

Л.А.Масленникова
(Владивостокский медицинский университет)

СПЕРМАТОГЕНЕЗ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА
ANADARA BROUGHTONI (SCHRENCK)

Анадара *Anadara broughtoni* (Schrenck) – тихоокеанский приазиатский субтропический вид. Она относится к наиболее примитивным двустворчатым моллюскам, которых О.А.Скарлато (1981) выделил в отдельное семейство Anadaridae.

По данным О.А.Скарлато (1981), анадара встречается у берегов Японии, у Филиппинских островов и в Желтом море. Зал. Петра Великого является северной границей распространения этого вида у континентального побережья Азии. Здесь анадара обитает в хорошо прогреваемых бухтах на глубине 3–6 м, закапываясь в грунт (Голиков, Скарлато, 1967).

Представители рода *Anadara* обычно раздельнополые, но иногда среди них встречаются гермафродиты. К таковым, например, относится *A. senilis* (Yoloye, 1974). Многие виды анадар служат объектом промысла и искусственного разведения. Так, *A. subcretana* выращивается на п-ове Корея (Yoo, 1977), *A. granosa* – в Малайе (Pathansali, Soong, 1958). Близкий к *A. broughtoni* вид *A. unflata* специально для марикультурных хозяйств вывозится с Филиппин в Японию (Takami, 1979). *A. broughtoni* также употребляется в пищу. Биология этого вида почти не изучена. Целью данной работы являлось исследование развития семенников анадары на протяжении года.

Моллюсков собирали в бухте Витязь с глубины 7–10 м два–три раза в месяц в течение пяти лет. Кусочки семенников длиной 0,5 см фиксировали жидкостью Буэна, спирт-уксусной кислотой (3: 1). Парафиновые срезы толщиной 3 мкм для морфологических исследований окрашивали гематоксилином Эрлиха и гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс, 1953), ДНК выявляли реакцией Фельгена и окрашиванием по методу Браше.

Степень зрелости семенников на протяжении года определяли визуально и уточняли цитологическими наблюдениями. Ежемесячно учитывали количество половых трубочек в поле зрения микроскопа при увеличении 7x10, их среднюю площадь, площади зон роста и формирования. На микрофотометре МФ-2 определяли среднюю оптическую плотность зоны формирования (окраска по Фельгену). К зоне роста отнесли часть фолликула, занятую сперматогониями и сперматоцитами, к зоне формирования – площадь, на которой располагаются сперматиды и сперматозоиды. Все измерения выполняли с помощью рисовального аппарата РА-5, полярного планиметра ПП-2К и выражали в условных планиметрических единицах.

Морфометрические показатели позволили рассчитать степень зрелости семенников (K) в каждом месяце как произведение площади зоны формирования (S) на ее оптическую плотность (P): $K = S \times P$. Морфометрические данные дополняли цитологической характеристикой клеточных генераций сперматогенеза в семеннике. Учитывали количество сперматогониев и сперматоцитов на 1000 половых клеток в фолликуле.

У анадары Броутона репродуктивная система погружена в кожно-мускульный мешок, образованный разрастанием ткани ноги (рис. 1). Два семенника не имеют собственной стенки. Их многочисленные трубочки с одной стороны примыкают к внутренней мышечной стенке мешка, а с другой – контактируют с пищеварительной железой (рис. 2). Половые трубочки окружены сильно обводненной рыхлой соединительной тканью, густо пронизанной сетью кровеносных сосудов и пучками мышечных волокон. Около трубочек нередко встречаются гемальные синусы, клеточный состав которых достаточно подробно изучен (Sullivan, 1960). Готовые половые продукты из половых трубочек попадают в выводные каналцы (рис. 3), имеющие сильно развитую мышечную стенку. Внутри каналцы выстланы однослойным двурядным реснитчатым эпителием. Среди реснитчатого эпителия встроены клетки со светлыми ядрами, лишенными мерцательного аппарата; их цитоплазма содержит рыхлые желтые включения, не окрашиваемые гематоксилином Эрлиха (рис. 4). Эти секреторные клетки выводят секрет в просвет гонодукта. Выводные каналцы семенников сливаются в выводные протоки и в области околосердечной сумки открываются наружу парой самостоятельных гонодуктов.

