

УДК 594.32 : 591.46

АНАЛИЗ ОРГАНИЗАЦИИ RISSOACEA  
(MOLLUSCA, GASTROPODA)

2. ПОЛОВОЙ АППАРАТ

Л. В. СЛОВОШЕВСКАЯ

Продолжение сравнительно-анатомического анализа риссоацей. Выделено пять типов мужского и семь типов женского полового аппарата. Предложен возможный вариант эволюции полового аппарата риссоацей: предки были последовательными гермафродитами, в онтогенезе которых происходила смена полов; становление раздельнополости сопровождалось независимой эволюцией мужских и женских половых аппаратов, которая осуществлялась несколькими путями как у самцов, так и у самок. Предполагается, что одновременный гермафродитизм *Rissoellidae* и *Omalogyridae* возник независимо, причем половой аппарат последних филогенетически близок к таковому *Oristhobranchia*.

Настоящая статья — вторая по сравнительно-анатомическому исследованию риссоацей, начатому с анализа строения ноги, нервного и пищеварительного аппаратов (Славошевская, 1984).

Современное представление об эволюции полового аппарата *Gastropoda* изложено в специальной работе Миничева и Старобогатова (1971). Авторы вполне обоснованно предполагают, что анцестральные брюхоногие моллюски обладали протерандрией, на базе которой произошло разделение полов. Это предположение подтверждается такими распространенными среди переднежаберных моллюсков явлениями, как последовательный гермафродитизм и диморфизм сперматозоидов.

Эволюция полового аппарата переднежаберных моллюсков протекала, с одной стороны, от протерандрии к раздельнополости, а с другой, — от открытого состояния протоков к замкнутому. Можно выделить три основных этапа эволюции: 1 — протерандрия, наружное или внутреннее оплодотворение, протоки открыты; 2 — раздельнополость, внутреннее оплодотворение, протоки замкнуты, дифференциация дополнительных органов; 3 — раздельнополость, обособление и гистологическое усложнение дополнительных органов. На втором этапе эволюции при становлении раздельнополости у самцов, вполне вероятно, могли возникнуть нарушения гаметогенеза в тех участках семенника, которые гомологичны женскому отделу гермафродитной гонады, что привело к появлению атипичных сперматозоидов (Славошевская, 1976).

Половой аппарат большинства риссоацей достиг второго этапа развития: почти все моллюски раздельнополы, с замкнутыми протоками, снабженными дополнительными органами. Учитывая несоответствие в темпах эволюции половых аппаратов самцов и самок, а также большую вариабельность в строении половых органов самок, сравнительный анализ строения мужских и женских половых аппаратов будет проведен отдельно.

За исходный тип полового аппарата риссоацей принимается общий для всех переднежаберных моллюсков прототип, который включал гермафродитную гонаду, правую почку, сообщающуюся посредством рено-

перикардиального канала с перикардием, и открытую мантийную борозду, куда выводились половые продукты через почечное отверстие, расположенное в глубине мантийной полости (рис. 1,  $\alpha$ ; 2,  $\beta$ ).

### МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ АППАРАТ

У риссоидей обнаружено пять основных типов строения мужского полового аппарата (рис. 1).

Первый тип. Паллиальный семяпровод открыт, простата занимает нестабильное положение или совсем отсутствует, совокупительный орган имеется (рис. 1, А—В). Таким типом полового аппарата обладают самцы Rissoinidae, паллиальный семяпровод которых представлен незамкнутой бороздой, переходящей на совокупительный орган (Marcus,

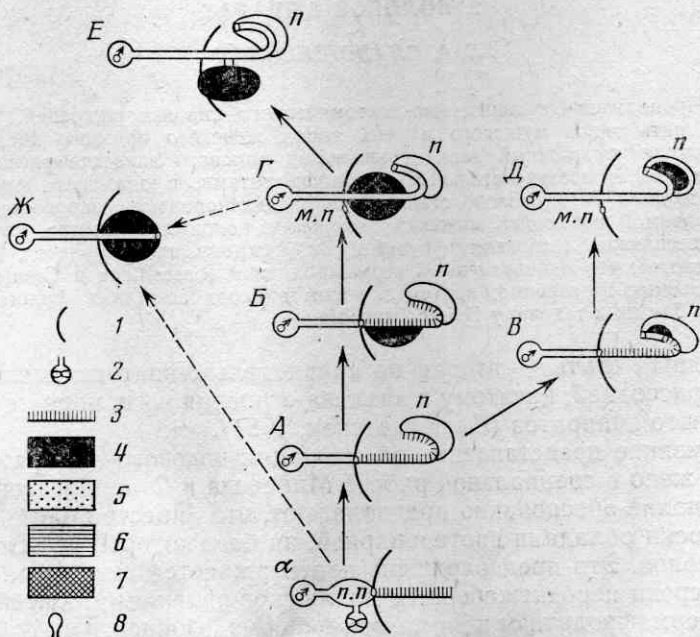


Рис. 1. Схема морфологических преобразований мужского полового аппарата риссоидей:  $\alpha$  — исходный тип мужского полового аппарата Pectinibranchia; А—В — Rissoinidae (А — *Schwartziella chesnelii*, Б — *Rissoina chathamensis*, В — *Phosinella media*), Г — большинство риссоидей, Д — Rissoidea, Ansolidae, Е — Falsicingulidae, Assimineidae, Ж — Zingulopsidae; 1 — граница мантийной полости, 2 — перикардий, 3 — незамкнутый паллиальный гонодукт (семяпроводная борозда у самцов, яйцеводная у самок), 4 — простата самцов, белковая железа самок, 5 — капсульная железа, 6 — первичная бурса, 7 — вторичная бурса, 8 — семеприемник,  $\sigma$  — семенник; м. п. — дополнительный мантийный проток, п — пенис, п. п. — правая почка

