

Репродуктивная анатомия некоторых родов североамериканских *Pleuroceridae* (*Gastropoda: Cerithiiformes: Cerithioidea*)

Л.А. Прозорова, А.В. Расщепкина

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

Сравнительно-анатомическое исследование половой системы пресноводных яйцекладущих церитиоидей с запада Северной Америки проведено с использованием гистологических методов. Выделены по форме раковины и изучены анатомически пять видов из системы р. Вилламеттэ — крупного притока нижнего течения р. Колумбия, по конхологическим признакам относящиеся к подроду *Juga* (*Juga*) Н. et A. Adams, 1854. В строении паллиального гонодукта изученных видов обнаружены различия во взаиморасположении семяприемника и кармана на медиальной пластине, форме семяприемника, его размерах по отношению к карману, степени замкнутости межпластинной полости и глубине залегания в ней семяприемника. Приводятся иллюстрированное описание гонодуктов для всех видов с обсуждением обнаруженных различий и таксономического статуса признаков.

Reproductive anatomy of some genera of North American *Pleuroceridae* (*Gastropoda: Cerithiiformes: Cerithioidea*)

L.A. Prozorova, A.V. Rasschepkina

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

The comparative-anatomic research of reproductive system of freshwater egg-laying cerithioideans from western North America is carried out using histological methods. Five species in the subgenus *Juga* (*Juga*) Н. et A. Adams, 1854 from the Willamette River system — main tributary of the lower Columbia River are distinguished on the basis of their conchology and anatomically studied. Interspecific differences in oviduct structure are found. Illustrated descriptions of species oviducts supplied by discussion on taxonomy states of characters are presented.

Строение репродуктивной системы североамериканских пресноводных церитиоидей по литературным источникам известно только для представителей родов *Pleurocera* Rafinesque, 1818 и *Elimia* Н. et A. Adams, 1854 (syn. *Goniobasis* Lea, 1862) [Woodard, 1934; Marguder, 1935; Dazo, 1965]. Эти рода, а также другие пресноводные яйцекладущие церитиоидеи Северной Америки, включая бассейны тихоокеанского побережья, в зарубежной малакологической литературе относятся к семейству *Pleuroceridae* [Burch, 1989, и др.].

Вместе с тем ранее нами уже отмечалось, что западно-американские представители подсемейства, относящиеся к роду *Juga* Н. et A. Adams, 1854, вместе с амуро-приморскими и корейскими яйцекладущими церитиоидеями формируют отдельную группу родов [Прозорова, Расщепкина, 2001; Расщепкина, Прозорова, 1999], которой мы придаем ранг семейства [Прозорова, Старобогатов, в печати]. Для югид характерны замкнутый паллиальный карман и наличие в верхней трети медиальной пластины семяприемника, в то время

как у плевроцерид образованный медиальной пластиной карман широко открыт в мантийную полость, паллиальный семяприемник отсутствует, а его функцию, по нашим данным, выполняют участки паллиального либо бурального отделов (в последнем случае органы ренального происхождения), ошибочно называемые семяприемником [Dazo, 1965; Burch, 1989]. На основе этих различий амуро-приморских

югид предлагалось отделить от восточно-американских плевроцерид еще до получения сведений по анатомии западно-американских моллюсков [Прозорова, 1990; Prozorova, 1994]. В данной статье мы вновь возвращаемся к этому вопросу на основе новых сведений по анатомии югид из западно-американского штата Орегон (южная часть бассейна нижнего течения р. Колумбия).

Материал и методика

Материал по югидам, любезно предоставленный для исследования сотрудником лесничества бассейна Вилламеттэ Линдой Ашкеназ (Linda Ashkenas, Willamette Nat. Forest, Corvallis, Oregon, USA), собран ею и другими работниками лесничества в январе 1999 г. в притоках первого (ручьи Кворц и Лукаут) и второго порядка (ручей Оак) р. Вилламеттэ — левого притока нижнего течения р. Колумбия. По конхологическим признакам эти моллюски отнесены нами к пяти видам подрода *Juga* (*Juga*) Н. et A. Adams, 1854. Определение проводилось на основе сравнения значений различных индексов, апикальных углов и скорости нарастания оборотов с использованием компараторного метода и рисунков раковин из монографии Берча [Burch, 1989] по брюхоногим Северной Америки, а также личных сообщений специалиста частной научно-консультационной фирмы Терренса Фреста (Terrence Frest, «Deixis», Seattle, Washington, USA). При этом следует отметить слабую разработанность систематики американских югид, особенно на уровне видов, что частично объясняется отсутствием типового материала по большинству видов. Это существенно осложняет изучение различных сторон биологии американских югид, поскольку для проведения их

