

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО  
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени А.А.ЖДАНОВА

На правах рукописи

КУДИНСКИЙ Олег Юльевич

ПОЛОВОЙ ЦИКЛ, ООГЕНЕЗ И РЕГУЛЯЦИЯ ПЛОДОВИТОСТИ  
У БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *TESTUDINALIA*  
*TESSELLATA* (MULL.) ИЗ ЛИТОРАЛЬНОЙ  
БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ ПРОВИНЦИИ

(Специальность 03.00.11 – эмбриология и  
гистология)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ленинград  
1974

Работа выполнена в лаборатории цитологии и гистологии  
Мурманского морского биологического института  
Кольского филиала АН СССР

Научный руководитель :

Доктор биологических наук И.Б.Токин

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук Г.М.Персов

Кандидат биологических наук, доцент Н.С.Габаева

Ведущее учреждение - лаборатория эволюционной  
морфологии Зоологического института АН СССР

Автореферат разослан " " \_\_\_\_\_ 1974 года

Защита диссертации состоится " " \_\_\_\_\_ 1974 г.  
в \_\_\_\_\_ час. на заседании биологической секции  
Ученого Совета биолого-почвенного факультета  
Ленинградского ордена Ленина и ордена Трудового  
Красного Знамени государственного университета  
им. А.А.Дданова (199164, Ленинград, Университетская  
набережная, дом 7/9), ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
университета

Ученый секретарь

## В В Е Д Е Н И Е

Формирование половых клеток у морских беспозвоночных тесно связано с проблемой воспроизводства и поэтому издавна привлекает внимание исследователей. Конечным результатом нормального оогенетического процесса является определенное количество яиц, пригодных к оплодотворению. Плодовитость связана с воспроизводительной способностью вида и ее колебания в значительной степени влияют на регуляцию численности природных популяций. Пошток выразить зависимость плодовитости от совокупного действия различных факторов, по-видимому, не произошло. Вряд ли это возможно до получения достаточного фактического материала об "элементарных" связях плодовитости с важнейшими абиотическими и биотическими факторами среды.

Температура является одним из важнейших параметров и ее влияние на процессы репродукции хорошо известно. От термических условий зависит развитие эмбрионов и формирование гамет. У моноциклических видов колеблется число вызревающих ооцитов, что связано, в частности, с суммой годовых температур. Часто температура является фактором, определяющим границы ареала у определенных видов. Плодовитость в разных частях ареала не одинакова и имеет меньшие значения у особей, живущих в периферических его частях.

Даже в пределах нормального ареала температурные условия для некоторых видов не одинаково удовлетворительны в разные годы. Особо это касается прикрепленных и малоподвижных форм. Если рассматривать популяцию в периферической зоне аре-

ала, то зависимость от температуры становится еще более заметной. 3 отдельные аномально холодные годы популяции, расположенные на северном пределе распространения вида, попадают в условия, характерные скорее для запредельной зоны, чем для коренного ареала, в результате чего наблюдается резкое уменьшение плодовитости, блокируется вымет, а в некоторых случаях происходит гибель значительной части популяции.

В Одесском заливе Черного моря суровая зима 1953-1954 годов оказалась губительной для значительной части донных беспозвоночных средиземноморского происхождения, которые обитают здесь на северном пределе своего распространения (Пузанов, 1957). Чрезвычайно интересным фактом явилось то, что исчезновение определенного числа видов и угнетенное состояние других в течение суровой зимы, получили определенную компенсацию, выразившуюся в том, что плодовитость уцелевших особей в следующем году оказалась более высокой, чем среднегодовая плодовитость, подсчитанная за несколько лет.

И.И.Пузанов, описавший это явление, связывал его со стимулирующим влиянием холода и писал в этой связи о "положительном **ВЛИЯНИИ** холода на плодовитость". Существование компенсации такого рода - факт весьма важный и его объяснение вряд ли исчерпывается общим тезисом о "стимулирующем влиянии". Трудно представить характер стимулирования, исходящего со стороны фактора, приведшего к гибели значительную часть популяции. Видимо, должен существовать механизм, обеспечивающий увеличение количества созревающих ооцитов в годы, следующие за аномально холодными. Изучение подобных нарушений в системе репродукции, а также выяснение механизмов компенса-

ции плодовитости в годы, следующие за аномально холодными, имеет определенное теоретическое значение и представляет значительный интерес для практики.