Marcus, 1964; Kosuge, 1965; Ponder, 1968). Борозда может замыкаться либо в проксимальной части пениса (*Rissoina zonata*), либо в дистальной (*Phosinella media*). Простатическая железа отсутствует у *Schwartziella chesnelii*. У *Phosinella media* она слабо дифференцируется в совокупительном органе вокруг замкнутого семяпровода, а у самцов *Rissoina chathamensis* простата образует почти весь незамкнутый паллиальный семяпровод. Самцы *Merelina* и *Austronoba*, близкие, по мнению Пондера (Ponder, 1967), к *Rissoina*, обладают крупной паллиальной простатой и замкнутым в дистальной части пенисом. К сожалению, Пондер не смог точно установить степень замкнутости семяпровода и предположил, что у *Merelina* простата «по-видимому, замкнута» (Ponder, 1967 : 213). Пондер не указывает место расположения простатической железы, но, ве-

роятно, это паллиальный отдел, так как автор особенно подчеркивает небольшую величину пениса, на изображении которого простата не обозначена (там же, стр. 6, рис. 4).

Второй тип. Половой аппарат замкнут, простата в совокупительном органе (рис. 1, Д). Обнаружен у *Rissoa violacea*, *R. lilacina*, *R. membranacea*, *Mohrensternia parva* и у *Ansola angustata* (Johansson, 1939; Fretter, Patil, 1961; Славошевская, 1976). Семяпровод замкнут по всей длине, часть его, расположенная внутри пениса, преобразована в про-

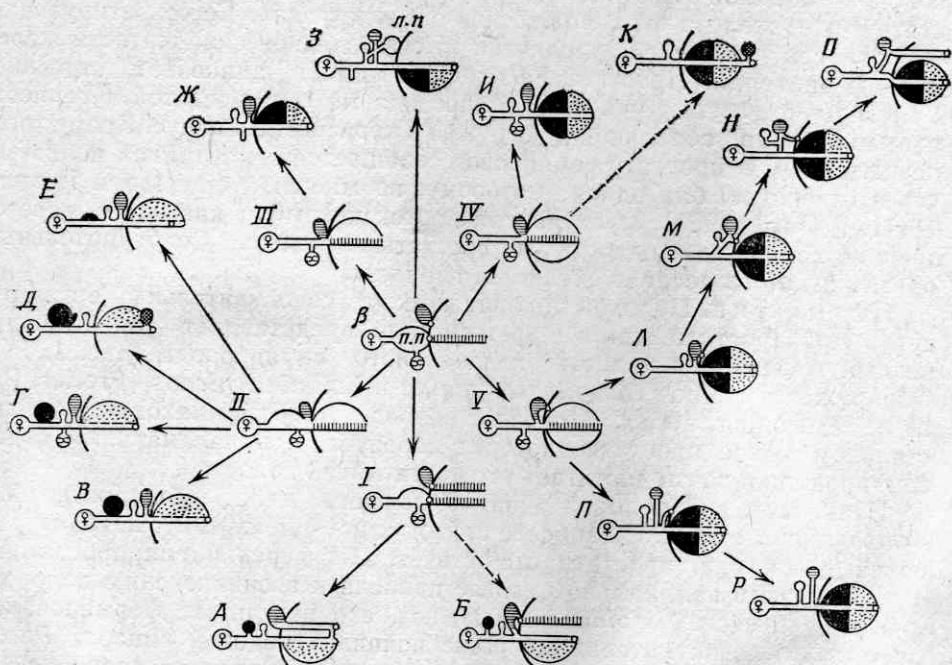


Рис. 2. Схема морфологических преобразований женского полового аппарата риссоидей: β — исходный тип женского полового аппарата Pectinibranchia; I—V — прототипы половых аппаратов риссоидей; А — Rissoiidae, Б — Skeneopsidae, В — Rissoidae, Г — Opobidae, Д — Naurakiidae, Е — Alvaniidae, Ж — Hydrobiidae s. l., З — Truncatellidae, И — Falsicungulidae, Assimineidae, *Setia inflata*, К — Caecidae, Л — Barleeidae, Ansoliidae, М — Littoridinidae (в том числе *Semisalsa dalmatica*), Н — Triculinae, О — Pomatiopsidae, П — Cingulopsidae, Р — Eatonidae; л. п. — почка (первично левая) Pectinibranchia, ♀ — яичник; остальные обозначения как на рис. 1

статическую железу. Дополнительный проток связывает проксимальную часть паллиального семяпровода с задним отделом мантийной полости.

