ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№ 33582

ИЗДАТЕЛЬСТВО
„НАУКОВА ДУМКА"
КИЕВ — 1970

J o n g e C.M. Structure and phisiology of the organs of feeding and digestion in Ostrea edulie.-Journ.Mar.Biol. Ass., 14, 1926.

J o n g e C.M. On the size attained by the crystalline style in Tridacna and Strombus.-Proc.Malac. Soc. London, 20, 1931.

J o n g e C.M. Notes on feeding and diigetion in Pterocera and Vermetus, with a discussion on the occurrence of the crystalline style in the Gastropoda.-Great Barrier Reef Expedition 1928-29, 1, 10, 1932.

J o n g e C.M. The biology of Aporrhais pes-pelecani (L.) and A.serresiana (Milch).-Journ.Mar.Biol.Ass., 21, 2, 1936.

W o o d w a r d M.F. On the anatomy of Pterocera with some notes on the crystalline style.-Proc. Malac. Soc. London, 1, 1894.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНАТОМИИ И ГИСТОЛОГИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ МОЛЛЮСКОВ ТРИБЫ CYPRAEACEA С РАЗЛИЧНЫМ ХАРАКТЕРОМ ПИТАНИЯ

В.Д.Чухчин

Представители трибы Cypraeacea, обитающие в основном в тропических морях, приспособились к питанию самыми разнообразными объектами. В связи с этим представляет интерес изучить анатомическое и гистологическое строение их пищеварительной системы в зависимости от способа питания и характера пищи.

В настоящей работе приводятся результаты сравнительного анатомического и гистологического исследования пищеварительной системы растительноядных Cypraea pantherina S o l a n d e r, C. annulus S o w. и питающихся животной пищей - горгоновыми кораллами - Cyphoma gibbosa L., принадлежащих к той же трибе Cypraeacea. Раньше род Cyphoma относили к сем. Cypraeidae. В настоящее время это семейство разделяют на ряд самостоятельных семейств и род Cyphoma относят к сем. Ovulidae (Abbot, 1968). C.gibbosa обитает на горгоновых кораллах, чаще всего на Gorgonium flabellum, у южного побережья Флориды и в Вест-Индии. Кишечник C. gibbosa заполнен слизевидной массой и большим количеством спикул горгонарий. C.pantherina и C.annulus распространены в индо-вест-пацифике и обитают в прибрежных лагунах. В желудке первого моллюска встречаются куски водорослей, в же-

лудке второго - веточки мелких водорослей и минеральные частицы.

Сведения о морфологии пищеварительной системы у представителей сем. Ovulidae имеются только для бореального моллюска Simnia patula, питающегося у побережья Англии мягкими кораллами Alcyonium и горгоновыми кораллами Eunicella, у которых Фреттер (Fretter, 1951) кратко описала анатомию передней части пищеварительного тракта, включающую буккальную массу и пищевод. Анатомию некоторых видов Cypraea, не затрагивая гистологии, изучал Рисбек (Risbec, 1937). Анатомию и гистологию растительноядного моллюска Cypraea caputserpentis исследовал Кей (Kay, 1960). Из других моллюсков трибы Cypraeacea в этом отношении изучены бореальные Erato и Trivia, питающиеся асцидиями (Fretter, 1951).

Материал по C.gibbosa собирали на коралловых рифах возле Гаваны (о.Куба) осенью - зимой 1964 г. C.pantherina вылавливали в лагуне возле Порт-Судана и Ходейды в Красном море, C.annulus - в лагуне Аденского залива возле Берберы во время III красноморского рейса на э/с "Акад.А.Ковалевский" летом 1966 г. Раковины моллюсков разбивали и мягкое тело целиком фиксировали жидкостью Буэна. Позже тело моллюсков отмывали от фиксатора и под бинокуляром отпрепаровывали пищеварительную систему. Из отдельных частей пищеварительной системы вырезали маленькие кусочки, которые проводили через спирты и ксилол и заливали в парафин. Срезы толщиной 5-7 мк окрашивали гематоксилином Гомори и многоцветно по Маллори.