Кажется весьма актуальной попытка проследить, каким образом оогенез у морских беспозвоночных зависит от термического режима. Если о закономерностях размножения морских беспозвоночных известно довольно много (AppellBf, 1912; Ortoa, 1927; aonairtx5m, 1927; boosanoff, 1937-1951; Eorringa, 1947-1957; Милейковский, 1958-1970), то надежных данных о закономерностях гаметогенеза в зависимости от термики, практически нет. Причина этого, видимо, заключается в том, что изучение этой зависимости в природных условиях чрезвычайно затруднительно. Температура является важным, но далеко не единственным фактором, влияющим на ход гаметогенеза. Кроме того, на большей части ареала температурные границы существования вида заметно шире того диапазона, который необходим для нормального гаметогенеза (Голиков и Скарлато, 1972). Таким образом, создается иллюзия "независимости" гаметогенеза от уровня температур.

Специфичность поставленной задачи предусматривает особую тщательность при выборе объекта для исследования оогенеза. Сделав даже незначительные упущения, мы рискуем намного снизить результаты исследования, а возможно и свести их к нулю. В качестве модельного объекта избран брюхоногий переднежаберный моллюск *Hydrobia ulvae* (ИЛИ.). Ниже перечислены свойства данного вида, благодаря которым он кажется пригодным для этой цели более, чем другие формы, имеющиеся в нашем распоряжении.

1) В Баренцевом море *i. teaeiata* обитает на восточном пределе распространения. В отдельные холодные годы моллюски данного вида попадают в условия, характерные скорее для запредельной зоны, чем для нормального ареала, что скажется на гонадах и дает возможность наблюдать изменения, из них происходящие.

2) г.\*«зз«11а\*а - вид литоральный. Обитая в течение всего года на обнажающихся во время отлива валунах и в мелких скальных трещинах, эти моллюски испытывают на себе непосредственное влияние меняющихся температур, что делает их более удобным объектом по сравнению с зарывающимися или сублиторальными юрмами.

3) Избранный вид относится к группе -"морских блюдечек", которым свойствен значительный консерватизм в отношении местообитания ("хоминг"). Это облегчает изучение определенной части популяции на стационарных площадках.

4) Одна из задач данной работы - изучение величины плодовитости. Большинство орхоногих моллюсков - зависимость плодовитости от каких-либо факторов проследить довольно трудно, поскольку они заражены паразитами, вызывающими уменьшение числа созревающих ооцитов. Иногда заражение партенитами тсемаход приводит к полной кастрации некоторые виды брюхоногих моллюсков. *T. teesellata* лишена этого недостатка, поскольку не заражена паразитами и количество формирующихся ооцитов не зависит от этого фактора.

Пищевой фактор также не является причиной, способной помешать использованию данного объекта в качестве модельного, поскольку диатомовые водоросли, составляющие основу пи-

тания моллюсков этого вида, на камнях, где они обитают, находятся в обилии.

Объем работы - 173 страницы, из которых текстом занято 97 стр. машинописи, иллюстрациями - 47 стр. и списком литературы - 29 страниц.

Диссертация содержит 4 главы: I Введение, II Материал и методы, III Изложение собственных данных, IV Обсуждение изложенного материала. В конце работы сделано заключение и основные результаты сформулированы в девяти выводах.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте АН СССР (пос. Дальние Зеленцы, Мурманской области). Подготовительные исследования, связанные с подбором модельного объекта, велись с 1968 по 1969 год. Сбор материала производился в течение четырех лет, начиная с января 1969 г. Моллюски собирались с постоянных площадок, расположенных на крупновалунной литорали правого берега Ярншной губы Восточного Мурмана. Примерно дважды в месяц в дни больших отливов бралась проба *i. tessellata* в количестве от 50 до 100 половозрелых особей. Раковина удалялась и измерялась, **МОЛЛЮСКИ**, лишённые раковины, препарировались. Определялся пол и визуально оценивалось состояние гонад, после чего их кусочки фиксировались для дальнейшего исследования.