Третий тип. Половой аппарат замкнут, совокупительный орган имеется, простата представлена в виде расширенного железистого участка паллиального семяпровода (рис. 1, Г). Наиболее распространен среди риссоидей (Johansson, 1939; Fretter, Graham, 1962; Старобогатов, 1970). Наблюдаются вариации в степени погруженности семяпровода в глубину совокупительного органа. У *Onoba semicostata* и «*Thapsiella*» *plicosa* (Opobidae) семяпровод проходит под покровами вентральной стенки пениса, вдоль которой сохраняется шов замыкания в виде полоски кубического эпителия, соединяющей покровный эпителий пениса с семяпроводом. Дополнительный мантийный проток, если имеется, отходит от проксимального конца простаты. Исключение составляет *Hydrobia ulvae*, у самцов которой мантийный проток отходит от дистального конца простаты. Обычно этот проток сообщается с задним отделом мантийной полости, но у *Onoba semicostata*, по сведениям Фреттер и Пэтила (Fretter,

Patil, 1961), он открывается вблизи устья мантийной полости<sup>1</sup>. Варьируют также форма пениса и структура копуляторных приспособлений (кутикулярные образования у *Estea semiplicata*, щупальцевидный вырост у *Naurakiidae*, железистые отростки у *Littoridinidae*.

Четвертый тип. Половой аппарат замкнут, совокупительный орган имеется. Простата расположена в паллиальном отделе и полностью обособлена от семяпровода (рис. 1, E). Половым аппаратом этого типа обладают самцы *Falsicingula* (Лазарева, 1971; Славовешевская, 1975) и солоноватоводной *Assimineea* (Krull, 1935; Marcus, Marcus, 1965). Простатическая железа этих моллюсков очень крупная. Ее секретирующая поверхность у *Assimineea* увеличена за счет сильной складчатости железистого эпителия. Простата *Falsicingula* имеет ацинозное строение. У *Assimineea grayana* участок семяпровода между простатой и пенисом одет мускульной оболочкой и погружен в кровеносный синус. Кроме того, перед входом в простату семяпровод сообщается с мантийной полостью через отверстие, благодаря которому, по мнению Фреттера и Пэтила (Fretter, Patil, 1961), мускулистый проток действует как насос, перегоняющий семенную жидкость из простаты в пенис. Совокупительный орган *Assimineea* несет мускулистые папиллы.

Пятый тип. Половой аппарат замкнут, совокупительный орган отсутствует. Простата, как и в третьем типе, представляет собой расширенный железистый участок паллиального семяпровода (рис. 1, Ж). Обнаружен у самцов *Cingulopsis fulgida* и *Eatonina micans* (Fretter, Patil, 1958; Ponder, 1968). Вторичное половое отверстие находится на дистальном конце простаты, которая образует весь паллиальный отдел семяпровода и почти достигает устья мантийной полости.

Итак, мужской половой аппарат первого типа, обнаруженный у *Schwartziella chesnelii*, наиболее близок к исходному типу: незамкнутые половые протоки, простата отсутствует. Дифференциация простатической железы в паллиальном отделе привела к возникновению полового аппарата самцов *Rissoina chathamensis*, а в результате формирования простаты в совокупительном органе появился половой аппарат *Phosinella media*. Дальнейшее замыкание протоков вызвало появление, с одной стороны, мужских половых аппаратов третьего и четвертого типов, с другой, — второго. Следует отметить, что половой аппарат третьего типа наиболее распространен не только среди риссоидей, но и среди переднежаберных моллюсков вообще (см. Fretter, Graham, 1962; Ponder, 1973). Вероятно, такое строение мужского полового аппарата оказалось оптимальным для брюхоногих моллюсков.

Возникновение мужского полового аппарата четвертого типа (*Falsicingulidae*, *Assimineidae*) могло произойти вследствие интенсификации секреторной деятельности простатической железы, характерной для полового аппарата третьего типа, которая сопровождалась гистологическим усложнением простаты и обособлением ее от семяпровода. Однако отсутствие промежуточных стадий оставляет возможность предполагать независимое развитие мужского полового аппарата четвертого типа от прототипа, общего для всех риссоидей.

Строение полового аппарата второго типа (*Rissoidae*, *Ansolidae*) среди переднежаберных моллюсков встречается довольно редко. Простата в совокупительном органе обнаружена лишь у немногих *Stenoglossa* (Ponder, 1973). Очевидно, такое расположение простаты ограничивает дальнейшие возможности дифференциации этой железы, поскольку необходимым условием для интенсификации ее секреторной деятельности являются гистологическое усложнение и увеличение размеров, а форми-

<sup>1</sup> Эти данные нуждаются в переисследовании, так как у «*Thapsiella*» *plicosa* дополнительный проток сообщается с задним отделом мантийной полости (Славовешевская, 1979).

уменьшению размеров тела. Скорее здесь можно ожидать редукцию отдельных органов, что, по мнению Фреттер и Пэтила (Fretter, Patil, 1958), послужило причиной отсутствия пениса у *Cingulopsis fulgida*. Однако Пондер (Ponder, 1968) считает афаллическое состояние полового аппарата этих моллюсков первичным.

Недостаточная морфологическая изученность Cingulopsidae (исследована анатомия двух видов) вынуждает воздержаться от обсуждения природы их афаллии. Тем не менее логично предположить, что Cingulopsidae унаследовали афаллию от общего для всех переднежаберных моллюсков предка, так как такие же мелкие риссоацеи сохранили пенис, а более крупные Cerithioidea (отряд Entomostoma), обладающие незамкнутыми протоками, лишены совокупительного органа.

### ЖЕНСКИЙ ПОЛОВОЙ АППАРАТ

У самок риссоацей протоки замкнуты. Различается по крайней мере семь типов строения женского полового аппарата (рис. 2).