Анатомия и гистология пищеварительной системы Cypnoma gibbosa

Ротовое отверстие цифомы лежит на вершине очень короткого хоботка, продолжающегося сзади в буккальную массу. На дне буккальной полости помещается одонтофор с двумя радулярными хрящами и радулой. Радула рипидоглоссного типа и имеет один маленький центральный зуб, два толстых крючковидных латеральных зуба и многочисленные маленькие маргинальные зубы, сидящие на большой прозрачной пластинке (рис. I). В буккальную полость открываются протоки слюнных желез.

Пищевод отходит от буккальной массы влево и назад и вскоре образует большое мешковидное расширение, представляющее пищеводную железу (рис. 2). Перед пищеводной железой на пищеводе

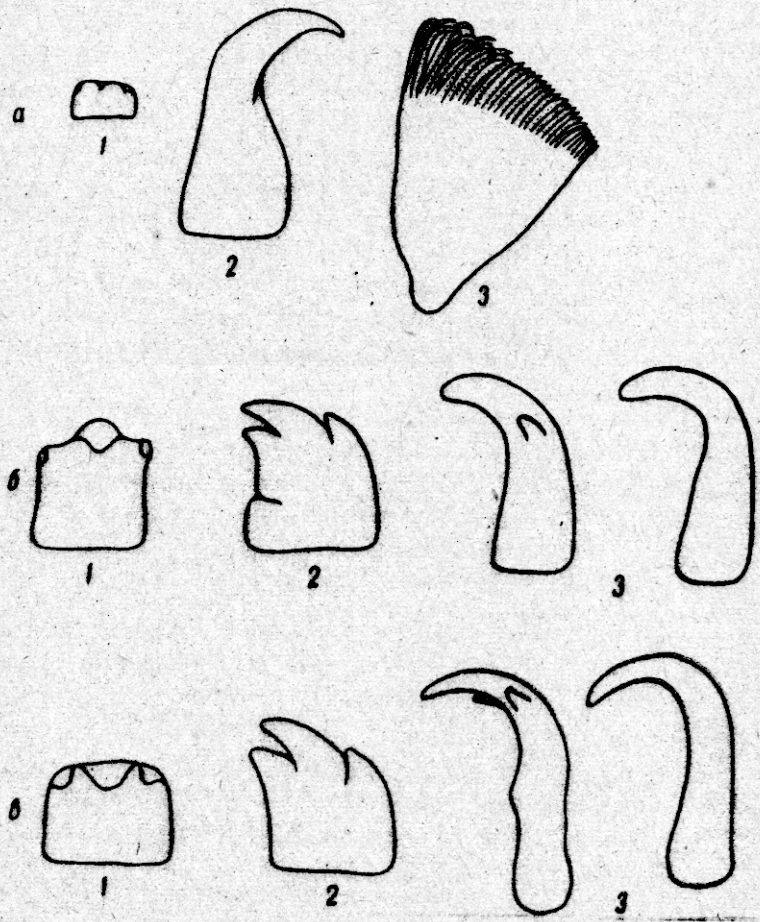

Рис. I. Строение радулы: C.gibbosa (а), C.pantherina (б), C.annulus (в): I - центральный зуб, 2 - латеральный зуб, 3 - маргинальные зубы.

имеется карман в виде маленького выроста. В области пищеводной железы пищеводная трубка продолжается в вентрально расположенный пищеводный канал с продольными складками, над которыми с дорсальной и боковых стенок железы свисают тонкие, очень близко расположенные друг к другу пластинчатые перегородки. За