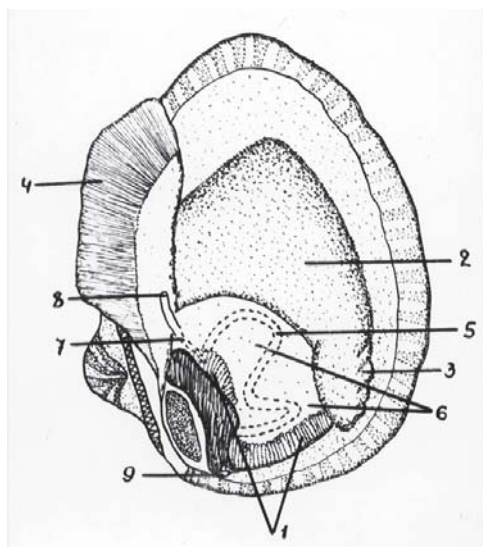


Рис. 1. Топография внутренних органов анадары Броутона: 1 – гонада, 2 – кожно-мускульный мешок, 3 – нога, 4 – жабры, 5 – кишечник, 6 – рыхлая соединительная ткань, 7 – гонодукт, 8 – половое отверстие, 9 – ротовое отверстие

Fig. 1. Topography of Anadara inner organs: 1 – sex gland, 2 – skin-muscle sac, 3 – foot, 4 – gills, 5 – intestine, 6 – loose connective tissue, 7 – gonoduct, 8 – sex orifice, 9 – stomatic orifice

Функциональной и структурной единицей семенника у анадары Броутона является трубочка, которая удлиняется с началом сперматогенеза. Стенка трубочки состоит из двух слоев. Наружный соединительнотканый слой включает гладкие мышечные клетки. Внутренний состоит из вспомогательных клеток и выстроенных между ними крупных сперматогониев, расположенных на базальной мембране (рис. 5).

Развитие половых клеток происходит в трубочках. В основном в семенниках наблюдаются сперматогенные клетки. Как исключение у

молодых и старых самцов анадары редко встречаются одиночные трубочки с растущими ооцитами. Иногда ооциты и сперматозоиды можно видеть в одной и той же трубке. Явление гермафродитизма характерно для старых особей анадары.

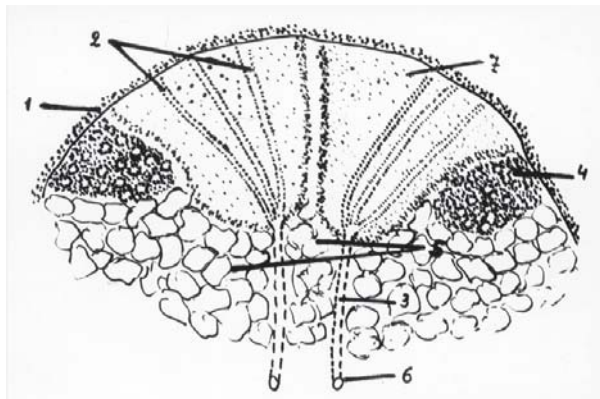


Рис. 2. Схема строения половой системы самцов анадары Броутона: 1 – стенка кожно-мышечного мешка, 2 – половые трубочки, 3 – гонодукт, 4 – пищеварительная железа, 5 – рыхлая соединительная ткань, 6 – половая пора, 7 – семенник

Fig. 2. Scheme of Anadara males sex system: 1 – skin-muscle sac's wall, 2 – sex tubules, 3 – gonoduct, 4 – digestive gland, 5 – loose connective tissue, 6 – sex pore, 7 – testis

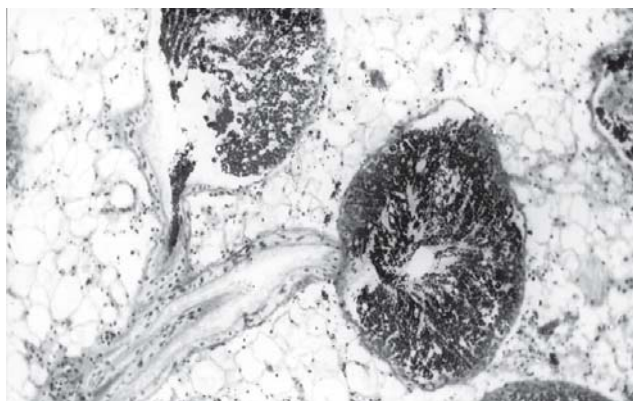


Рис. 3. Половые трубочки семенника анадары, открывающиеся в мелкие выводные канальцы. Гематоксилин-эозин (ув. 7 x 40)