Первый тип. Паллиальный отдел яйцевода состоит из бурсального протока и капсульной железы, соединенных друг с другом. Белковая железа в ренальном отделе. Половое отверстие на бурсальном протоке (рис. 2, А). Такой половой аппарат характерен для самок Rissoinidae (Marcus, Marcus, 1964; Kosuge, 1965; Ponder, 1968). У *Rissoina* намечается тенденция к уменьшению (редукции?) белковой железы: крупная у *R. chathamensis*, у *R. costulata* она развита слабее, а у *R. plicata* белковая железа превращается в небольшой тонкостенный мешок. Бурса *R. chathamensis* действует как гаметолитическая железа, а ее первоначальную функцию выполняет расширенный вагинальный карман. У Rissoinidae половое отверстие не имеет строгой локализации; например, у *Phosinella media* оно значительно сдвинуто в проксимальном направлении.

Второй тип. Паллиальный отдел состоит из двух протоков: замкнутого железистого яйцевода с вентральным каналом и незамкнутой бороздой, ведущей в бурсу. Белковая железа в ренальном отделе (рис. 2, Б). Такой тип полового аппарата обнаружен пока только у самок *Skeneopsis planorbis*. Паллиальный яйцевод этих моллюсков образован капсульной железой, вдоль вентральной стенки которой проходит мерцательный желоб, обособленный эпителиальной складкой. Бурса соединяется с яйцеводом на границе ренального и паллиального отделов довольно длинным протоком; второй проток связывает бурсу с задним отделом мантийной полости, откуда он продолжается незамкнутой бороздой, проходящей вдоль крыши мантийной полости (Fretter, 1948).

Третий тип. Паллиальный яйцевод включает капсульную железу с вентральной мерцательной бороздой. Белковая железа в ренальном отделе. Бурса связана с яйцеводом на границе ренального и паллиального отделов (рис. 2, В—Е). К этому типу относятся половые аппараты самок Rissoidae, Onobidae, Haurakiidae, Alvaniidae (Johansson, 1939, 1953; Fretter, Graham, 1962; Ponder, 1968; Славошевская, 1979).

У Rissoidae и Onobidae вентральная мерцательная борозда паллиального яйцевода не обособлена от железистой части эпителиальной складкой, вентральная полость слабо выражена. Исключение составляет «*Thapsiella*» *plicosa*, у которой вентральная борозда обособлена от капсульной железы небольшими эпителиальными складками. Кроме того, ренальный яйцевод «Т». *plicosa* связан с перикардием, который функционирует как гаметолитическая железа. У самок «*Rissoa*» *inconspicua* и *Haurakia hameltoni* (Haurakiidae) первичная бурса отсутствует, но имеется дистальная, образованная вторично за счет выпячивания вагины.

При этом, кроме обычного семеприемника, прилежащий к нему участок белковой железы также принимает сперму.

У самок *Alvania reticulata* и *A. subsoluta* (Alvaniidae) мерцательный вентральный желоб паллиального яйцевода обособлен от капсульной железы небольшими складками, половое отверстие значительно сдвинуто в проксимальном направлении, а ренальная белковая железа подвержена редукции: у *A. reticulata* она образует ренальный отдел яйцевода и имеет вид толстой железистой трубки, которая у *A. subsoluta* становится узким мерцательным протоком. Кроме того, эти виды обладают двумя семеприемниками, причем у самок *A. subsoluta* функцию второго семеприемника выполняет участок ренального яйцевода, прилегающий к обычному семеприемнику.

Четвертый тип. Паллиальный яйцевод состоит из белковой и капсульной желез, вентральная стенка которых обособлена от железистой части эпителиальными складками. Ренальный отдел яйцевода представлен извитой мерцательной трубкой, от которой иногда отходит гоноперикардиальный проток. Бурса занимает такое же положение, как и в предыдущем типе (рис. 2, Ж). Такой половой аппарат распространен среди пресноводных риссоидей, которых ранее включали в семейство Hydrobiidae s. l. (см. Старобогатов, 1970).

Половые аппараты этого типа могут быть лишены семеприемника, как, например, Bythiniidae. У Pyrgulidae и Baicaliidae его функцию выполняет участок ренального яйцевода. Половой аппарат *Hyala vitrea* вместо первичной бурсы имеет вторичную, расположенную на вагине. Кроме того, половое отверстие у этого моллюска находится в средней части паллиального яйцевода (Johansson, 1949). Семеприемник и бурса Benedictiidae плотно прилегают друг к другу и их полости сообщаются через перфорацию в пограничных стенках (Кожов, 1950).

Пятый тип. От предыдущего типа отличается строением бурсального отдела: бурса связана дополнительными протоками с семеприемником и почкой (рис. 2, З). Такой половой аппарат обнаружен у Truncatellidae (Vaussiere, 1885; Fretter, Graham, 1962).