Топографию гонад изучали у моллюсков, фиксированных целиком 4% формалином. Для исследования оогенеза фиксацию производили жидкостями Буэна, Ценкера (с акрволом), Карнуа,

смесью: формалин-спирт-уксусная кислота (3,0 : 1,0 : 0,3), жидкостью Жандра, уксуснокислым спиртом (1:3), нейтральным *IOfo* формалином, по Чиаччио, и, в некоторых случаях, **1-2%** раствором осмиевой кислоты.

Техника фиксации, промывки и обезвоживания при выполнении данной работы была несколько модифицирована по сравнению с общепринятой. Введены два несложных и эффективных приспособления, значительно облегчающих эти процедуры (Кудинский и Пешин, 1973; Кудинский и Пешин, в печати).

Заливали кусочки в парафин через метилбензоат. Срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали с использованием стандартных методик. Морфологию гонады изучали на срезах, окрашенных железным гематоксилином Гейденгайна и его азановым методом. Для выявления ДНК использовалась реакция Фельгена с горячим и холодным гидролизом в соляной кислоте (1 н. и 5 н. соответственно). РНК выявляли при окраске метиловым зеленым - пиронином по Браше, с обработкой контрольных срезов РНК-азой. Искраску на суммарные белки производили ртутным бромфеноловым синим, при выявлении гликогена препараты окрашивали шиффовидной кислотой по Мак-Манусу. После фиксации по Чиаччио выявляли асфослипиды **Суданом** черным В. Для выявления жировых компонентов цитоплазмы использовали чернение осмиевой кислотой. Исследование живых ооцитов производили при использовании метода сразового контраста.

Для электрокномикроскопического исследования ооциты фиксировали **&/o** раствором глутарового альдегида на какодилатном буфере с дофиксацией I и **2%** осмиевой кислотой. После промывки в нескольких порциях буфера с сахарозой, материал

обезвоживали и заливали в эпон. Срезы обрабатывали уранил-ацетатом и цитратом свинца. Просмотр и фотографирование производили на микроскопе **ЛИ-7А**.

Синтетическую активность гонад изучали автордиографически с использованием  $H^3$ -уридина. Включение предшественника наблюдали в кусочках гонад, культивируемых в морской воде с концентрацией предшественника 30 мккюри/мл (удельная активность - 150 милликюри/г). Кусочки величиной 2-3 мм экспонировали 1, 3, 6, 10, 14, 17 и 24 часа при температуре около 6°C. Фиксировали уксуснокислым спиртом (1:3). Срезы, обработанные хлорной кислотой, покрывали эмульсией типа Р (НИИХИМФ0Т0) и в течение 25 дней экспонировали при температуре 4°C. Срезы окрашивались гематоксилином Бемера. Используя объектив 60x (МИ) и окуляр 7x с сеткой, учитывали число треков над единицей площади в цитоплазме, нуклеоплазме и ядрышках. Производили отдельный подсчет треков для ооцитов I и II генерации. Материал обработан статистически и представлен в виде графиков.

Для изучения динамики роста ооцитов их измеряли на серийных срезах. При изучении клеточного состава гонады, подсчитывали имеющиеся в ней клетки, пользуясь постоянным увеличением, подсчет вели в 10 полях зрения микроскопа для каждого месяца и высчитывали процентное соотношение, материал обрабатывали статистически и выражали в виде гистограмм с указанием пределов ошибки.