Fig. 3. Anadara testis tubules connected with small excretory canaliculi. Hematoxylin-eosin (magnitude 7 x 40)



Рис. 4. Секреторные клетки в стенке гонодукта анадары. Гематоксилин-эозин (ув. 10 x 100)

Fig. 4. Secretory cells in Anadara gonoduct's wall. Hematoxylin-eosin (magnitude 10 x 100)

Морфометрические данные. На протяжении зимы трубочки семенника короткие с небольшим диаметром. С конца апреля половые трубочки начинают увеличиваться (рис. 6). Максимальная величина их средней площади в поперечном сечении приходится на июль, август. Зона роста появляется в конце апреля, начале мая (рис. 6, табл. 1). Она быстро увеличивается и достигает максимального значения в июне. В июле средняя площадь зоны роста уменьшается и сохраняется до августа; в конце сентября она исчезает. Зона формирования впервые отмеча-

ется в начале июня, а в конце месяца она занимает третью часть половой трубочки (рис. 6). Средняя площадь зоны формирования нарастает быстро; в июле и августе имеет наибольшие значения, а в сентябре, начале октября уменьшается (рис. 7). В конце октября она отсутствует. Оптическая плотность половых элементов в зоне формирования быстро возрастает в течение июня и достигает максимума в июле (табл. 1). В августе она незначительно уменьшается, а в конце сентября, октябре становится минимальной. Оптимальная зрелость семенника отмечается в июле (рис. 8).

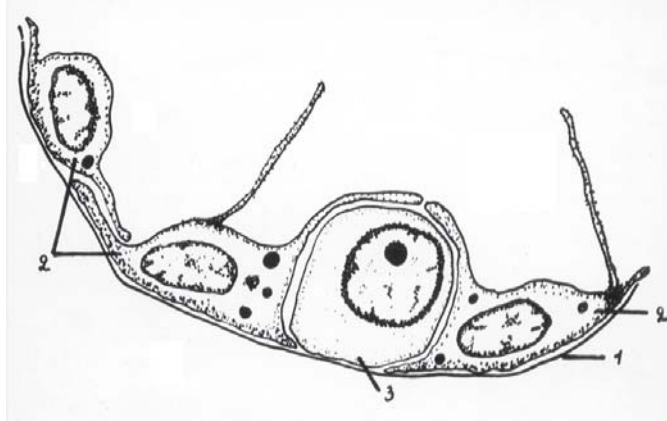


Рис. 5. Схема строения внутреннего слоя стенки половой трубочки семенника анадары: 1 – базальная мембрана, 2 – вспомогательная клетка, 3 – крупный сперматогоний

Fig. 5. Texture scheme of sex tubule wall inner layer of Anadara testis: 1 – basal membrane, 2 – an auxiliary cell, 3 – large spermatogony

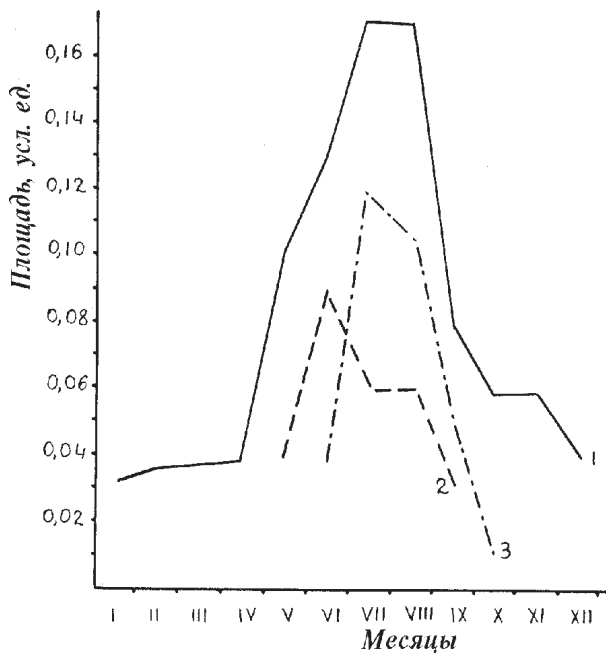


Рис. 6. Морфометрическая характеристика семенников анадары Броутона: 1 – средняя площадь фолликула, 2 – средняя площадь зоны роста, 3 – средняя площадь зоны формирования

