидов, которые в дальнейшем покидают карман и по спермальной борозде (рис. 4, 21) продвигаются к проксимальной части паллиального гонодукта. Часть сперматозоидов участвует в оплодотворении яиц, другая часть попадает в семеприемник (рис. 4, 16) и подвергается там лизису.

Движение женских половых продуктов по половым путям самок происходит в направлении, противоположном направлению движения мужских. На рис. 5 показаны направление движения женских гамет и их состояние в различных

частях половой системы. В яйцевод (рис. 5, 10) живых самок мы находили яйца, окруженные тонкой вителлиновой оболочкой; в таком виде яйца поступают в паллиальный овидукт. Оплодотворение должно происходить до формирования капсульной оболочки и, вероятно, имеет место в оплодотворительном кармане (рис. 5, 28) — воронковидной инициальной части паллиального овидукта, примыкающей к яйцеводной борозде (рис. 5, 15). Оплодотворенное яйцо, продвигаясь далее по яйцеводной борозде в дистальном направлении, покрывается тонкостенной слизистой капсульной оболочкой, выделяемой капсульной железой (рис. 5, 14), и окружается слизью, являющейся секретом нидаментальной железы (рис. 5, 12). Яйцевые капсулы, окруженные слизью, по яйцеводной борозде из паллиального отдела попадают в цефалоподиальный, представленный яйцекладным синусом (рис. 5, 22). Проходя по синусу, края которого в этот период смыкаются, а стенки волнообразно сокращаются, яйцевые капсулы укладываются на субстрате вместе с окружающей их слизью.

КОПУЛЯТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Несмотря на отсутствие копулятивного органа у самцов пахикилид, для них характерно копулятивное поведение. Например, Дажо (1965) сообщает, что наивысшая копулятивная активность у *Goniobasis livescens* (Say) приходится на осень, хотя частично может проявляться и весной — в период яйцекладки. По данным того же и других авторов (Woodart, 1934), процесс копуляции у североамериканских пахикилид заключается в активном захватывании самками сперматофоров своим яйцекладным синусом. Поскольку настоящей копуляции не происходит, то этот процесс, по нашему мнению, следует называть псевдокопуляцией.

Псевдокопуляцию у дальневосточных видов *Juga* мы неоднократно наблюдали в природных и лабораторных условиях (рис. 6). Самец и самка, оттягивая раковины назад, широко открывают мантийные полости. Самец крепится подошвой ноги на дорсальной части последнего оборота раковины самки, обычно располагаясь сверху или выше по течению, если оно имеется. Вероятно, такое поведенческое приспособление облегчает транспорт спермы в отсутствие настоящей копуляции. Во время спаривания правая сторона ноги самца разбухает, покрывается слизью и волнообразно сокращается, проталкивая половые продукты к устью раковины самки. Здесь пакеты сперматозоидов, направляемые биением ресничных полей, расположенных по краям отверстия семепринимającego кармана самок (рис. 4, 19), попадают в этот карман. Весь процесс продолжается 10–15 мин и, в отличие от такового у американских пахикилид, характеризуется пассивной ролью самки. Наивысшая копулятивная активность наблюдается у *Juga* в период яйцекладки (весна — начало лета), в отличие от *Goniobasis*, копулирующего чаще всего после завершения овипозиции (Dazo, 1965).

СТРОЕНИЕ КЛАДОК

На примере четырех американских родов семейства Pachychilidae (таблица) рядом авторов было показано единообразие строения кладок данного семейства. Обычно описываются небольшие кладки, содержащие до 20 мелких сферических яйцевых капсул, уложенных в один слой и окруженных слизью (Jewell, 1931; Van Cleave, 1932; Winson, 1933 и др.). Несколько отличаются от других кладки *Anculosa* sp. с более крупными одиночными капсулами (Rosewater, 1960).