идентификации необходимы предварительные фаунистические и таксономические исследования с выделением топотипов или неотипов, описанием новых таксонов и определением синонимии. Поскольку такая работа еще не проведена, в настоящее время мы можем только разграничить один вид от другого, оставив на будущее подбор подходящих названий.

В пробе из ручья Лукаут выявлены два вида югид с гладкими оборотами, незначительно различающимися по скорости нарастания их ширины. По форме раковины и величине апикального угла трех верхних оборотов (20° у первого вида и 23° у второго) они оказались близки *J. dallesensis* (Henderson, 1935) (апикальный угол — 22°), изображенному в монографии Берча [Burch, 1989]. Однако по сведениям Фреста, этот вид имеет крайне узкое распространение (несколько малых рек в районе Колумбийского ущелья) и не проникает в низовья Колумбии ниже г. Даллес (The Dalles). Кроме этого, на верхних оборотах *J. dallesensis*, как и у других видов подрода, даже в условиях быстрого течения и каменистого грунта хорошо заметны остатки радиальной скульптуры, практически не выраженной у моллюсков из ручья Лукаут. В связи с этим последние в дальнейшем могут быть перенесены в подрод

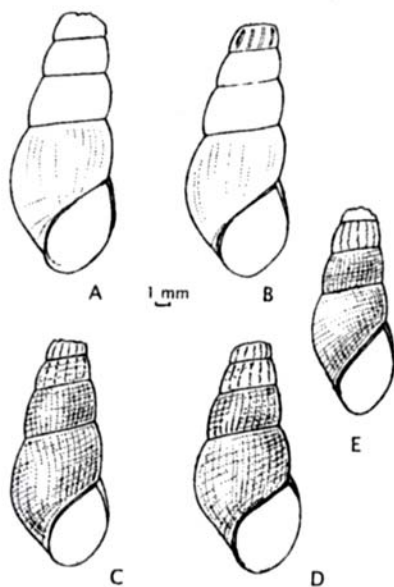


Рис. 1. Раковины пяти изученных видов: А — *Juga* sp. 1 из ручья Лукаут — притока р. Вилламетте (бассейн нижнего течения р. Колумбия, Орегон, США); В — *Juga* sp. 2 из ручья Лукаут — притока р. Вилламетте (бассейн нижнего течения р. Колумбия, Орегон, США); С — *Juga* sp. 3 из ручья Кворц — притока р. Вилламетте (бассейн нижнего течения р. Колумбия, Орегон, США); D — *Juga* sp. 4 из ручья Кворц — притока р. Вилламетте (бассейн нижнего течения р. Колумбия, Орегон, США); E — *Juga* sp. 5 из ручья Оак — притока второго порядка р. Вилламетте (бассейн нижнего течения р. Колумбия, Орегон, США).

Fig. 1. Shells of 5 studied species: A — *Juga* sp. 1 from the Lookout Creek, the Willamette River tributary (the lower part of the Columbia River drainage basin, Oregon, USA.); B — *Juga* sp. 2 from the Lookout Creek, the Willamette River tributary (the Low Columbia drainage, Oregon, USA.); C — *Juga* sp. 3 from the Quartz Creek, the Willamette River tributary; D — *Juga* sp. 4 from the Quartz Creek, the Willamette River tributary; E — *Juga* sp. 5 from the Oak Creek, the Willamette River secondary tributary

Oreobasis Taylor, 1966, а пока обозначаются как *Juga* sp. 1 (рис. 1 А) и *Juga* sp. 2 (рис. 1 В).

