

# Гистоморфологическое исследование гонад и кладок у брюхоногих моллюсков семейства *Buccinidae*

Г.Г. Калинина, И.В. Матросова, В.В. Евдокимов – Дальрыбвтуз

Брюхоногие моллюски семейства *Buccinidae* привлекают к себе пристальное внимание исследователей, поскольку для рационального ведения промысла необходима информация о характере развития их гонад, сроках нереста и полового созревания. Не менее важным является выяснение продолжительности эмбрионального периода развития у различных видов трубака (общее название промысловых видов брюхоногих моллюсков) с целью уточнения времени пополнения популяций молодь.

Отечественными естествоиспытателями много внимания уделено изучению размножения и ранних стадий онтогенеза у некоторых беломорских видов *Buccinum* [Матвеева, 1966; Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфозоологические и эволюционные аспекты проблемы. Л.: Наука, 1977. 265 с.]. Несомненно, немалый материал накоплен и зарубежными исследователями по данной проблеме [Джуртубаев М.М., Родригес Ф.Э. К изучению морских брюхоногих моллюсков Колумбии// Науч. тр. Зоол. музея Одес. гос. ун-в., 1995, № 2, с. 12–14; Tomita K. The Maturation of the ovaries of the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino, in Rebun Island, Hokkaido, Japan Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Station. 1967. № 7. P. 1–5; Yunus M. Synopsis of biological data on the European abalone, *Haliotis tuberculata* Linnaeus, 1958 (Gastropoda: Haliotidae)// FAO Fish. Synop. 1995. № 156. I–VII. P. 1–28; Barnes R.S.K. Breeding, recruitment and survival in a mixed intertidal population of the Mudsnaills *hydrobia ulvae* and *H. Neglecta*// J.Mar.Biol.Assoc.UK. 1996. V.76. № 4. P. 1003–1012; Koike K. Embryonic development and larva dispersal in the *Neritidae* (Gastropoda: Prosobranchia)// *Galaxea*. 1996. V. 13. № 1. P. 129–130].

Что касается дальневосточных видов трубака, существует монография А.Н. Голикова [Моллюски *Buccinidae* Мирового океана (Сер.: Фауна СССР. Моллюски. Т. V, вып. 2). Л.: Наука, 1980], но в ней приведены краткие сведения по размножению. Кроме того, за 22 года многое изменилось в экологическом аспекте, поэтому необходима корректировка данных.

Изложенные выше соображения стали причиной написания настоящей работы, целью которой были гистоморфологическое исследование гонад самок и самцов у четырех видов промысловых брюхоногих моллюсков сем. *Buccinidae*, а также анализ их кладок.

## Материал и методика

Исследовались гонады самок и самцов у четырех видов трубака: *Buccinum bayani*, *Buccinum verkruzeni*, *Neptunea polycostata*, *Neptunea constricta*. Сбор материала производился в Уссурийском заливе (Японское море) с глубины 50–120 м с мая по декабрь 1998 г. Там же были собраны кладки этих моллюсков.

Материал обрабатывался по общепринятой гистофизиологической методике при заливке в парафин [Меркулов Г.А. Курс патологической гистологии. Л.: Медицина, 1969. 341 с.]. Для микроскопического исследования брались кусочки гонад размером 10–12 мм, фиксированные 70%-ным спиртом. Срезы толщиной 5–6 мкм окрашивали гематоксилином Эрлиха и заключали в дамарлак. Готовые препараты исследовались в проходящем свете при различном увеличении (100, 400) с помощью микроскопа *Olympus model BHT*. Стадии развития гонад определяли по наличию доминирующих репродуктивных клеток согласно существующим классификациям [К. Tomita, 1967; Дзюба С.М. Морфологическая и цитохимическая характеристика овогенеза и половых циклов у приморского гребешка и у дальневосточной гигантской мидии// Дисс. канд. биол. наук, 1972, 219 с.]. Для морфометрического исследования кладок были выбраны следующие параметры: внешний вид; длина, ширина и высота яйцевых капсул; степень зрелости яиц. Прослежен ранний онтогенез до выхода моллюсков из капсулы.