По нашему мнению, некоторые авторы при описании кладок допускают неточности, называя яйцами настоящие капсулы, хотя Ван Клив (Van Cleave, 1932) и Дажо (1965) показали наличие капсульной оболочки для пахикилид. Причем, если Ван Клив (1932) считает, что яйцо окружено только капсульной оболоч-

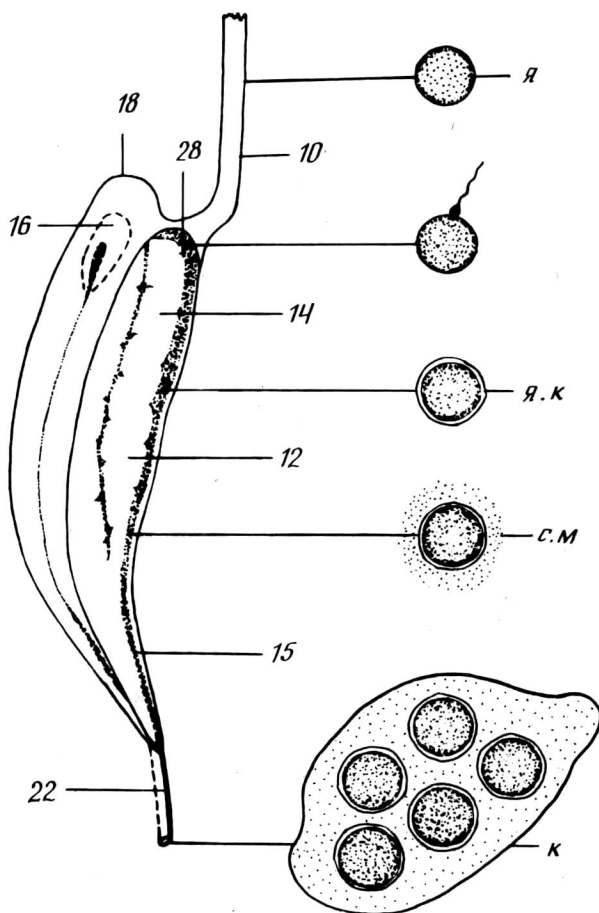


Рис. 6. Схема формирования кладки *Luga* из Приморья: я — яйцо с вителлиновой оболочкой, я.к — яйцевая капсула, с.м — слизистый матрикс, к — кладка. Остальные обозначения как на рисунках 1, 3 и 4

кой, то *Дажо* выделяет кроме нее еще и белковый слой. При подробном рассмотрении яйцевых капсул *Luga* выраженного белкового слоя нами не обнаружено (рис. 7, 7), что свидетельствует об отсутствии белковой железы у самок. Однако после оплодотворения под желточной оболочкой яйца образуется перивителлиновое пространство, заполненное белковой жидкостью. На рис. 7, 7 показана слоистая капсульная оболочка (а), непосредственно к ней примыкает вителлиновая оболочка (б), в перивителлиновой жидкости (г) плавает содержимое яйца (в), окруженное цитолеммой. В ходе развития зародыша при появлении у него сформированного велюма проницаемость капсульной оболочки резко увеличивается, в связи с чем и яйцевая капсула и ее оболочка начинают разбухать, позволяя зародышу свободно плавать внутри капсулы (рис. 7, б).

При сравнении кладок изученных нами видов *Luga* видно, что размеры неразбухших яйцевых капсул и число их в кладке не является видоспецифичным признаком (таблица). Литературные данные по американским пахихилидам также демонстрируют значительные вариации размеров яиц и яйцевых капсул, числа капсул в кладке как внутри рода, так и у видов разных родов (таблица). Кроме того, по нашим наблюдениям, наличие на поверхности кладки *Luga* какого-