Fig. 6. Morphometric characteristic of Anadara testis: 1 – follicle's average area, 2 – growth zone's average area, 3 – forming zone's average area

Цитологические данные. Крупные сперматогонии имеются в течение всего года. В сентябре–декабре появляется небольшое количество мелких сперматогониев, а в январе и начале марта они не встречаются. Активный сперматогенез отмечается в мае. Наибольшее количество мелких сперматогониев наблюдается в июне. К июлю, августу их доля в составе зоны роста заметно уменьшается (рис. 9). Первые сперматоциты I появляются в мае. В июне 50 % половых клеток зоны роста представлены сперматоцитами I в профазе; в июле и августе эти клет-

Таблица 1

Морфометрические параметры семенников анадары Броутона в течение года, усл. ед.

Table 1

Season dynamics of *Anadara testis* morphometric parameters, conventional units

Месяц	Площадь поперечного сечения половой трубочки		Площадь зоны роста		Площадь зоны формирования		Оптическая плотность клеточной зоны формирования	
	$\bar{x} \pm s_x$	p	$\bar{x} \pm s_x$	p	$\bar{x} \pm s_x$	p	$\bar{x} \pm s_x$	p
Сентябрь	0,08±0,001	<0,00	0,03±0,000	<0,00	0,05±0,000	<0,00	1,2±0,02	>0,5
Октябрь	0,06±0,001	<0,00	-	-	0,01±0,001	<0,00	0,3±0,00	>0,5
Ноябрь	0,06±0,001	<0,00	-	-	-	-	-	-
Декабрь	0,04±0,000	<0,00	-	-	-	-	-	-
Январь	0,03±0,000	>0,5	-	-	-	-	-	-
Февраль	0,03±0,001	>0,5	-	-	-	-	-	-
Март	0,04±0,001	<0,00	-	-	-	-	-	-
Апрель	0,04±0,002	<0,00	-	-	-	-	-	-
Май	0,10±0,000	<0,00	0,04±0,00	-	-	-	-	-
Июнь	0,10±0,001	<0,00	0,09±0,00	-	0,04±0,000	<0,00	1,4±0,01	<0,00
Июль	0,17±0,001	<0,00	0,06±0,000	<0,05	0,11±0,001	>0,5	4,0±0,01	<0,00
Август	0,17±0,000	<0,00	0,06±0,001	<0,00	0,11±0,002	>0,5	3,5±0,02	<0,00

ки преобладают, а в сентябре встречаются редко (рис. 9). Сперматозоиды II появляются в конце июня. В августе на их долю приходится около 25 % клеток, в сентябре они исчезают. Зона формирования в июне состоит только из сперматид на разных стадиях спермиогенеза. В июле, августе она представлена как сперматидами, так и сперматозоидами, а в сентябре и октябре имеет только сперматозоиды.

Морфологический и цитологический анализ клеточного состава семенников анадары в разные сезоны показал, что половой цикл самцов начинается во второй половине апреля, т.е. в течение шести месяцев моллюски находятся в состоянии репродуктивной инертности (табл. 2). В зал. Петра Великого нет ни одного двустворчатого моллюска, у которого стадия относительной половой инертности была бы столь длительной.

При сравнении состояния семенников моллюсков в течение года оказалось, что у тихоокеанских приазиатских низкобореальных видов (*Patinopecten yessoensis*, *Crenomytilus grayanus*, *Mya japonica*, *Swiftopecten swifti*, *Mercenaria stimpson*, *Spisula sachalinensis*) время посленерестовых перестроек занимает не более трех месяцев (Косенко, 1975; Касьянов и др., 1980; Масленникова, 1985). Вероятно, длительность периода половой инертности являет-

ся одним из показателей температурных адаптаций моллюсков. У анадары, как теплолюбивого вида, значительная по времени стадия относительной половой инертности также может рассматриваться как приспособление к сравнительно низким температурам умеренных широт (табл. 2).