Шестой тип. Паллиальный отдел представлен двумя протоками: железистым яйцеводом с центральным каналом и мерцательным протоком, соединяющим бурсу с задним отделом мантийной полости. Белковая железа в паллиальном отделе (рис. 2, Л—Р). Половой аппарат этого типа обнаружен у Cingulopsidae, Barleeidae, Ansolidae, Littoridinidae, Triculinae (Fretter, Patil, 1958, 1961; Marcus, Marcus, 1963; Davis, 1979; Davis et al., 1976; Radoman, 1974; Славошевская, 1976; Чухчин, 1976). Паллиальный отдел яйцевода образован двумя последовательно расположенными железами: белковой и капсульной, в центре которых проходит канал. Гистологическое строение этих желез простое: секреторные клетки чередуются с ресничными. *Ansola angustata* обладает гаметолической железой, расположенной в ренальном отделе. У *Littoridina australis* и *Semisalsa dalmatica* бурса и семеприемник открываются в дополнительный мантийный проток. У Triculinae наблюдаются значительные вариации во взаимосвязи семенных мешков и дополнительного мантийного протока. К этому типу примыкают половые аппараты Pomatiopsidae, у которых бурсальный проток проходит через всю мантийную полость и открывается вблизи ее устья (Davis, 1967).

Седьмой тип. Паллиальный отдел яйцевода образован последовательно расположенными белковой и капсульной железами с центральным протоком; бурса не связана с мантийной полостью (рис. 2, И). Такой половой аппарат обнаружен у *Setia inflata*, *Falsicingula*, *Assiminea* (Krull, 1935; Fretter, Patil, 1961; Marcus, Marcus, 1965; Лазарева, 1971; Славошевская, 1975). Белковая и капсульная железы *Setia inflata* представляют собой трубку, образованную секреторным эпителием, в котором железистые клетки чередуются с ресничными. У *Assiminea* и *Falsi-*

*cingula* эти железы имеют сложное строение. Центральный мерцательный проток *Assimineae* окружен мускульной оболочкой, сквозь которую проходят протоки железистых клеток, расположенных группами под эпителием. У *Falsicingula* усложнение строения желез произошло за счет сильной складчатости эпителия. Кроме того, *F. athera* сохранила функционирующий гоноперикардиальный проток. У всех моллюсков, обладающих половым аппаратом этого типа, бурса открывается в яйцевод рядом с семеприемником и перед белковой железой, т. е. на границе ренального и паллиального отделов.

Итак, женский половой аппарат рессоацей по уровню организации значительно удален от примитивного типа, так как все исследованные самки обладают замкнутыми протоками. Прототип первого типа женского полового аппарата (*Rissoinidae*) должен был, очевидно, обладать двумя мантийными бороздами: яйцеводной и бурсальной, которые сообщались в дистальной части. При переходе к замкнутому состоянию бурсальный отдел сохранил сообщение с мантийной полостью, а железистый яйцеводный его утратил. Фактом, подтверждающим такое предположение, служит незамкнутая бороздка, обнаруженная (Ponder, 1968) на суженном дистальном конце капсульной железы у *Rissoina chathamensis*.

По мнению Юханссона (Johansson, 1956), половые аппараты *Rissoidae* s. 1. (третий тип) и *Hydrobiidae* s. 1. (четвертый тип) имеют общее происхождение и единую линию развития. Согласно Юханссону, замыкание паллиального яйцевода у этих моллюсков происходило на месте ресничной вентральной стенки, которая принимает на себя функцию вагины. Вагинальный мерцательный участок яйцевода имеет разную степень обособленности. Так, у *Rissoa violacea* и *R. membranacea* вдоль вентральной мерцательной стенки яйцевода тянется едва различимая вагинальная полость; у *Cingula cingilius*, *Onoba semicostata*, *Rissoa lilacina*, *Mohrensternia parva*, *Alvania beari*, *A. abyssicola* и *A. punctura* вагинальная полость хорошо выражена, но обособленный канал еще не сформирован; у *Alvania reticulata* и *A. subsoluta* вентральный участок яйцевода преобразуется в желоб, который у *Hydrobiidae* обособляется от железистой части яйцевода эпителиальными складками. Таким образом, намечается морфологический ряд: мерцательная полоска — желоб — канал, который по Юханссону соответствует филогенетическому ряду: *Rissoa* — *Alvania* — *Hydrobia*.

Однако нет оснований предполагать, как это делает Юханссон, что белковые железы *Rissoidae* s. 1. и *Hydrobiidae* s. 1. гомологичны. Юханссон считал, что у предков рессоацей открытая яйцеводная борозда была железистой по всей длине и имела паллиальное происхождение; при замыкании борозды секреторная ткань редуцировалась в той части яйцевода, где бурса и семеприемник соединяются с вагинальной полостью. У *Hydrobiidae* s. 1., как и у *Alvania subsoluta*, этот участок яйцевода становится узким нежелезистым протоком, а проксимальная часть капсульной железы, расширяясь, принимает на себя функцию исчезнувшей белковой железы.

Между тем было показано (Миничев, Старобогатов, 1971), что участок яйцевода, расположенный между гонадой и бурсой, имеет ренальное происхождение. У *Hydrobiidae* s. 1. и «*Thapsiella*» *plicosa* (*Onobiidae*) этот участок яйцевода несет гоноперикардиальный проток, гомологичный реноперикардиальному каналу между почкой, вошедшей в состав яйцевода, и перикардием, что, кстати, еще раз подтверждает ренальную природу этого отдела яйцевода. Следовательно, белковые железы *Hydrobiidae* s. 1. и *Rissoidae* s. 1. не гомологичны, так как у первых белковая железа дифференцируется в паллиальном отделе, а у последних — в ренальном.