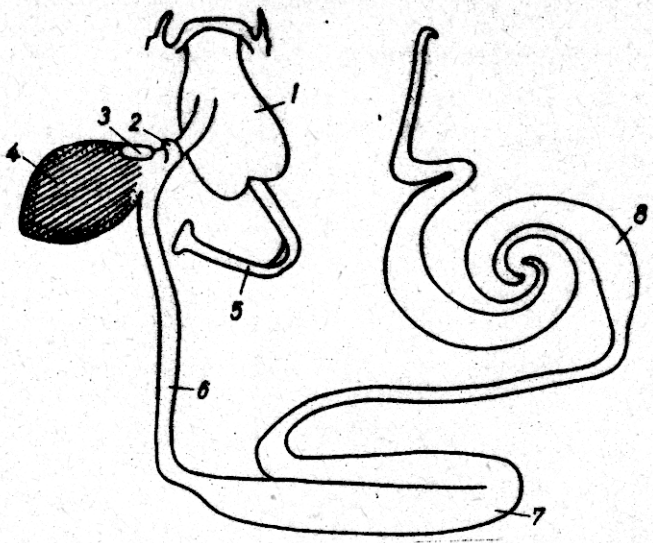

Рис. 2. Общий вид пищеварительной системы Cyphoma gibbosa: I - буккальная масса, 2 - карман пищевода, 3 - слюнные железы, 4 - пищеводная железа, 5 - радула, 6 - пищевод, 7 - желудок, 8 - кишка.

пищеводной железой пищевод тянется в виде довольно длинной трубки, внутри которой проходят многочисленные продольные складки. Складки пищевода выстланы эпителием, состоящим из столбчатых клеток высотой 30-40 мк. Овальные ядра эпителиальных клеток размером 5 мк, лежат в средней части клеток, образуя правильный ряд. Над ними (также в ряд) размещаются небольшие светлые вакуоли. Апикальные части клеток содержат мелкие гранулы (рис. 4). Под эпителием находится слой соединительной ткани, снаружи пищевод одет мышечным слоем. Перегородки пищеводной железы состоят из двух рядов клеток, разделенных тонким слоем соединительной ткани. Клетки высотой 25-30 мк, заполнены мелкими темными гранулами; овальное ядро размещается в базальной части клеток.

Слюнные железы в виде небольшой желтой массы лежат у верхнего конца пищеводной железы и образованы ветвистыми тубулами, выстланными железистыми клетками высотой I4-20 мк.

Пищевод цифомы (рис.3,е) расширяется в желудок - U- образную трубку, лежащую у левого края висцеральной массы, оба колена которой плотно соединены друг с другом. Левое заднее ко-

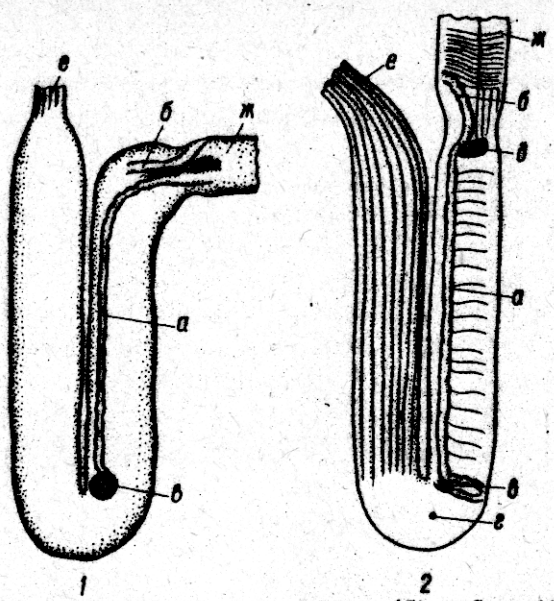

Рис. 3. Строение желудка - C.gibbosa (1) и C.pantherina (2)

лено немного короче правого переднего. В конце желудка заднее колено делает поворот под прямым углом внутрь пищеварительной железы, образуя небольшую перетяжку (рис. 3,д) и переходит в кишку (рис. 3,ж). Около изгиба желудка в левом колене имеется довольно широкое круглое отверстие (рис. 3,в), ведущее в небольшой карман с гладкими стенками, постепенно переходящий в проток пищеварительной железы (рис. 3,г). От кармана, по нижней части внутренней стенки заднего колена, идет высокая и широкая складка - большой тифлозоль (рис. 3,а), заходящая в кишку и там теряющаяся. В заднем конце желудка рядом с большим тифлозолем в кишку направляется вторая, более короткая, складка - малый тифлозоль (рис. 3,б), также теряющаяся в начале кишки. Стенки как переднего, так и заднего колена желудка, кроме тифлозолей, не имеют складок и внутренняя поверхность желудка выглядит гладкой. Гистологическое строение органов пищеварительной системы Cyphoma gibbosa представлено на рис. 4, где: а - клетки складок пищеводной железы, б - пищевода, в - желудка, г - средней части кишки, д - задней части кишки, е - пищеварительной железы; 1 - вакуоли, 2 - гранулярные клетки желудка, 3 - пищеварительные клетки, 4 - экскреторные клетки, 5 - секреторные клетки.