Для определения плодовитости моллюсков за 2-4 недели до наступления периода размножения фиксировали целиком 4-х формалином. Под бинокулярной лупой гонаду отпрепаровывали и

тщательно расчленили на отдельные ооциты. В цилиндре на 500 мл разбавляли их водой и, хорошо перемешав, быстро отбирали пробы пипеткой на 1 мл, устье которой в несколько раз шире диаметра яиц. Подсчет производился в чашках Петри или в камере Богорова (в случае больших проб). По результатам пяти проб вычисляли среднюю, подсчитав у нескольких моллюсков плодовитость прямым способом и сравнив значения с результатами пипеточного определения, убедились в незначительности ошибки и пригодности пипеточного метода для определения плодовитости у исследуемого вида.

Данные о температуре воздуха и воды получены с гидрометеостанции, производящей регулярную термометрию в губе.

#### ИЗЛОЖЕНИЕ СОБСТВЕННЫХ ДАННЫХ

Одно из требований, предъявляемых к объекту исследований, состояло в том, что это должен быть бореальный вид, живущий в Баренцевом море на восточном краю своего ареала. Ясно, что для решения поставленной задачи весьма важен вопрос о крайнем восточном местонахождении *T. tessellata*. Поскольку здесь имеются значительные неясности, возникла необходимость уточнить место крайней восточной локализации представителей этого вида.

В августе 1971 г. состоялась экспедиция. С применением гидрокомбинезона обследовалась верхняя сублитораль. Просматривалось содержимое выбросов, планктон собирался со шлюпки малой сетью Джели. Было обследовано побережье Карского моря в районе поселков Усть-Кара и Амдерма, материковый берег пролива Югорский Шар, юго-западная часть острова Вайгач.

Вблизи поселка Амдерма и в районе полярной станции Югорский Шар западнее мыса Яроссель были обнаружены в выбросах пустые раковины *T. tessellata*. В восточной части материкового берега пролива Ю.Шар дно было оследовано в местах, где биотоп казался подходящим для существования данного вида. Результаты поисков в этом районе были отрицательными. Наиболее интересным для обследования оказался склистый мыс Гребень, на юго-западной оконечности о. Вайгач. Этот мыс выступает довольно далеко в море и кончается цепочкой мелких скалистых островов с большим количеством валунов между ними. Валуны не обнажаются даже в сизигийные отливы и на них обильны обрастания из *Ghaetomorpha* вр., *Chaetopteris pinяуса* (Liagb.), *Naodimeaia palmate* (B.) Grev., *Polysiphonia urceolata* (bigbtf.) wrm. Значительное количество взрослых *T. tessellata* было найдено на поверхности этих валунов, в 20-30 м от берега, на глубине 2-3 метра, плотность популяции мало чем отличается от наблюдаемой на Восточном Мурмане. Было собрано 56 экземпляров. Длины раковин лежат в пределах от 12,5 до 29,0 мм. Отношение самцов к самкам 1:1. Самцы половозрелы. Подвижность спермы нормальна. Оварию самок объемисты, заполнены зрелыми яйцами. По внешнему виду они ничем не отличаются от гонад мурманских *i. teesellata*.

Таким образом, не имея данных, подтверждающих мнение *b. Sehreak* (1867) и К.М. Дерюгина (1915) о циркумплярности *T. tesaeallata*, необходимо все же признать, что ареал этого вида простирается несколько дальше в сторону Арктики, чем представлялось до сих пор, хотя и не выходит за пределы Баренцева моря.

#### Топография гонады *I. tessellata* .

Как и большинство других представителей подотряда *Dicloglossa*, *I. tessellata* является протерандрическим гермафродитом, иередиференцировка пола с мужского типа на женский идет через период покоящейся гонады.

Топография половой железы хорошо отражает систематическое положение данного вида. В пределах подкласса переднежаберных моллюсков *Dirotcardia* является наиболее примитивным отрядом. Его представители сохранили в своей организации много признаков, связанных с первичной симметрией. Удалив колпачковидную раковину, можно хорошо рассмотреть тело *T. tessellata* . Широкое и плоское его основание образовано мускулистой ношей, над которой располагается висцеральный комплекс. Гонада располагается между дорзальной частью ноги и вентральным краем висцерального комплекса. Весь ее объем состоит из значительного количества ацинусов. Зрелые ооциты выводятся в правую почку через проток, выстланный плоским эпителием. В период, предшествующий размножению, он хорошо заметен. Осенью и зимой его отыскать не удастся. По мере накопления зрелых ооцитов в почке, они выталкиваются наружу через правую рено-генитальную пору. После вымета гонада сморщивается и в этот период становится довольно сложно отличить самца от самки.