Виды	Диаметр яйца, мкм	Диаметр яйцевой капсулы, мкм	Число капсул в кладке	Время раз- вития, сутки
Моллюски Северной Америки (литературные данные)				
Виды рода <i>Goniobasis</i>	275–306	382–405	2–16	11,5–15
Виды рода <i>Pleurocera</i> , <i>Io fluviatilis</i>	285–300	380	1–19	15–16
Моллюски Приморского края (собственные данные)				
<i>Juga tegulata</i>	260–290	300–560	13–350 (среднее 20)	11–12
<i>J. nodosa</i>	265–290	305–530	11–290 (среднее 25)	11–12
<i>J. calculus</i>	275–295	315–540	12–230 (среднее 24)	11–12
<i>J. buettneri</i>	290–295	330–540	15–200 (среднее 25)	11–12
<i>J. czerskii</i>	290	330–540	10–300 (среднее 20)	11–12

либо материала (песок, ил, детрит и т.д.) зависит не от вида моллюска, а от субстрата и внешних условий. То же можно сказать и о взаимном расположении капсул внутри кладки, определяемым не видовыми особенностями, а скоростью и направлением движения моллюска во время овипозиции, что в свою очередь диктуется характером субстрата и внешними условиями. Что касается других родов, то попытки использовать морфологические характеристики кладок (форма кладки, укладка в ней яйцевых капсул, степень покрытия субстратом и вид этого субстрата) в систематике пахихилид признавались несовершенными самими авторами (Rosewater, 1960; Dazo, 1965).

Таким образом, нами установлено, что размеры яиц и их оболочек в пределах подрода *Hua* рода *Juga* сохраняются неизменными, а мелкие различия во внешнем виде кладок, вызываемые поведенческими особенностями видов, хотя и могут отмечаться, но обычно стираются под влиянием внешней среды (здесь сказываются нечеткие экологические группировки у *Juga*). В связи с этим ниже приводится описание кладок для дальневосточного подрода в целом.

Род *Juga* H. Adams et A. Adams, 1854

Подрод *Hua* Chen, 1943

Кладки в виде слизистых полос или полотен различных очертаний, образованы группой яйцевых капсул, уложенных однослойно в 1–6 не всегда четко прослеживающихся рядов и погруженных в слой густой прозрачной слизи (рис. 7, 1–4). Длина кладок 5–50 мм, ширина 2–8 мм, высота 0,5–1 мм. Яйцевые капсулы в свежееотложенных кладках мелкие (до 335 мкм в диаметре), сферической формы, заполнены непрозрачным содержимым серо-зеленого или бирюзового цвета (рис. 7, 5). При повреждении яйцевых капсул их цвет может изменяться до желто-розового. В ходе развития яйцевые капсулы могут разбухать до 560 мкм, принимая вид шара, заполненного прозрачной жидкостью, в которой плавает зародыш (рис. 7, 6). Число капсул в кладке 10–350, но чаще 20–25 шт.

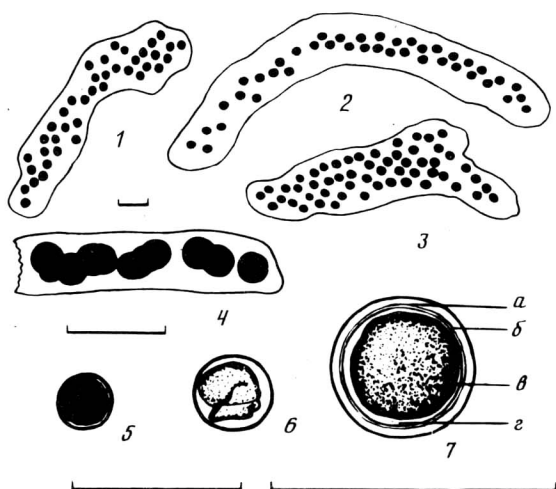


Рис. 7. Кладки (1-4) и яйцевые капсулы (5-7) *Juga* из Приморья: 1, 2, 3 - вид кладок сверху; 4 - вид кладки сбоку. Остальные обозначения - см. текст. Масштаб (мм): 1-6 - 1; 7 - 0,5

В качестве исключения при нарушении движения моллюска во время овипозиции могут образовываться не соединенные слизью участки кладок, содержащих менее 10 яйцевых капсул.