## Результаты и обсуждение

Брюхоногие моллюски – раздельнополые организмы. Половой диморфизм у них не выражен, за исключением наличия у самцов крупного совокупительного органа – пениса. Строение половой системы бужинид довольно хорошо изучено [Кауфман, 1977; Голиков, 1980]. Учитывая литературные сведения и результаты собствен-

ных исследований, можно сказать следующее. Половые железы брюхоногих моллюсков имеют трубчатое строение и занимают правую сторону верхних оборотов тела. Гонада и печеночный дивертикул покрыты общей серозной оболочкой. Наружный эпителий имеет разное строение для печени и для гонады. У печени он однорядный призматический, ядра лежат на разных уровнях. По мере продвижения к железе эпителий становится кубическим, ядра – на одном уровне. Среди клеток эпителия гонады имеются бокаловидные клетки, вырабатывающие слизь, которая необходима в дальнейшем для формирования клеток.

Хорошо развиты слой рыхлой соединительной ткани и мышечный слой, который, очевидно, принимает участие в сокращении стенок гонады. Половые трубочки прорастают в соединительнотканном пространстве между серозной оболочкой и печеночным дивертикулом. По мере разрастания трубочек формируется дефинитивная гонада. На поперечном срезе выводных протоков и ацинусов в женской гонаде у исследованных видов моллюсков можно видеть, что вдоль их стенок располагаются половые клетки, среди которых отмечаются молодые ооциты, связанные со стенкой ацинуса широким основанием, ооциты на стадии большого прото- и трофоплазматического роста (по классификации З.С. Кауфмана [1977] и С.М. Дзюбы [1972], жировые глобулярные ооциты (согласно классификации К. Tomita [1967])).

Молодые ооциты – это клетки округлой формы, часто окруженные фолликулярной оболочкой. Они контактируют широким основанием со стенкой ацинуса. Ядро у них небольшое, часто маскирующееся гранулами желтка и занимающее центр клетки. Цитоплазма мелкозернистая.

Ооциты, находящиеся в стадии большого протоплазматического роста, имеют вытянутую форму. Эти клетки соединены со стенкой ацинуса тонким стебельком или иногда толстой ножкой. Цитоплазма за счет гранул желтка зернистая, небольшое ядро почти не просматривается.

Жировые глобулярные ооциты – это клетки, в цитоплазме которых отмечаются сферические глобулы, окрашиваемые негативно. Наряду с базофильной цитоплаз-

Род/вид	Длина капсулы, мм	Ширина капсулы, мм	Высота капсулы, мм	Внешний вид капсулы		Количество молодых моллюсков внутри капсулы
				Цвет	Верхняя часть	
<i>Neptunea constricta</i>	26,2	12	7,6	Желтый	Ребристая	4 (с двухоборотной раковины)
<i>Neptunea polycostata</i>	26	18	7	Серый	Гладкая	5 (с трехоборотной раковины)
<i>Buccinum bayani</i>	10,75	15,75	3,5	Серый	Морщинистая	6 (с трехоборотной раковины)
<i>Buccinum verkruzeni</i>	13,28	10,85	3,85	Серый	Морщинистая	8 (с трехоборотной раковины)

мой в этих клетках можно увидеть гранулы желтка. В ядре наблюдается одно или более ядрышек.

В гонадах самцов нами были обнаружены сперматоциты 1-го и 2-го порядка, пресперматиды, сперматиды и спермии.

Мужские половые клетки на световом уровне исследования не отличаются от таковых других видов моллюсков [Кауфман, 1977]. Сперматоцит 1-го порядка – это результат митоза вторичных сперматогоний. Хотя ядра обеих клеток схожи, сперматоцит 1-го порядка легко отличим, так как имеет тонкий гранулярный хроматин, расположенный случайно или на одной стороне ядра.

Сперматоцит 2-го порядка – это результат мейотического деления сперматоцита 1-го порядка. Диаметр его ядра в 0,5 раза меньше, чем у сперматоцита 1-го порядка. Сперматоциты располагаются ближе к центру ацинуса.

Сперматиды – клетки треугольной формы с плохо различимой цитоплазмой, с темным ядром эллипсоидной формы. Чаще всего встречаются в просветах ацинусов. Спермии формируются из сперматид путем метаморфоза. Они ярко окрашиваются и имеют округлую головку и хвост. Спермии лежат в центре ацинусов, хвостами в центр.

В зависимости от доминирующих репродуктивных клеток в ацинусах гонады нами выявлены три стадии развития: преднерестовая, нерестовая и посленерестовая. Для преднерестовой стадии характерно, что ацинусы имеют наибольшую величину. В это время в гонаде преобладают клетки на стадии завершения вителлогенеза и ооциты, закончившие рост. В семенниках протекают процессы сперматогенеза, последовательно появляются сперматоциты 1-го и 2-го порядков, сперматиды и сперматозоиды.