#### Половой цикл *T. tessellata* .

Вид моноциклический. Размножается летом. После окончания периода размножения остаточные ооциты резорбируются. В этот

период в гонаду мигрирует значительное количество фагоцитов, с участием которых протекают резорбционные процессы. С завершением резорбции, фагоциты остаются в центральной части ацинусов.

Зимой гонада находится в относительно стабильном состоянии. Увеличение размеров ооцитов с ноября по февраль незначительно. Весной идет разделение ооцитов, соединенных с базальной мембраной стенки ацинусов, на две группы: часть из них начинает быстро расти и накапливать дейтоплазматический материал, другие же не увеличиваются в размерах и остаются в прикрепленном состоянии до следующего года. Подсчет клеточных элементов в разные годы показал, что количество ооцитов, начинающих накапливать желток, пропорционально числу фагоцитарных клеток, локализуемых в полости ацинусов в зимний период.

Следует отметить, что в благоприятные в температурном отношении годы, когда вымет был практически полным, гонада оказывается лишенной резорбирующихся клеток и связанных с ними фагоцитов. В такие годы вокруг ооцитов, накапливающих желток, наблюдается скопление превителлогенетических ооцитов, образующих нечто вроде фолликула. По мере роста клеток, предназначенных к вымету, образующие фолликул ооциты уменьшаются в размерах и ко времени вымета подобные фолликулы исчезают.

#### ПЛОДОВИТОСТЬ *T. tessellata* .

Поскольку для проводимой работы существенным является вопрос об изменении плодовитости и задача ее определения как популяционной плодовитости не ставится, для подсчета были

взяты два массовых класса: самки с длиной раковины 15,0 - 19,9 мм к 20,0 - 24,9 мм, которые вместе составляют около 70% от всех санок. Таблица I содержит результаты подсчета плодовитости в 1969, 1970 и 1972 годах.

Таблица I

Плодовитость *T. teeseiiat\** в разные годы.

Хам	Число ооцитов 15,0-19,9 мм		7 самок с длиной раковины: 20,0-24,9 мм					
	число экз. макс.	миним. средняя	число экз.	макс.	миним.	средняя		
II969	62	28653	965	5745	52	58655	3150	12946
II970		1			50	83200	3790	21186
Ц972	75	32520	812	7148	38	81900	4023	17789

Сопоставление данных, приведенных в таблице, с уровнем температур в разные годы, позволяет убедиться, что наибольшая величина плодовитости наблюдалась в году, следующем за наиболее холодным 1969 годом. Возможности стационарных площадок не позволяют брать количества моллюсков, которого было бы достаточно для вычисления статистически достоверных средних значений. Однако, подсчет в разные годы на препаратах клеток, готовых к вымету, убеждает в закономерности картины, отраженной в таблице I.

Таким образом, можно отметить, что неблагоприятные условия холодных лет, отрицательно влияющие на оогенез и блокирующие вымет, получают определенную компенсацию в следующем году, когда плодовитость становится несколько выше. Механизм такого рода компенсации может быть понят лишь после ознакомления с функциями всех клеток, входящих в состав гонады.

Клеточный состав гонады.

В различные сезоны соотношение половых и соматических клеток, входящих в состав гонады, изменяется, что в значительной степени характеризует функциональное состояние женской половой железы. Ниже рассматриваются те виды клеток, которые встречаются в составе гонады в течение полового цикла, исключая соединительнотканые и эпителиальные клетки стенок **ПОЛОЗОЙ** железы.

Половые клетки.

Значительная часть объема женской половой железы занята оопитами вегетативной фазы. Оогонии и ооциты генеративной фазы выявляются значительно труднее. Однако, начиная со вторичных оогониев, в гонаде удалось отметить все стадии половых клеток, которые рассмотрены ниже в последовательности, соответствующей этапам их развития.