В ручье Кворц также отмечена пара близких видов, по конхологическим признакам сходных с *J. hemphilli* (Henderson, 1935) в интерпретации Берча [Burch, 1989]. Однако этот вид, как и *J. dallesensis*, вероятно, не выходит за пределы Колумбийского ущелья, обитая в р. Дешут (Deshutes) и в нескольких малых реках и ручьях гораздо восточнее р. Вилламеттэ [личное сообщение Фреста]. Поэтому эти виды далее обозначаются как *Juga* sp. 3 (рис. 1 С) и *Juga* sp. 4 (рис. 1 D).

И, наконец, в ручье Оак, впадающего в р. Мэри (Mary's River), найдены мелкие югиды, имеющие наиболее вытянутую раковину с плоскими оборотами и наименьшее значение апикального угла верхних оборотов (18°), непохожие ни на один из видов югид, изображенных в монографии Берча [Burch, 1989], и обозначенные нами как *Juga* sp. 5 (рис. 1 E).

Для анатомических исследований вскрывали материал, зафиксированный в 70% -ом этаноле. После удаления раковины и крышки мантийной полости от тела самок отделяли паллиальный овидукт с близлежащими тканями. Перед этим зарисовывали общую морфологию овидукта. Далее материал заливали парафином по стандартной методике и резали по всей длине. Поперечные серийные срезы толщиной 5–7 мкм (около 400 с каждого животного) окрашивали гематоксилином и эозином и анализировали под микроскопом. По серии срезов реконструировали паллиальный отдел половой системы и полученные данные сверяли с общим планом строения овидукта. Описанным образом рассмотрены по 2 экземпляра каждого из 5 видов.

Результаты и обсуждение

Как и у всех представителей надсемейства Cerithioidea в трактовке Голикова и Старобогатова [1987], паллиальный овидукт американских югид формируют латеральная и медиальная пластины, полностью соединенные друг с другом лишь с одной из боковых сторон и в районе дна мантийной полости. Латеральная пластина, примыкающая к пищеводу, имеет железистую структуру и состоит из белковой (проксимальная часть белого цвета) и нидаментальной (дистальная часть желтого цвета) желез. Медиальная пластина, расположенная между латеральной и крышкой мантийной полости, образована, как и у азиатских югид, главным образом в значительной степени замкнутым паллиальным карманом. Кроме кармана, на медиальной пластине у всех пяти видов дорсально, в районе верхней трети кармана имеется семяприемник. Полость паллиального кармана у этих видов заполнена слизью, в которой обнаруживаются хаотично разбросанные группы сперматозоидов. Вероятно, как и у амуро-приморских югид [Прозорова, 1990], паллиальный карман у западно-американских моллюсков выполняет функцию высвобождения сперматозоидов из слизистых пакетов и лизиса лишней спермы, в то время как у настоящих плевроцерид в паллиальном кармане самок происходит разрушение сперматофоров, продуцируемых афаличными самцами для переноса мужских половых продуктов.

Анатомические различия обнаружены между всеми пятью изученными видами югид, несмотря на то, что конхологические различия между некоторыми видами весьма незначительны. В строении паллиального гонодукта рассматривали следующие признаки: взаиморасположение семяприемника и кармана на медиальной пластине, форма семяприемника, его размеры по отношению к карману, степень замкну-

тости межпластинной полости и глубина залегания в ней семяприемника. Ниже приводится иллюстрированное краткое описание паллиального овидукта изученных видов.

Juga sp. 1 (рис. 2)

Вершины паллиального кармана и семяприемника расположены на одном уровне. Однако относительная длина семяприемника максимальна среди всех изученных югид, включая дальневосточные виды, и составляет более 0,20 от длины паллиального кармана. Ширина семяприемника так же велика — в проксимальной части овидукта диаметры семяприемника и кармана примерно равны. Межпластинная полость неглубокая.

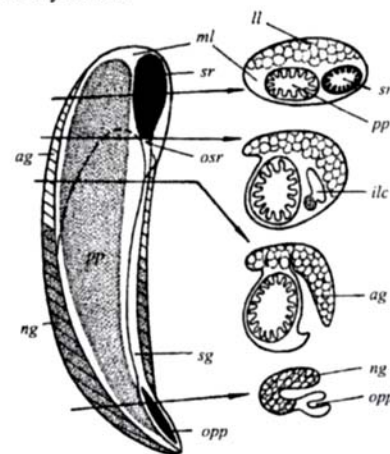


Рис. 2. Схема строения паллиального овидукта *Juga* sp. 1. Обозначения: ag — белковая железа, ilc — межпластинная полость, ll — латеральная пластина, ml — медиальная пластина, ng — нидаментальная железа, opp — отверстие паллиального кармана, osr — отверстие семяприемника, pp — паллиальный карман, sg — спермальная борозда, sr — семяприемник.