На нерестовой стадии объем ацинусов достигает максимальных размеров. В гонадах у самок преобладают ооциты, закончившие рост: жировые глобулярные ооциты, а у самцов – спермии. У стенок ацинусов встречаются в незначительном количестве ооциты и сперматоциты. Средние объемы ооцитов и ацинусов у самок и площадь зоны формирования у самцов максимальны.

Посленерестовая стадия наступает вслед за выметом гамет. У отнерестившихся животных в ацинусах иногда встречаются невыметанные гаметы.

У исследованных видов моллюсков в мае-июне гонады находились на преднерестовой стадии. В это время в гонадах наряду со зрелыми гаметами имелись и более молодые ооциты. В августе гонады у *Neptunea constricta* были на нерестовой стадии. В сентябре часть особей *Buccinum bayani* имели пустые гонады – отнерестовали, а другие продолжали нереститься. В гонадах у *Buccinum verkruzeni* наряду с невыметанными жировыми глобулярными имелись молодые ооциты, связанные со стенкой ацинуса широким основанием. В октябре в гонадах у *Neptunea constricta* были только молодые ооциты. У *Neptunea polycostata* наряду с молодыми ооцитами в единичном количестве встречались невыметанные жировые глобулярные ооциты, которые впоследствии, по мнению некоторых исследователей [Кауфман, 1977; Джуртубаев и др., 1995; Koike, 1996], подвергаются резорбции.

В декабре гонады *Buccinum verkruzeni* находились в посленерестовом состоянии. Стенки гонад были истончены, сперматогонии и зрелые спермии отсутствовали, содержались только сперматоциты и немного сперматид. В это время железа самки узким слоем окаймляла печень. Стенки половых трубочек спавшиеся, в них имелись только молодые ооциты. У нептуней (*N. polycostata*, *N. constricta*) в декабре в гонадах присутствовали ооциты в стадии роста, соединенные со стенкой ацинуса. Встречались также ооциты, закончившие рост. Т.е. в железе происходил активный рост клеток.

Большинство брюхоногих, в том числе и представители родов *Buccinum* и *Neptunea*, – яйцекладущие. Согласно нашим наблюдениям, яйца, откладываемые самками трубака, объединены в кладки, которые состоят из отдельных кожистых коконов или капсул, имеющих вид уплощенных овальных (у *B. bayani* и *N. constricta*) или округлых (у *N. polycostata* и *B. verkruzeni*) мешочков. В кладках наружная оболочка одного кокона переходит на оболочку соседнего, что отмечали и другие авторы [Голиков, 1980; Mouachid A., et

al. Observation of spawn in *Melanopsis praemorsa* (Prosobranchia: Melanopsidae) // *J. Mollusc. Stud.* 1996. V. 62. № 3. P. 398–402 pp.]. Число коконов в кладках варьирует, что, вероятно, связано с тем, что несколько самок выметывают яйца на одно и то же место и их кладки сливаются в одну общую.

Верхняя часть кокона у букцинума выпуклая, морщинистая, а у нептуней – гладкая или ребристая. Нижняя часть капсулы как у букцинума, так и у нептуней уплощенная и гладкая. В зависимости от размеров и вида самок, отложивших яйца, морфометрические параметры (длина, ширина, высота) яйцевых капсул варьируют (таблица). По внешнему виду и размерам яйцевые капсулы у *B. verkruzeni* и у *B. bayani* почти одинаковые. Только у *B. verkruzeni* они более округлые. У нептуней капсулы четко различаются по внешнему виду (см. таблицу). Кроме наружной оболочки коконы имеют и нежную внутреннюю, куда заключены яйца и окружающая их белковая жидкость. По мнению некоторых авторов [Кауфман, 1977; Голиков, 1980], формирование кокона и прикрепление его к субстрату осуществляется передней pedalной железой ноги.

Несмотря на значительное число яиц в коконах, у букцинид, как и у некоторых других представителей *Buccinum* и *Neptunea*, только из части яиц образуются эмбрионы. Яйца, не образующие зародыша, дегенерируют и служат пищей развивающимся эмбрионам [Голиков, 1980]. Стадия велигера, как и все эмбриональное развитие трубака, проходит в коконе. Развивающийся зародыш проглатывает дегенерирующие яйца, а иногда и других зародышей. Молодые моллюски, имеющие уже 2–3-оборотную раковину, прогрызают отверстие в уплощенной стороне кокона и покидают его, переходя к ползающему образу жизни [Кауфман, 1977; Голиков, 1980].