Оогонии расположены в периферической части гонады, чаще - у дорсального ее края, примыкающего к пищеварительной железе. Их гнезда или одиночные оогонии встречаются в пристеночной части ацинусов. От мелких соматических клеток, присутствующих в гонаде, они отличаются крупным пузыревидным ядром, о диаметром от 6 до 8 мкм, что несколько больше ядер амебоцитов, обычно не превышающих 5 мкм.

Ооциты генеративной фазы обычно группируются в тех же участках гонады, где отмечены оогонийные гнезда, являясь в топографическом отношении их продолжением. Отмечены все ранние стадии профазы мейоза, хотя одни из них преобладают (пахинема), другие же встречаются реже. Размер ядер у ооцитов генеративной фазы от 8 до 12 мкм. Слой цитоплазмы тонкий,

слабо и равномерно окрашивающийся пиронином.

С окончанием генеративной фазы слой цитоплазмы начинает заметно утолщаться, образуется "ножка", соединяющая ооцит с ооцитарной мембраной. В начале превителлогенетической стадии ядро занимает около половины объема клетки, а затем соотношение начинает увеличиваться в пользу быстро растущей цитоплазмы. В ядре наблюдается увеличение количества ядрышек при значительном усложнении их организации. Интенсивное накопление желтка начинается со времени весеннего потепления. Гликоген впервые появляется у ооцитов диаметром около 100 мкм. Жировые компоненты начинают выявляться в цитоплазме несколько позднее. Околоядерный слой цитоплазмы содержит небольшое количество мелких гранул, которые красятся Суданом черным В и хорошо чернятся осмиевой кислотой. Со времени весеннего потепления количество осмиофильного материала в цитоплазме начинает быстро возрастать. Как показывают электронномикроскопические наблюдения, происхождение жировых включений, возникающих в поздний период, связано с митохондриями и с краевыми пузырьками комплекса Гольджи. Белковые компоненты цитоплазмы появляются несколько позднее по сравнению с гликогеном и фосфолипидами. Накануне вымета в ядре и цитоплазме ооцитов происходят существенные изменения. Уменьшается количество ядрышек и упрощается их структура. Ядерная мембрана сморщивается и частично разрушается. В местах ее деструкции некоторое количество кариоплазмы изливается в цитоплазму, не смешиваясь с ней, однако, образуя околоядерные лакуны. Среди митохондрий в это время обнаруживается значительное количество делящихся форм. У зрелых неоплодотворенных яиц наблюдалась кортикальная реакция. Трудно сказать с уверенностью, является ли она для этого

вида нормальным явлением, так же, как для некоторых двустворчатых моллюсков (Гинзбург, 1968), либо мы имеем дело с артефактом, возникающим при взятии материала для фиксации.

#### Фагоциты.

Миграция амебоцитов в гонаду начинается сразу после вымета. Мигрирующие клетки обладают каплевидной или веретеновидной формой. Длина их - 12-15 мкм. Ядра слегка вытянуты или округлы, до 5 мкм в диаметре. Ядрышко, как правило, единственное, расположенное в центральной части ядра. Оказавшись в зоне резорбции, фагоциты деполаризуются, прикрепляясь к оболочкам остаточных ооцитов или внедряясь в массы клеточного детрита. Цитоплазма их пиронинофильна и почти прозрачна, хотя постепенно в ней начинает выявляться гранулярный компонент. В результате активного фагоцитоза эти клетки увеличиваются в размерах, их цитоплазма оказывается обогащенной крупными фрагментами резорбирующихся ооцитов, а также - россыпью мелких гранул, желточных шаров и капелек жира.

С завершением процессов резорбции, фагоциты собираются в центре ацинусов в довольно плотную массу. Из их цитоплазмы постепенно исчезают не только глобулы, но и гранулярный компонент. В течение зимы количество "тощих" фагоцитов изменяется мало. Их миграций в сторону стенки гонады не наблюдалось. Число фагоцитов, локализуемых в центре ацинусов, начинает быстро убывать весной, что, по всей вероятности, связано с поглощением их материала опитами следующей генерации, в цитоплазме которых в этот период начинается интенсивный синтез желтка.