Fig. 2. Pallial oviduct scheme of the species *Juga* sp. 1. Abbreviations: ag — albumen gland, ilc — interlamellar cavity, ll — lateral lamina, ml — medial lamina, ng — nidamental gland, opp — opening to pallial pocket, osr — opening to seminal receptacle, pp — pallial pocket, sg — sperm gutter, sr — seminal receptacle.

Juga sp. 2 (рис. 3)

Вершины кармана и семяприемника также расположены на одном уровне, однако размеры семяприемника значительно меньше. Его относительная длина составляет менее десятой доли длины кармана (0,08), а ширина в наиболее широкой проксимальной части равна примерно половине ширины кармана. Замкнутая часть межпластинной полости мелкая.

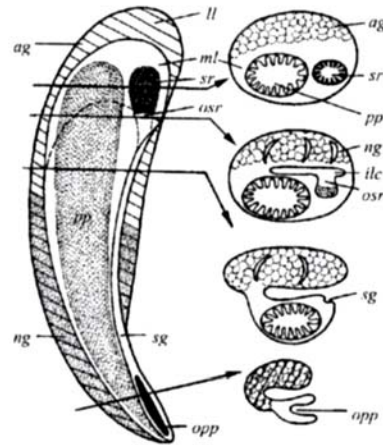


Рис. 3. Схема строения паллиального овидукта *Juga sp. 2*. Обозначения: см. рис. 2.

Fig. 3. Pallial oviduct scheme of the species *Juga sp. 2*. Abbreviation: see Fig. 2.

Juga sp. 3 (рис. 4)

Семяприемник расположен иначе, чем у предыдущих видов — его вершина лежит ниже вершины кармана на половину длины семяприемника. Следует отметить, что так низко этот орган не расположен ни у одного из изученных видов. Относительная длина семяприемника составляет около 0,15, а ширина в наиболее широкой проксимальной части равна одной трети ширины кармана. Замкнутая часть межпластинной полости — наибольшая среди рассмотренных видов.

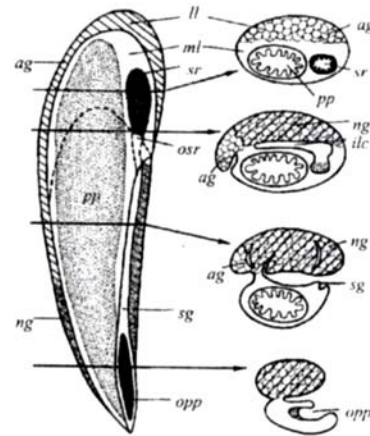


Рис. 4. Схема строения паллиального овидукта *Juga sp. 3*. Обозначения: см. рис. 2.

Fig. 4. Pallial oviduct scheme of the species *Juga sp. 3*. Abbreviation: see Fig. 2.

Juga sp. 4 (рис. 5)

Вершины кармана и семяприемника располагаются на одном уровне. По сравнению с первыми тремя видами размеры семяприемника малы — его относительная длина составляет заметно меньше одной десятой длины кармана (0,06), а максимальная ширина — около 0,20 ширины кармана в проксимальной части овидукта. Межпластинная полость мелкая.

Juga sp. 5 (рис. 6)

Взаиморасположение паллиального кармана и семяприемника существенно отличается от всех американских, а также дальневосточных и корейских изученных югид — семяприемник лежит настолько выше паллиального кармана, что не обнаружено ни одного среза с обоими сечениями — и кармана, и семяприемника. Последний имеет двуллопастную форму, что также еще не отмечалось у югид. Размеры семяприемника малы — около 0,1 длины кармана и одной трети его ширины. Сам карман при этом необычно короткий и

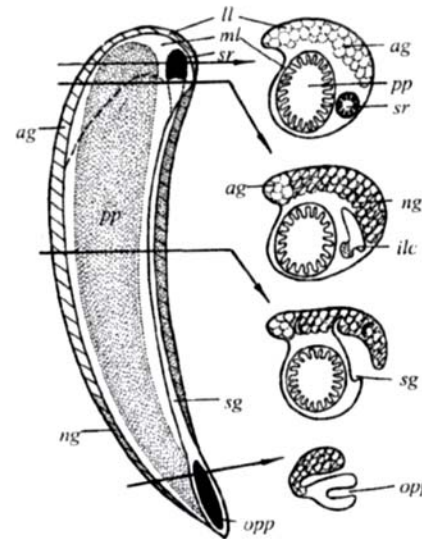


Рис. 5. Схема строения паллиального овидукта *Juga sp. 4*. Обозначения: см. рис. 2.