Проведенный нами анализ кладок показал, что в конце июня – начале июля в коконах у *B. bayani* и *B. verkruzeni* яйца находились на ранней стадии развития. У *B. verkruzeni* процесс дробления яиц еще не начался, а у *B. bayani* наблюдалось дробление – стадия 4 бластомеров. В конце сентября – начале октября в коконах у

*N.constricta* и *N.polycostata* эмбрионы находились на стадии велигера, характерными признаками которой являются парус (сильно разросшийся прототрох), зачатки раковинной железы, ноги и радулы.

В октябре в коконах у нептуней были обнаружены молодые моллюски (у *N.constricta* – с двухоборотной раковиной, у *N.polycostata* – с трехоборотной раковиной). У *B.bayani* и *B.verkruzeni* в октябре в коконах были обнаружены велигеры, а в ноябре – молодые моллюски. Некоторые коконы в октябре были пустыми (в первую очередь, у *N.polycostata*), т.е. молодые моллюски уже покинули их.

Как известно, у представителей родов *Buccinum* и *Neptunea* отсутствует пелагическая стадия развития, и молодые моллюски, покидая яйцевую капсулу, сразу переходят к активному ползающему образу жизни. Согласно нашим данным, эмбриональный период у исследованных видов нептуней продолжается в среднем 2 мес., а у букцинид – 3–3,5 мес.

Суммируя полученные данные и имеющиеся литературные сведения [Матвеева, 1966; Кауфман, 1977; Голиков, 1980] о репродуктивном цикле представителей родов *Buccinum* и *Neptunea*, можно сказать следующее. После нереста у моллюсков обоих родов невыметанные половые продукты подвергаются энергичной резорбции и фагоцитозу амебоцитами. Молодые ооциты, находящиеся до вымета в гонадах, в это время начинают быстро расти. У букцинума к июлю они увеличиваются

приблизительно до 32,3; у нептуней – до 124 мкм, а некоторые даже вступают в стадию раннего вителлогенеза. Оогонии после неактивной фазы начинают усиленно размножаться. В июле-августе у букцинума ооциты нового поколения уже достигают стадии превителлогенеза, а у нептуней проходят стадию вителлогенеза – образования углеводного, а затем жирового желтка, что согласуется с литературными данными [Кауфман, 1977; Yunus, 1995].

В августе у нептуней значительная часть ооцитов завершает свое развитие, происходит нерест на стадии жировых глобулярных ооцитов. У букцинума формирование жировых глобулярных ооцитов заканчивается немного позже и нерест отмечается в сентябре. Ко времени ледостава все гаметогенетические процессы приостанавливаются, переходят в так называемую «дремлющую» фазу – покой. Схожие результаты были получены рядом авторов для других видов моллюсков [Джуртубаев и др., 1995; Barnes, 1996].

Таким образом, предпринятое нами гистоморфологическое исследование гонад самок и самцов у четырех видов брюхоногих моллюсков сем. *Buccinidae* показало, что посленерестовая перестройка и гаметогенез идут у них почти параллельно, что характерно для моллюсков с невысокой плодовитостью и большим содержанием желтка в яйцеклетках. Полученные данные по гистологической организации и клеточному составу половых желез гастропод могут служить морфологиче-

ской основой для дальнейших исследований физиологии гонад.

**Резюмируем сделанные нами выводы.** Половые железы у исследованных видов брюхоногих моллюсков в июне-июле находились на преднерестовой стадии. Нерест у *N.constricta* и *N.polycostata* начался в конце июля и продолжался до конца августа; у *B.bayani* и *B.verkruzeni* он наблюдался в августе-сентябре. Анализ кладок показал, что в среднем эмбриональный период развития у нептуней продолжается 2 мес., а у букцинумов – 3–3,5 мес.

**Kalinina G.G., Matrosova I.V., Evdokimov V.V.**

**Hystomorphological study of gonads and egg mass of gastropods of Buccinidae family**

*The authors studied gonads and egg mass of four species of gastropods – Buccinum bayani, Buccinum verkruzeni, Neptunea polycostata, Neptunea constricta.*

*It was shown that the process of after-spawning changes is simultaneous with gametogenesis, which fact is characteristic for mollusks with low fecundity and high eggs yolk content. The average embryonic period of Neptunea development lasts about 2 months, when for Buccinum it makes about 3-3.5 months. Early ontogenesis before hatching of young mollusks from capsule is described.*