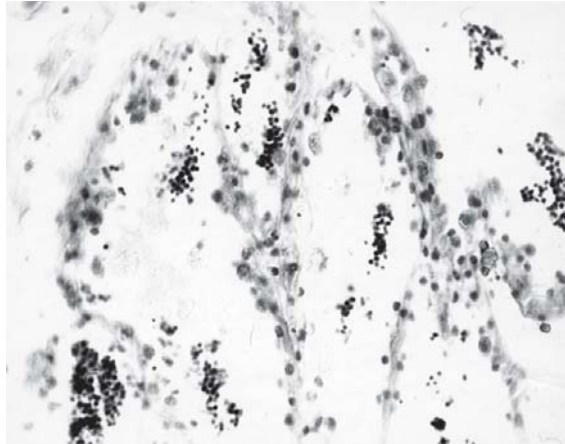


Рис. 7. Семенник анадары в сентябре. В половых трубках остатки невыметанной спермы. Гематоксилин-эозин (ув. 7 x 40)

Fig. 7. *Anadara* testis in September. Unspawned sperm remains may be seen in sex tubules. Hematoxylin-eosin (magnitude 7 x 40)

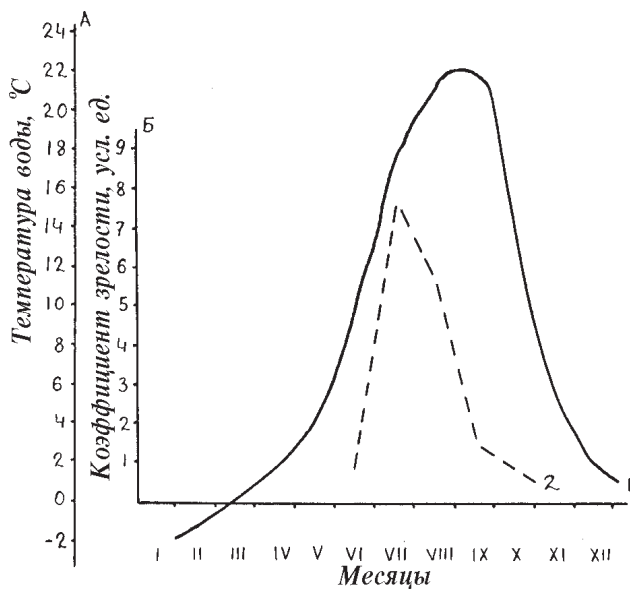


Рис. 8. Зрелость семенника анадары Броутона в течение года: 1 – температурная кривая, 2 – коэффициент зрелости

Fig. 8. Maturity temporal dynamics of *Anadara* testis: 1 – temperature curve, 2 – maturity coefficients

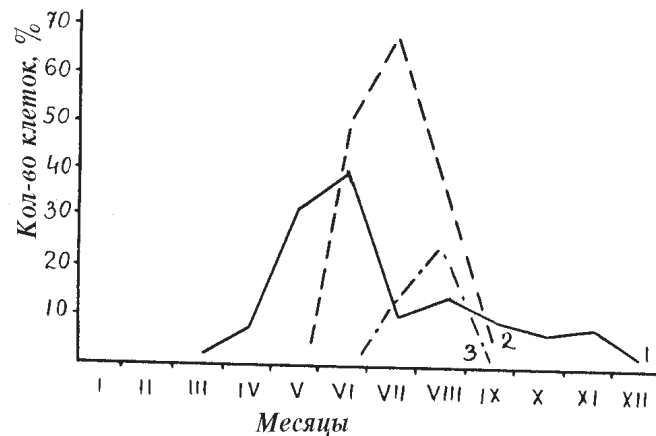


Рис. 9. Изменение количества сперматогониев (1), сперматоцитов I (2) и сперматоцитов II (3) в половых трубках анадары Броутона в течение года

Fig. 9. Spermatogonies (1), spermatocytes I (2) and spermatocytes II (3) number dynamics in *Anadara* sex tubules

Таблица 2
Table 2

Стадии зрелости семенников анадары Броутона в течение года
Season dynamics of *Anadara testis* ripeness stages