ОТКЛАДКА ЯИЦ

Процесс яйцекладки у *Juga* наблюдался нами многократно в естественных и искусственных условиях. Перед началом овипозиции самка замирает, перестает питаться; стенки яйцекладного синуса смыкаются и начинают волнообразно сокращаться. Сокращения распространяются на всю подошву, в результате чего моллюск медленно продвигается вперед и влево под углом 45° относительно оси тела. "Прессовки" кладки у *Juga*, в отличие от *Pleurocera* (Van Cleave, 1932), не происходит.

В лабораторных условиях кладки чаще всего располагались на стенках аквариума. По форме эти кладки обычно длинные и узкие, с размещением яйцевых капсул в 1-2, реже - в 3 ряда независимо от вида моллюска. В природе, где размеры пригодных участков субстрата часто ограничены, моллюски откладывают более широкие и короткие кладки, до 6 капсул в ширину. Такие кладки образуются при П-образном движении моллюска по субстрату. Конец овипозиции у *Juga* определяется началом активного питания (зигзагообразные движения головы) и продвижения вперед.

Лабораторные наблюдения над овипозицией у одиночных самок, взятых из природы в период активной яйцекладки (май-июнь), показывают, что откладка яиц продолжается не менее 20-30 дней. Такая же продолжительность яйцеклад-

- Houston R.S., 1985. Genital ducts of the Cerithiacea (Gastropoda: Mesogastropoda) from the Gulf of California // J. Molluscs Stud., 51, 2, 183-189.
- Itagaki H., 1960. Anatomy of *Semisulcospira bensoni*, a fresh-water gastropod // Venus, 21, 1, 115-119.
- Jewell D.D., 1931. Observation reproduction of the snail *Goniobasis* // Nautilus, 44, 1, 10-14.
- Johansen J., 1953. On the genital organs of some mesogastropods: *Cerithium vulgatum* Brug., *Triphora perversa* (L.) and *Melanella (Eulima) intermedia* (Canter) // Zool. Bidr. Uppsala, 30, 1-73. - 1956. On the anatomy of *Tympanotonus fuscatus* (L.), including a survey of the open pallial oviduct of the Cerithiacea // Atlantide Rep., 4, 149-166.
- Marguder S.R., 1935. The anatomy of the fresh-water Prosobranchiate gastropods, *Pleurocera canaliculatum undulatum* (Say) // Amer. Midland Natur., 16, 883-912.
- Rosewater J., 1960. Geographic variation of *Pleurocera canaliculatum* (Mollusca: Prosobranchia) in the Ohio river basin. Cambridge: Harvard Univ., 1-400.
- Van Cleave H.J., 1932. Studies of snails of the genus *Pleurocera*. 1. The eggs and egg laying habits // Nautilus, 46, 1, 29-34.
- Winson C.P., 1933. The eggs of *Goniobasis virginea* Gmelin and *Anculosa carinata* Brugiere // J. Tenn. Acad. Sci., 9, 243-259.
- Woodart T.M., 1934. Anatomy of the reproductive system of *Goniobasis laqueata* (Say) // Ibidem, 9, 260-270. - 1935. Spermic diformism in *Goniobasis laqueata* (Say) // J. Morphol., 57, 1, 1-23.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР (Владивосток)

Поступила в редакцию
27 декабря 1989 г.

ON THE BIOLOGY REPRODUCTION OF MOLLUSCS PACHYCHILIDAE (GASTROPODA, CERITHIIFORMES)

L.A. PROZOROVA

Institute of Biology and Pedology, Far East Science Center, USSR Academy of Sciences (Vladivostok)

S u m m a r y

Consideration is given to the structure of the reproductive system, functions of its sections, fertilization processes, oviposition, and the morphology of laying and embryo development in Pachychilidae of the USSR Far East. A comparative analysis of the original and literature data on the biology of reproduction of molluscs from genera *Juga*, *Semisulcospira*, *Pleurocera*, *Goniobasis*, *Io* and *Anculosa* revealed not only the similarity between the East-Asian and North-American egg-laying representatives of this family but also some significant anatomical and, respectively functional differences.