Fig. 5. Pallial oviduct scheme of the species *Juga sp. 4*. Abbreviation: see Fig. 2.

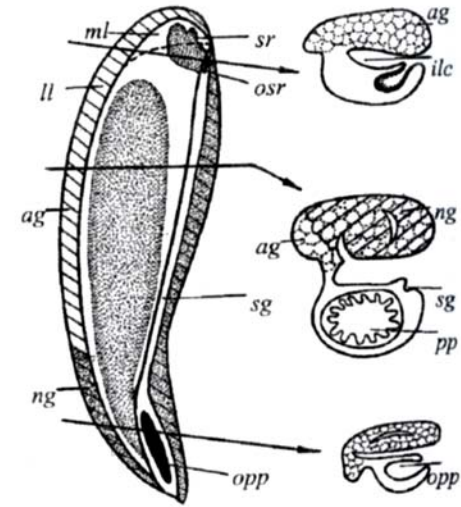


Рис. 6. Схема строения паллиального овидукта *Juga sp. 5*. Обозначения: см. рис. 2.

Fig. 6. Pallial oviduct scheme of the species *Juga sp. 5*. Abbreviation: see Fig. 2.

занимает около 0,8 длины паллиального овидукта, в то время как у остальных югид его длина не менее длины железистой части паллиального овидукта. Межпластинная полость вообще не имеет замкнутой части как таковой. При этом семяприемник открывается непосредственно на спермальную бороздку, идущую по внешнему краю медиальной пластины, а не вовнутрь замкнутой части межпластинной полости, как у остальных югид.

Как видно из рисунков и описаний, у первых четырех видов семяприемник округлой или вытянутой формы располагается на уровне или ниже вершины кармана, и имеется замкнутая часть межпластинной полости. При этом первые два вида отличаются от второй пары наиболее крупными размерами семяприемника, максимальная ширина которого близка ширине паллиального кармана в его проксимальной час-

ти. Между собой они также различаются размерами семяприемника, которые у первого вида оказались максимальными среди всех известных югид (рис. 2, 3). Третий и четвертый виды, несмотря на сходство формы раковины, различаются между собой по расположению семяприемника на медиальной пластине относительно паллиального кармана, размерам семяприемника, степени замкнутости межпластинной полости и глубине залегания в ней семяприемника (рис. 4, 5). Учитывая опыт изучения анатомии дальневосточных югид, перечисленные анатомические признаки можно отнести к межвидовым различиям. Однако пятый вид, по нашему мнению, имеет более существенные отличия от первых четырех, поскольку для него отмечены необычно высокое расположение и форма семяприемника, представляющего из себя резервуар с двумя лопастями, укороченный паллиальный карман, а так-

же полное отсутствие замкнутой части межпластинной полости (рис. 6). На основании опыта изучения церитиоидей мы относим последний признак к проявлению плезиоморфии, что особенно показательно при сравнении *Juga* sp. 5 с видом *Juga* sp. 3, имеющим наиболее высокую степень замкнутости гонодукта, что позволяет снизить потери полового материала. В связи с этим статус анатомических отличий *Juga* sp. 5 от первых четырех видов оценивается нами не ниже подродового. К этой категории признаков, возможно, также относятся необычно крупные размеры семяприемника, характерные для лишенных скульптуры видов *Juga* sp. 1 и *Juga* sp. 2, которые, как было сказано выше, могут быть в дальнейшем отнесены к подроду или даже отдельному роду *Oreobasis*.