Желудок выстлан высокими узкими клетками размером 50-60 мк. Овальные ядра, размером 7-9 мк, лежат в базальной части клеток; цитоплазма имеет вакуолярный вид. В эпителии внутренней стенки переднего колена желудка в довольно большом количестве встречаются бокаловидные мукусные клетки.

Пищеварительная железа цифомы состоит из многочисленных слепых тубул, выстланных столбчатыми клетками высотой 40-60 мк. Цитоплазма клеток пищеварительной железы заполнена большим количеством округлых гранул размером 2 мк, слегка окрашивающихся гематоксилином и являющихся, по-видимому, белковыми; округлое

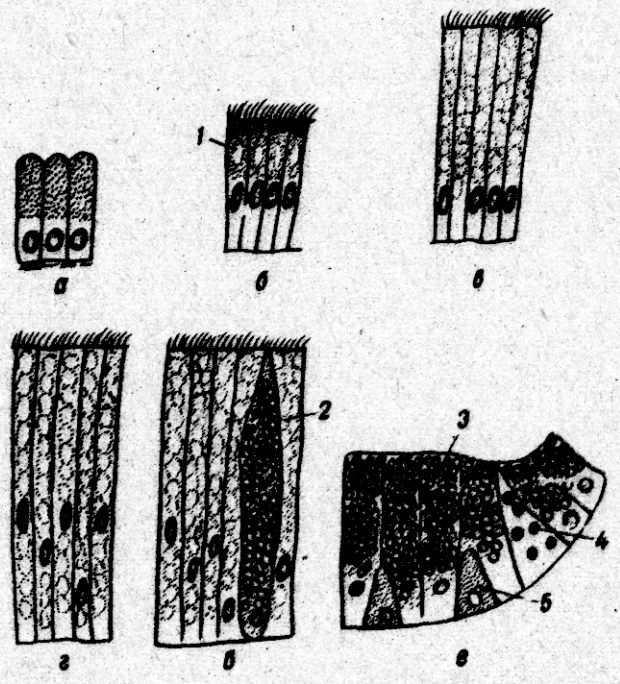

Рис. 4. Гистологическое строение органов пищеварительной системы Cyphoma gibbosa.

ядро лежит у базального конца клеток. Помимо этого основного типа клеток, представляющего пищеварительные клетки, в пищеварительной железе цифомы в небольшом количестве обнаруживаются более низкие треугольные клетки, заполненные желтоватыми свето-

преломляющими конкрециями, являющиеся экскреторными, и небольшие клетки, заполненные очень мелкими гранулами, интенсивно окрашивающимися гематоксилином. Этот третий тип клеток, возможно, представляет секреторные клетки, встречающиеся у хищных Stenoglossa /Fretter a.Graham, 1962; Shi-Kuei Wu, 1966/, которые содержат такие же мелкие, интенсивно окрашивающиеся гематоксилином, гранулы.

Кишка после выхода из желудка идет в виде прямой тонкой трубки, которая затем расширяется и, спирально закручиваясь, делает два оборота в противоположных направлениях, после чего снова сужается в узкую трубку, заканчивающуюся анусом. Стенки кишки C.gibbosa, как и стенки желудка, лишены складок, гладкие. Эпителий кишки состоит из очень высоких узких клеток высотой 70-90 мк. Ядра эпителиальных клеток кишки лежат в средней или в базальной части клеток и не образуют правильного ряда, как в эпителии пищевода и желудка. Цитоплазма эпителиальных клеток кишки имеет вакуолярный вид. В эпителии задней части кишки C.gibbosa в большом количестве встречаются бокаловидные клетки, заполненные округлыми гранулами размером до 2 мк, интенсивно окрашивающиеся оранжем *g*.