#### ОБСУЖДЕНИЕ ИЗЛОЖЕННОГО МАТЕРИАЛА

Изучение в течение четырех лет полового цикла и оогенеза 7 литорального Орхононого моллюска *Testadiiialia tessellata* показало, что созревание ооцитов у данного вида зависит от динамики температур. Из года в год размножение *T. tessellata* приурочено ко времени, когда разница между температурами воздуха и воды минимальна, что, по-видимому, находится в зависимости от того способа размножения, который описан для данного вида (Кудинский, 1971). После вымета в гонаде обнаруживается определенное количество остаточных ооцитов, которых особенно много в холодные годы. Фагоциты, мигрирующие в гонаду, активно утилизируют материал резорбирующихся ооцитов и затем снажают им половые клетки следующей генерации. После теплого лета, при практически полном вымете и незначительном количестве фагоцитов в ацинусах, функции "клеток-кормилиц" принимают на себя ооциты следующей генерации.

Подобная роль фагоцитов и некоторой части ооцитов заставляет пересмотреть представления о солитарном оогенезе у данного вида. Возможно, само понятие "санитарного оогенеза", появившееся еще в начале века (Korachelt and Haider, 1902), требует уточнения. Трофические и экскреторные функции фагоцитов, так же, как их участие в процессах резорбции остаточных ооцитов, хорошо известны для многих морских беспозвоночных, оогенез которых, по классификации Коршельта и Гайдера, следует отнести к солитарному типу. Фагоциты обнаружены у дальневосточных мидий и морских гребешков (Гнездилова, 1971; Дэхба, 1971), у полижет (Allen, 1961; Bardsen, 1966), панцирных моллюсков (Seiwood, 1968; 1970). орхононогж моллюс-

ков (Кудинский, 1972; Зооа . 1911), крылоногих моллюсков (Billot, 1937), двустворчатых моллюсков (ronge, 1926, 1946; Orton, 1927; voe, 1932; Takatauxi, 1934; Боовапохр, 1937; George, 1952; \*ateiahi, 1957; lennedey, 1964], иглокожих (Siller and Smith, 1931; Holland and Sleae, 1965; Taisnima ana Jaklshima, 1965; Pierse and Sleae, 1966; Teriiey and Mayer, 1967; lakishiaa, 1968; Chetlinne, 1969; Sal, 1970; Kooayashl, 1971).

Описанные в данном исследовании морфологические модификации фагоцитов демонстрируют закономерную преемственность функций, осуществляемых ими в гонаде. Употребляемое для них название "пищевых фагоцитов" не следует воспринимать как введение нового наименования, поскольку это перевод часто употребляемого в приведенной литературе термина - **antritive phagocytes**, хорошо отражающего их бифункциональный характер

#### ЗЫВОШ

1. Для изучения влияния температурного режима на оогенез Орхоногий моллюск *x. tessellata* более удобен, чем другие виды, благодаря следующим свойствам:

а) вид литооальный. испытывает непосредственное воздействие температурных изменений, моллюски могут быть собраны в любое время года;

б) *T. teasellata*, так же, как другим "морским блюдечкам", свойствен консерватизм в отношении местообитания ("хотминг"), что облегчает изучение определенной части популяции на контрольных площадках;

в) в Баренцевом море эют атлантический бореальный вид

живет на восточном краю своего ареала, в отдельные холодные годы оказываясь в температурных условиях, характерных скорее для запредельно! зоны, чем для коренного ареала, что отражается на состоянии гонад и позволяет наблюдать за нарушениями, в них происходящими;

г) в отличие от большинства моллюсков, *i. tesseliata* не заражается паразитами, влияющими на численность вызревающих яиц.

2. Наиболее восточная популяция данного вида при экспедиционном обследовании обнаружена на юго-западе о. Вайгач.