Вполне вероятно, что расположение белковой железы в ренальном отделе — состояние первичное, поскольку такое положение эта железа занимает у морских переднежаберных моллюсков, а у эволюционно более продвинутых пресноводных и солоноватоводных форм эта железа возникает в паллиальном отделе. У *Rissoinidae*, обладающих наиболее примитивной среди риссоидей организацией полового аппарата, как и у *Alvaniidae*, прослеживается тенденция к редукции ренальной белковой железы. Однако не следует исключать возможности независимого происхождения белковой железы как за счет ренального, так и паллиального участков яйцевода.

Поскольку природу белковой железы *Hydrobiidae* трудно установить, то нельзя с уверенностью выводить половой аппарата гидробид непосредственно от полового аппарата *Alvania*, как это делал Юханссон. Скорее следует ожидать, что половые аппараты *Rissoidae* s. l. и *Hydrobiidae* s. l. развивались независимо. Что касается *Rissoidae*, *Onobidae*, *Naurakiidae* и *Alvaniidae*, то вряд ли можно сомневаться в общности происхождения их половых аппаратов от прототипа, у которого белковая железа находилась в ренальном отделе, паллиальный отдел состоял из капсульной железы с открытым вентральным протоком и бурса утратила связь с мантийной полостью.

Половой аппарат *Truncatellidae* (пятый тип), по-видимому, имеет общее происхождение с таковым *Hydrobiidae*, от которого обособился на ранних стадиях филогенеза, вторично приобретя связь с мантийной полостью через почку. Связь бursy с семеприемником, обнаруженная у *Truncatellidae*, возникла, очевидно, неоднократно в разных группах: у пресноводных *Benedictiidae* (четвертый тип), *Triculinae* (шестой тип), у солоноватоводных *Littoridinidae* (шестой тип). Сообщение яйцевода с почкой обнаружено также у *Circulus striatus* (Fretter, Graham, 1962), но у этого вида, в отличие от *Truncatellidae*, с почкой связан ренальный отдел яйцевода. Причина такой связи неясна.

При формировании женского полового аппарата шестого типа бурса, включаясь в состав замкнутого яйцевода, сохранила первоначальное соотношение с задним отделом мантийной полости, белковая железа дифференцировалась в паллиальном яйцеводе, стенки которого приобрели одинаковое строение. Предполагая такой путь возникновения полового аппарата самок *Cingulopsidae*, нельзя согласиться с мнением Фреттер и Грэхэма (Fretter, Graham, 1962) о том, что женский половой аппарат *Cingulopsis fulgida* возник из гидробийного типа в результате полного разделения железистого и вагинального (вентрального мерцательного канала) отделов паллиального яйцевода с образованием двух протоков. Своё предположение они строят на такой особенности, как наличие у самок *C. fulgida* необычайно длинного протока, который связывает бурсу с мантийной полостью. Однако с филогенетической точки зрения не столько важна величина протока, сколько его положение и тот факт, что у *C. fulgida* он сообщается с задним отделом мантийной полости, т. е. сохраняет с ней первичную связь.

Половой аппарат самок *Eatonina micans*, вероятно, имеет общее происхождение с таковым *Cingulopsis fulgida*. Сходство в организации внутренних органов этих видов, в том числе и в строении половых аппаратов (отсутствие пениса у самцов, наличие очень длинных протоков, связывающих бурсу и семеприемник с яйцеводом, у самок), позволяет предположить, что у *E. micans* бурса вторично утратила связь с мантийной полостью.

Юханссон (Johansson, 1939), а вслед за ним Миничев и Старобогатов (1971) полагают, что от гидробийного типа произошел также диалитический половой аппарат самок *Pomatiopsidae*, у которых паллиальный отдел яйцевода включает два протока, сообщающихся с передним отделом мантийной полости. Дэвис (Davis, 1978, 1979; Davis et al., 1976)



не согласен с таким предположением, так как он обнаружил, что в онтогенезе *Oncomelania hupensis* проток железистого яйцевода возникает путем кавитации плотного тяжа, а спермальный (вагинальный) проток образуется как продолжение зачатка бурсы. Однако Pomatiopsidae — амфибиотические моллюски, у которых вполне естественно ожидать вторичного изменения организации. Поэтому отсутствие гидробидной стадии в онтогенезе полового аппарата Pomatiopsidae — недостаточный аргумент и легко объясняется ранним изменением хода развития, например, путем архаллакиса.

По мнению Дэвиса, женский половой аппарат Pomatiopsidae в филогенезе возник из полового аппарата *Tricula*, у которых бурсы и семеприемник открываются в дополнительный мантийный проток, связанный с задним отделом мантийной полости. Такое предположение вполне оправдано, если учесть сходство в организации других систем органов этих моллюсков. В свою очередь строение полового аппарата Triculinae может быть выведено из такового Littoridinidae, допуская, что у Triculinae возникла более сложная связь между бурсой и семеприемником.

Весьма вероятно, что на начальных этапах эволюция женских половых аппаратов Littoridinidae, Triculinae, Pomatiopsidae протекала в том же направлении, что и у морских *Barleeia* и *Ansola*, сохранивших общий план строения предкового типа. Позднее произошло обособление бурсального отдела, включающего оба семенных мешка и дополнительный мантийный проток, от паллиального яйцевода. При этом у Triculinae возникла более сложная связь между семеприемником и бурсой, а у Pomatiopsidae дополнительный мантийный проток удлинился за счет мантии, что привело к возникновению диаулии.