Анатомия и гистология пищеварительной системы Cypraea pantherina

В начале пищеварительного тракта C.pantherina, как и C. gibbosa, имеется короткий хоботок, продолжающийся в большую мышечную буккальную массу. Радула C.pantherina тенигглоссного типа и значительно отличается от радулы C.gibbosa. Она имеет один центральный, два латеральных и четыре маргинальных зуба. Центральный зуб с большим загнутым вниз средним зубцом и двумя более маленькими зубцами. Латеральные зубы широкие, также с тремя зубцами. Маргинальные зубы крепкие, крючковидные (см. рис. 2).

В начале пищевода имеется очень большая пищеводная железа коричневого цвета с многочисленными тесно расположенными пластинчатыми перегородками, свисающими над пищеводным каналом (рис. 5). Перегородки выстланы железистыми клетками высотой 20-30 мк, заполненными мелкими темными гранулами. За пищеводной железой пищевод тянется в виде довольно короткой трубки с продольными складками. Гистологическое строение органов пищеварительной системы Cypraea pantherina представлено на рис. 6, где: а - клетки складок пищеводной железы, б - пищевода, в -

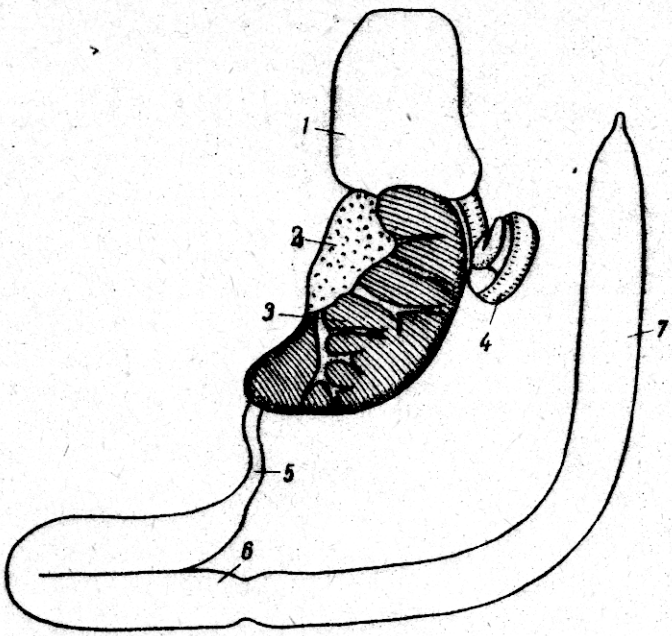

Рис. 5. Общий вид пищеварительной системы Cypraea pantherina: 1 - буккальная масса, 2 - слюнные железы, 3 - пищеводная железа, 4 - радула, 5 - пищевод, 6 - желудок, 7 - кишка.

переднего колена желудка, г - заднего колена желудка, д - складок кармана желудка, е - кишки, ж - слюнной железы, з - пищеварительной железы; 1 - мукусные клетки; 2 - пищеварительные клетки, 3 - экскреторные клетки. Эпителий пищевода высотой 30-40 мк, состоит из столбчатых ресничных бокаловидных мукусных клеток. Справа к пищеводной железе плотно прилегают большие желтые слюнные железы. Основным типом клеток слюнных желез C.pantherina являются клетки с большим количеством вакуолей, придающих цитоплазме сетчатый вид. Кроме них, в слюнных железах встречаются маленькие клетки с гомогенной, более интенсивно окрашивающейся цитоплазмой.

Желудок C.pantherina, так же, как и желудок C.gibbosa, имеет вид U-образной, немного более широкой трубки, в левое колено которой открывается пищевод, а правое колено продолжается в кишку. Стенка левого колена желудка образует многочислен-

ные складки, идущие в основном в продольном направлении. Вдоль внутренней боковой стенки правого колена тянется очень высокая складка - тифлозоль. Перпендикулярно тифлозолю идут маленькие поперечные складки. В средней части желудка, в месте