Сведения по гистологии паллиального овидукта у изученных американских видов также позволили выявить некоторые межвидовые различия и подтвердить изложенные выше выводы. При детальном анализе срезов выяснилось, что размеры белковой и нидаментальной желез латеральной пластины, а также их расположение относительно друг друга различаются у исследованных видов. Уже при обычном окрашивании гематоксилином и эозинном заметно, что секреторное содержимое клеток обеих желез неодинаково. Так, степень базофилии цитоплазмы клеток белковой железы (сиреневое окрашивание) гораздо более слабая, чем у клеток нидаментальной железы (интенсивно-фиолетовый цвет). Реконструкция серии срезов показала, что по строению латеральной пластины заметное сходство американских югид с приморскими и корейскими де-

монстрирует только *Juga* sp. 1 и *Juga* sp. 2. У этих видов размеры белковой и нидаментальной желез приблизительно одинаковы, и между ними можно провести поперечную границу, поскольку клетки нидаментальной железы встречаются в срезах не выше нижней половины паллиального кармана. У остальных американских видов наблюдается совсем другая картина. Их белковая железа по сравнению с нидаментальной значительно меньше, поскольку клетки последней обнаружены уже на уровне семяприемника (рис. 4, 5, 6). Это возможно, поскольку белковая железа имеет необычную Г-образную форму с массивной проксимальной частью и узкой дистальной. Таким образом, между железами имеется продольная и практически отсутствует поперечная граница, которая хорошо заметна у первых двух видов, а также у всех азиатских югид.

Неясная картина с типовым материалом, недостаточная разработанность систематики американских югид и отсутствие в литературе данных по их анатомии, особенно представителей родов *Juga* (*Oreobasis*) и *Juga* (*Calibasis*) Taylor, 1966, не позволяют в настоящий момент уточнить таксономический статус, родовые и видовые названия изученных моллюсков. Предполагаемое в дальнейшем продолжение исследования анатомии американских югид из более южных бассейнов Орегона и из Калифорнии позволит определить анатомические особенности остальных групп видов, ранжировать признаки и на этой основе выявить таксономическую структуру западно-американских церитиоидей и югид в целом, включая корейских и амуро-приморских.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой помощи Президиума ДВО РАН по программам 2002 г. поддержки исследова-

ний молодых ученых (руководитель Л.А. Прозорова).

Литература

- Голиков А.И., Старобогатов Я.И. 1987. Система отряда Cerithiiformes и его положение в системе подкласса Pectinibranchia // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Сб. 8. Л.: Наука. С. 23-28.
- Прозорова Л.А. 1990. К биологии размножения моллюсков семейства Pachychilidae (Gastropoda, Cerithiiformes) // Зоологический журнал. Т. 69, вып. 12. С. 24-37.
- Прозорова Л.А., Расценкина А.В. 2001. Сравнительно-анатомическое исследование половой системы *Juga*-подобных гастропод (Gastropoda, Cerithioidea) из Южной Кореи и Приморского края // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 5. С. 62-70.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. 2004. Таксономическое положение и видовой состав пресноводных церитиоидей (Gastropoda: Cerithiiformes: Cerithioidea) Дальнего Востока России // Вестник зоологии (в печати).
- Расценкина А.В., Прозорова Л.А. 1999. Первые сведения по анатомии плевроцерид (Gastropoda, Cerithioidea) с запада Северной Америки и п-ова Корея // II Региональная конференция по проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 116-118.
- Burch J.B. 1989. North American Freshwater snails. Hamburg; Michigan: Malacological Publications. 365 p.
- Dazo B.C. 1965. The morphology and natural history of *Pleurocera acuta* and *Goniobasis livescens* (Gastropoda: Cerithiacea: Pleuroceridae) // Malacologia. V. 3. P. 80.
- Marguder S.R. 1935. The anatomy of the freshwater Prosobranchiate gastropods, *Pleurocera canaliculatum undulatum* (Say) // American Midland Naturalist. V. 16. P. 883-912.
- Prozorova L.A. 1994. Distribution and taxonomy of the representatives of the family Pachychilidae in Asia // Bridges of the Science between North America and the Russian Far East. 45th Arctic Science Conference: Abstracts. Book 1. P. 26-27.
- Woodard T.M. 1934. Anatomy of the reproductive system of *Goniobasis laqueata* (Say) // Journal of Tennessee Academy Sciences. V. 9. P. 243-259.