Становление женского полового аппарата седьмого типа (Falsicingulidae, Assimineidae) могло происходить двумя путями. Один путь сопровождался замыканием яйцеводной паллиальной борозды, эпителий которой состоял из чередующихся секреторных и ресничных клеток, в результате чего образовалась железистая трубка с равномерно утолщенными стенками, не поделенная на ресничный и железистый отделы. Дифференциация такой трубки на белковую и капсульную железы, очевидно, привела к возникновению полового аппарата, характерного для самок *Setia inflata*, а дальнейшая интенсификация функции этих желез могла вызвать появление полового аппарата Falsicingulidae.

По второму пути, вероятно, шло развитие женского полового аппарата Assimineidae. Наличие в паллиальном отделе яйцевода центрального мерцательного канала, окруженного мускульными волокнами, сквозь которые проходят протоки железистых клеток, позволяет предполагать, что у предков Assimineidae произошло замыкание мерцательной борозды, под эпителием которой были рассеяны одноклеточные железы. Протоки последних открывались в яйцеводную борозду, пронизывая ее стенки. Дифференциация белковой и капсульной желез происходила за счет объединения в группы одноклеточных субэпителиальных желез вокруг центрального канала.

Происхождение полового аппарата самок Caecidae (Marcus, Marcus, 1963), у которых паллиальный яйцевод представлен белковой и капсульной железами с центральным протоком, а вместо отсутствующей первичной бурсы имеется вторичная, неясно. С равной долей вероятности можно предположить как общее направление развития с половым аппаратом шестого или седьмого типов, так и самостоятельный путь в зависимости от того, на каком этапе произошла замена первичной бурсы на вторичную.

В общих чертах эволюцию половых аппаратов рессоацей можно представить следующим образом. Предки были протерандрическими гермафродитами, в онтогенезе которых происходила смена полов за счет преобразования мужского полового аппарата в женский. Такой после-

довательный гермафродитизм был обнаружен у *Rissoinidae* и *Rissoidae* (Thiriot-Quevieux, 1977). Эволюция мужского и женского половых аппаратов осуществлялась асинхронно и неравномерно. Это привело к тому, что у *Rissoinidae* самцы сохранили открытый паллиальный семяпровод при замкнутых протоках самок, а также к тому, что в родственных группах самцы имеют разные типы полового аппарата, тогда как у самок они однотипны (например, *Rissoidae* и *Onobidae*).

Исходный тип мужского полового аппарата риссоацей обладал совокупительным органом и незамкнутым паллиальным семяпроводом. Его эволюция сопровождалась дифференциацией простатической железы либо в паллиальном отделе, что привело к возникновению полового аппарата большинства риссоацей, либо в совокупительном органе — направление эволюции мужской половой системы *Rissoidae* и *Ansolidae*. Следующий этап — замыкание паллиального семяпровода. При этом у многих риссоацей сохраняется сообщение ренальной части семяпровода с задним отделом мантийной полости, которое обычно представлено в виде дополнительного мантийного протока. Афаллический половой аппарат *Cingulopsidae* развивался независимо от прототипа, общего для всех *Pectinibranchia*.

В начальных стадиях эволюции женского полового аппарата риссоацей принимают участие процессы замыкания паллиального яйцевода и дифференциации дополнительных органов: семенных мешков, белковой и капсульной желез. При этом бурса, унаследованная еще от низших переднежаберных моллюсков, сообщается с задним отделом мантийной полости независимо от яйцевода. Позднее у одних риссоацей эта связь утрачивается, у других сохраняется. Капсульная железа всегда формируется в паллиальном отделе, тогда как белковая дифференцируется либо в ренальном, либо в паллиальном отделе.

Можно допустить, что у риссоацей эволюция женских половых аппаратов протекала в двух основных направлениях. Одно из них сопровождалось дифференциацией мерцательного протока на вентральной стороне паллиального яйцевода, причем железистый отдел состоял из капсульной железы, тогда как белковая железа формировалась в ренальном участке яйцевода (первый, второй, третий типы), либо из обеих желез (четвертый, пятый типы). При этом бурса или сохранила сообщение с мантийной полостью (первый, второй типы) или его утратила (третий, четвертый типы), но не исключено, что приобрела эту связь вторично (пятый тип). Второе направление характеризуется формированием железистого паллиального яйцевода с центральным каналом (шестой, седьмой типы). В этом случае реализуются те же тенденции: связь с мантийной полостью сохраняется (шестой тип) или утрачивается (седьмой тип).

Одновременный гермафродитизм *Rissoellidae* и *Omalogyridae* имеет разное происхождение; у *Rissoellidae* он возник на основе протерандрии низших переднежаберных моллюсков, у *Omalogyridae* он приобретен вторично. Половой аппарат *Rissoellidae* включает единую гонаду, с которой связаны общим протоком мужская и женская системы, причем в организации последней отражены черты, характерные для разных типов риссоацей: белковая и капсульная железы разобщены, а между ними в яйцевод впадает проток мускулистого мешка, связанного с задним отделом мантийной полости (Fretter, 1948), который, очевидно, соответствует бурсальному отделу. Вполне вероятно, что половой аппарат этих моллюсков возник от общего для всех *Pectinibranchia* предкового типа и его эволюция была направлена на сохранение первично гермафродитного состояния.

Половой аппарат *Omalogyridae* включает разобщенные мужскую и женскую гонады (Fretter, 1948) — черта, характеризующая половые аппараты заднежаберных моллюсков, среди которых, очевидно, и следует искать филогенетические корни *Omalogyridae*.