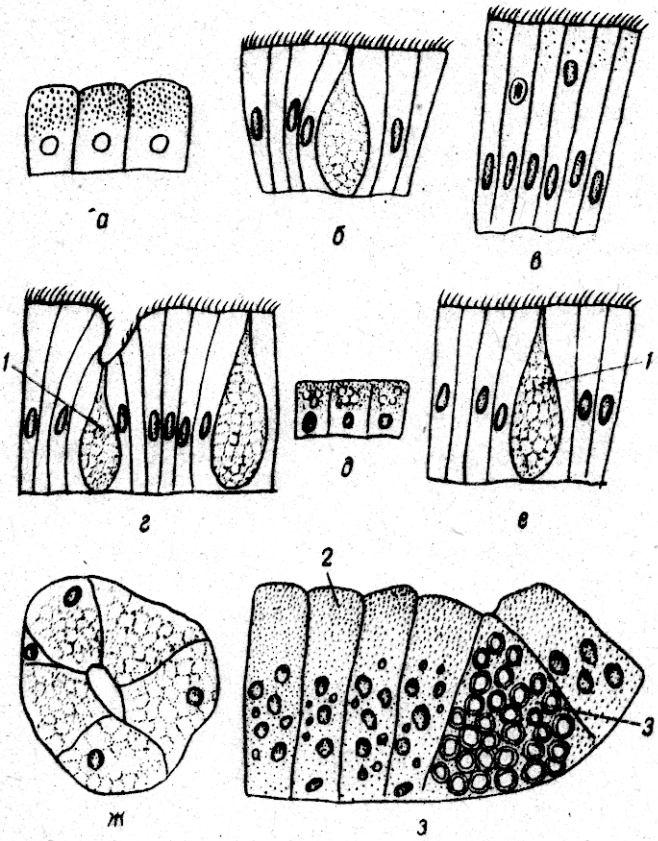

Рис. 6. Гистологическое строение органов пищеварительной системы Cypraea pantherina.

перегиба, тифлозоль поворачивает вниз и идет по дну желудка в поперечном направлении, где рядом с ним образуется вторая складка, а между ними - борозда (см. рис. 3). В передней части борозды имеется небольшое отверстие, ведущее в овальной формы карман, на боковых стенках которого располагается два ряда

листообразных, тесно сидящих складок. По дну кармана, между двумя рядами клеток, проходит неглубокая борозда с маленькими продольными складками, ведущая к отверстию протока пищеварительной железы, расположенному в заднем конце кармана. Отверстие второго протока пищеварительной железы, в отличие от первого, лежит в стороне от тифлозоля, непосредственно на стенке желудка. На границе между желудком и кишкой большой тифлозоль подходит к карманообразному углублению, от которого назад отходит вторая, довольно короткая складка, вскоре теряющаяся в кишке, - малый тифлозоль.

Эпителий складок левого колена желудка состоит из высоких узких клеток размером 50-60 мк. Ядра имеют овальную форму и располагаются в нижней части эпителиальных клеток; в цитоплазме содержатся мелкие темные гранулы и большие вакуоли со скоплениями таких гранул. Мукусные клетки эпителия переднего колена желудка встречаются в очень небольшом количестве. Стенки правого и левого колен желудка и тифлозоль выстланы одним и тем же столбчатым эпителием, но в эпителии правого колена встречается много мукусных клеток. Складки кармана желудка выстланы кубическими или слегка цилиндрическими клетками высотой 12-17 мк. Цитоплазма клеток заполнена мелкими гранулами и маленькими светлыми вакуолями.

Пищеварительная железа C.pantherina состоит из пищеварительных и экскреторных клеток. Экскреторные клетки пищеварительной железы C.pantherina напоминают таковые C.gibbosa, но встречаются в большем количестве и более крупных размеров. Заполняющие их светопреломляющие округлые гранулы также крупнее. Пищеварительные клетки пищеварительной железы C.pantherina и C. gibbosa несколько различаются по характеру включений. Если у C.gibbosa вся цитоплазма заполнена большим количеством округлых гранул, то у C.pantherina таких гранул значительно меньше и они концентрируются в средней и нижней частях клеток; размер гранул C.pantherina колеблется от 1 до 3 мк; в верхней части клеток содержатся очень мелкие гранулы. Секреторные клетки в пищеварительной железе C.pantherina отсутствуют.

Короткая кишка C.pantherina не делает спиральных оборотов, как у C.gibbosa, и идет в виде довольно широкой прямой трубки. Внутри кишки проходят продольные складки, выстланные цилиндрическим эпителием высотой 40-50 мк, содержащим большое количество бокаловидных мукусных клеток.