Стадия	Визуальная	Характеристика стадий Морфометрическая	Цитологическая	Период
Относительная половая инертность	Визуально пол не определяется; коричневый семенник спавшийся, уменьшен в размерах	В половых трубочках четкой зоны роста нет	Стенка половых трубочек утолщена; встречаются сперматогонии; много амебоцитов	Вторая половина октября – начало апреля
Начало гаметогенеза	Визуально пол не определяется; коричневый семенник имеет вид тонкой пластинки, распластанной на внутренней поверхности кожно-мускульного мешка	Увеличивается диаметр половых трубочек; расширяется зона роста	В половых трубочках присутствуют сперматогонии, амебоцитов мало	Середина апреля – третья декада мая
Активный гаметогенез	Пол визуально не определяется; половые трубочки увеличены; толщина гонады достигает 0,5 см	Зона роста достигает максимального значения	Половые трубочки заполняются сперматогониями и сперматоцитами; амебоциты встречаются редко	Конец мая – июнь
Преднерестовая	Пол определяется визуально, семенники молочного цвета	Половые трубочки максимально растягиваются; зона роста уменьшается, а зона формирования расширяется; увеличивается оптическая плотность клеток в зоне формирования	В половых трубочках имеются все типы сперматогенных клеток; в зоне роста преобладают сперматоциты; центр половой трубочки занят сперматидами и сперматозоидами; амебоцитов мало	Конец июня – июль
Нерестовая	Пол определяется визуально; семенники молочного цвета, набухшие	Половые трубочки сильно растянуты; зона роста уменьшается и исчезает в конце сентября; зона формирования максимально расширена; оптическая плотность зоны формирования и коэффициент зрелости семеника имеют наибольшие значения	Половые трубочки заполнены сперматидами и сперматозоидами; единично встречаются сперматогонии и сперматоциты	Середина июля – сентябрь

Половой цикл анадары занимает один год, в течение этого времени морфология гонады меняется. Репродуктивный цикл самцов анадары Броутона можно разделить на пять стадий: относительная половая инертность, начало гаметогенеза, активный гаметогенез, преднерестовая, нерестовая (табл. 2). При этом наблюдается частичное совпадение по времени стадии активного гаметогенеза, преднерестовой и нерестовой. Такие особенности гонадогенеза отмечаются и у других двустворчатых моллюсков зал. Петра Великого, для которых этот район является северной границей распространения вида (Дзюба, Масленникова, 1987). Нерест самцов анадары Броутона начинается с середины июля и продолжается до сентября включительно. Надо отметить, что вымет половых продуктов в популяции моллюсков начинается синхронно и имеет порционный характер.

Литература

- Голиков А.Н., Скарлато А.Н.** Моллюски залива Посъет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. – 1967. – Т. 42. – С. 5–152.
- Дзюба С.М., Масленникова Л.А.** Гаметогенез двустворчатого моллюска *Mya japonica*. // Биол. моря. – 1987. – № 1. – С. 37–43.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М.** Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков в заливе Петра Великого. – М.: Наука, 1980. – 205 с.
- Косенко Л.А.** Сперматогенез у дальневосточной гигантской мидии и приморского гребешка // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. – Л.: Наука, 1975. – С. 151–152.
- Масленникова Л.А.** Сперматогенез двустворчатых моллюсков: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Владивосток, 1985. – 20 с.
- Ромейс Б.** Микроскопическая техника. – М.: Иностран. лит., 1953. – 734 с.
- Скарлато О.А.** Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. – Л.: Наука, 1981. – 430 с.
- Pathansali, Soong.** Some aspects of cockle (*Anadara granosa* L.) culture in Malaya // Proc. Indo-Pacific Fish. Council. – 1958. – № 8 – P. 26–31.
- Sullivan Q.E.** Functional morphology, micro-anatomy, and histology of the Sydney cockle *Anadara trapezia* // Austral. J. Zool. – 1960. – № 9. – P. 219–257.
- Takami T.** Современное состояние и перспективы размножения и разведения двустворок *Anadara unilata* Reeve // Ocean Age. – 1979. – Vol. 11, № 12. – P. 43–50 (яп. яз.).
- Yoloye V.** The sexual phase of the West African bloody cockle *Anadara senilis* (Z.) (Mollusca: Bivalvia) // Veliger. – 1974. – Vol. 17, № 1. – P. 70–72.
- Yoo L.K.** Biological studies on the propagation of important bivalves. 5. Morphological characteristics of the ark shell *Anadara subcrenata* // Bull. Natl. Univ. Busan (Natl. Sci). – 1977. – Vol. 17, № 1–2. – P. 71–72.

Поступила в редакцию 26.04.99 г.