- Кожов М. М., 1950. К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал. Половые органы самки *Benedictiinae* (Prosobranchia, Mesogastropoda).—Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. ун-те, 12, 1, 3—20.
- Лазарева А. И., 1971. О систематике брюхоногих моллюсков рода *Falsicingula* Habe (Prosobranchia, Rissoidea).—Зоол. ж., 50, 5, 768—770.
- Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И., 1971. Основные особенности эволюции половой системы гастропод.—Зоол. ж., 50, 9, 1309—1322.
- Славошевская Л. В., 1975. Морфология полового аппарата *Falsicingula athera* и систематическое положение рода *Falsicingula* Habe (Gastropoda, Rissoacea).—Зоол. ж., 54, 4, 510—516.—1976. Организация дальневосточного брюхоногого моллюска *Ansola angustata*.—Биология моря, Владивосток, 3, 34—41.—1979. Организация, размножение и систематическое положение «*Thapsiella*» *plicosa* (Smith) (Gastropoda, Rissoidae) из Японского моря.—Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 80, 93—101.—1984. Анализ организации Rissoacea (Mollusca, Gastropoda). 1. Нога, нервный и пищеварительный аппараты.—Зоол. ж., 63, 2, 176—184.
- Старобогатов Я. И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1—372.
- Чухчин В. Д., 1976. Функциональная морфология *Semisalsa dalmatica* — нового черноморского брюхоногого моллюска.—Зоол. ж., 55, 11, 1627—1634.
- Davis G. M., 1967. The systematic relationship of *Pomatiopsis lapidaria* and *Oncamelania hupensis formosana* (Prosobranchia, Hydrobiidae).—Malacologia, 6, 1—2, 1—143.—1978. The gastropod family Hydrobiidae redefined: Atlantic Hydrobiidae stressed.—Haliotis, 9, 2, 83.—1979. The origin and evolution of the Gastropod family Pomatiopsidae, with emphasis on the Mecong river Triculunae.—Acad. Nat. Sci. Philadelph., Monogr., 20, 1—120.
- Davis G. M., Kittikoon V., Temcharoen P., 1976. Monograph on «*Lithoglyphopsis*» *aperta*, the snail host of Mecong river schistosomiasis.—Malacologia, 15, 2, 241—287.
- Fretter V., 1948. The structure and life history of some minute Prosobranchs of rock pools: *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys).—J. Marine biol. Assoc. U. K., 27, 3, 557—632.
- Fretter V., Graham A., 1962. British Prosobranch Molluscs. London, 1—755.
- Fretter V., Patil A. M., 1958. A revision of the systematic position of the prosobranch gastropod *Cingulopsis* (= *Cingula*) *fulgida* (J. Adams).—Proc. Malacol. Soc. London, 33, 114—126.—1961. Observations on some British Rissoaceans and a record of *Setia inflata* Monterosato, new to British waters.—Proc. Malacol. Soc. London, 34, 4, 212—223.
- Johansson J., 1939. Anatomische Studien über die Gastropodenfamilien Rissoidae und Littorinidae.—Zool. Bidr. Uppsala, 18, 287—396.—1949. Über weiblichen Geschlechtsorgane von *Hyala vitrea*, einer von dem *Rissoa*-Typus stark abweichenden Form der Gruppe Rissoacea.—Ark. Zool., 42 A, 7, 1—6.—1953. On the genital organs of some mesogastropods: *Cerithium vulgatum* Brug., *Triphora perversa* (L.) and *Melanella (Eulima) intermedia* (Cantr.).—Zool. Bidr. Uppsala, 30, 1—23.—1956. Genital organs of two *Alvania* species, and a comparison with related families (Moll. Pros.).—Ark. Zool., A. S. 9, 377—387.
- Kosuge S., 1965. Anatomical study on Japanese Rissoacea (1). On the family Rissoidae (1).—Venus, 24, 2, 130—151.
- Krull M., 1935. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern.—Zool. Jb. Anat. Ontog., 60, 399—464.—1963. Mesogastropoden von der Kuste Sao Paulos.—Akad. Wissens. und d. Litteratur, Abhandl. Math. Naturwiss. Klasse, 1, 5—105.
- Marcus E., Marcus E., 1964. On *Rissoina chesnelii* (Michaud, 1830).—Proc. Malacol. Soc. London, 36, 3, 140—146.—1965. On Brazilian supratidal and estuarine snails.—Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. S. Paulo, 287, Zoologia, 25, 19—82.
- Ponder W. E., 1967. The classification of the Rissoidae and Orbitestellidae with descriptions of some new taxa.—Trans. Roy. Soc. N. Z. Zool., 9, 17, 193—224.—1968. The morphology of some small New Zealand Prosobranchs.—Rec. Dom. Mus., 6, 6, 61—95.—1973.—The origin and evolution of the Neogastropoda.—Malacologia, 12, 2, 195—338.
- Radoman P., 1974. Some new gastropod representations from the brackish waters of the Adriatic and Aegean Seaside.—Veliger, 16, 3, 283—288.
- Thiriou-Quievreux C., 1977. Particularité de l'appareil genital de quelques espèces de Rissoidae (Mollusca, Mesogastropoda).—C. r. Acad. sci., D285, 7, 779—781.
- Vayssiere A., 1885. Etude l'organisation de la *Truncatella truncatula* (Drap.).—J. Conch., Paris, 25, 253—288.