3. *i. teeeellata* \_ моноциклический вид, размножение которого приурочено к наиболее теплomu времени года. При размножении на литорали, самки откладывают яйца, покрытые студенистой ооолочкой, что обеспечивает их склеивание во время осеменения. С приходом прилива студенистая масса расжижается и яйца уходят в планктон. Такой способ сочетает в себе преимущества оплодотворения яиц в кладке и планктонного их развития.

4. *T. teeeellate*. является протерандрическим гермафродитом. Среди моллюсков 1-2 лет имеется около 20% самок. С возрастом у части самцов наблюдается передифференцировка пола с мужского типа на женский, что происходит через период покоящейся гонады. Среди моллюсков с длиной раковины более 30 мм самцы не встречаются.

5. Наиболее ранней стадией половых клеток, обнаруженных в гонаде, являются вторичные оогонии, которые так же, как ооциты генеративной фазы, локализуются в периферической части ацинусов. Наиболее длительным является период превителлогенеза. Интенсивное накопление желтка начинается со времени ве-

сеннего потепления.

6. Образование первичного ядрышка происходит на стадии пахинемы. К началу вителлогенеза число ядрышек достигает нескольких десятков. Среди ядрышек, примыкающих к ядерной мембране, преобладают амфинуклеолусы, сохраняющие двуслойный характер при окраске на РНК, суммарные белки и при наблюдении живых ооцтов методом фазового контраста.

7. В холодные годы вымет идет не до конца. Остаточные ооциты подвергаются резорбции, которая происходит с участием фагоцитарных клеток типа амебоцитов, разделяемых, в зависимости от своего функционального состояния, на 4 стадии: мигрирующие, деполаризованные, содержащие глобулы и "тощие" затопить: .

8. Фагоциты, мигрирующие в гонаду в период резорбции, утилизируют материал разрушающихся половых клеток. После завершения резорбционных процессов, они не покидают пределов гонады, а остаются в ней до весны, когда интенсивно растущие ооциты следующей генерации используют накопленный ими материал. Троическая цепь (остаточный ооцит -> пищевой фагоцит - ооцит следующей генерации) является механизмом компенсации плодовитости в годы, следующие за аномально холодными.

9. Функции пищевых фагоцитов, обнаруженные при температурных воздействиях, могут иметь гораздо более широкое общебиологическое значение и осуществляться при действии других факторов, поражающих гонаду или блокирующих вымет (будь то осмотический шок, радиационное воздействие или химическое загрязнение) .

СПИСОК РАБОТ. ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Особенности овогенеза саренпелевской *Tetudinalia tessellata* (Mull.). В кн.: Моллюски, пути, методы и итоги их изучения, ЗИН АН СССР, "Наука", 1971, 47-48.
2. Особенности размножения и гаметогенеза *Tetudinalia tessellata* (Prosobranchia, Docoglossa) из литоральной Баренпелевской провинции. Докл. АН СССР, 1972, 202, 5, 1201-1203.
3. О приспособительном значении фагоцитов в овогенезе *Tetudinalia tessellata* (Mull.). В кн.: Проблемы изучения и освоения природных ресурсов Севера, 1973, Апатиты, 138-139.
4. Новое приспособление для фиксации и проводки гистологического материала. В кн.: Проблемы изучения и освоения природных ресурсов Севера, 1973, Апатиты, 155-156. Совместно с В.Н.Пешиным.
5. Зоогеографический аспект в изучении овогенеза морских донных моллюсков. В кн.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. 1973. Мурманск, 36-39.

Материалы диссертации докладывались на IV-ом Всесоюзном совещании по изучению моллюсков (ЗИН АН СССР) и на Мурманской областной научной конференции, посвященной составу, распределению и экологии донной фауны Баренцева моря (ПИНРО), 1973.

Подписано к печати 5.71 1974 г. Формат бумаги 60x84 1Дь.  
Йеч.л. 1.5. Заказ 1 150. Тисах 130 ахг.

Отпечатано в ротационной цехе ордена Ленина  
Кольского филиала им. СЛ.Кирова АН СССР

г.Апатиты Мурманской ооластк