Анатомия и гистология пищеварительной системы Cypraea annulus

В отличие от C.pantherina , раковина которой достигает 7-8 см, C.annulus имеет маленькие размеры - 2-2,5 см, приближающиеся к размерам цифомы. Анатомия пищеварительной системы C.annulus в основном сходна с таковой C.pantherina и отличается от нее только в небольших деталях (рис. 7). У C.annulus также имеется короткий хоботок. Радула тениглоссного типа. Пищеводная железа желтого цвета, с пластинчатыми складками. Желудок U-образный; в левом его колене стенка образует многочисленные продольные складки, в правом имеется большой и малый тифлозоли. Карман желудка с двумя рядами листообразных складок, в конце его находится отверстие протока пищеварительной железы; отверстие второго протока пищеварительной железы лежит в стороне от кармана. Кишка короткая и прямая. Гистологическое строение пищеварительной системы C.annulus сходно с таковым C.pantherina.

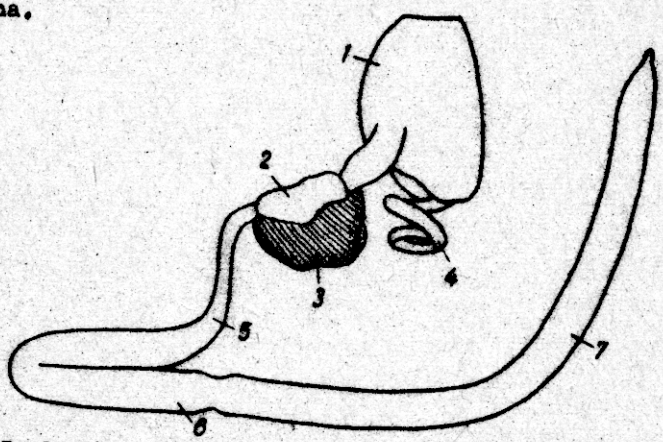

Рис. 7. Общий вид пищеварительной системы C.annulus. Обозначения те же, что на рис. 5.

Обсуждение полученных данных

C.gibbosa , с одной стороны, и C.pantherina и C.annulus , с другой, имея близкое систематическое положение, имеют также ряд общих черт в строении пищеварительной системы. Пищевод этих моллюсков образует большую пищеводную железу с пластинчатыми перегородками. Желудок представлен U-образной труб-

кой с двумя, близко расположенными коленами; в средней части желудка имеется карман, в конце которого лежит отверстие протока пищеварительной железы; в заднем колене от кармана к кишке направляется большая складка - большой тифлозоль, в этой же части желудка имеется и малый тифлозоль.

Наряду с общими чертами, в строении пищеварительной системы этих моллюсков наблюдаются некоторые различия. Желудок Cyphoma характеризуется упрощением по сравнению с желудком Cypraea. Стенки обоих колен желудка Cyphoma, за исключением тифлозолей, лишены складок; в кармане желудка отсутствуют листовидные складки; в заднем конце желудка нет карманообразного углубления, к которому у Cypraea подходит большой тифлозоль.

Тенденция к упрощению желудка в эволюции брюхоногих моллюсков наблюдается при переходе от растительноядных (Taeniglossa) к хищным (Stenoglossa) (Fretter a. Graham, 1962). Такая же тенденция, по-видимому, наблюдается также в пределах подотряда Taeniglossa, и упрощение строения желудка C. gibbosa объясняется животным характером пищи этих моллюсков.

Однако кишка, обычно более короткая у хищных моллюсков по сравнению с растительноядными формами, у Cyphoma является чрезвычайно длинной и делает несколько спиральных оборотов. Такое удлинение кишки, вероятно, связано со своеобразным пищевым рационом C.gibbosa: вместе с мягкими частями горгоновых кораллов они заглатывают большое количество непригодных в пищу известковых спикул, которые скапливаются в удлиненной кишке, и здесь в какой-то степени наблюдается аналогия с животными - глотальщиками, кишечник которых также характеризуется удлинением. Отсутствие в кишке, как и в желудке C.gibbosa, складок является, по-видимому, приспособлением к заглатыванию спикул горгонарий, так как гладкая стенка меньше травмируется грубыми и острыми спикулами, чем складчатая. Предохраняет стенки пищеварительного тракта от ранения грубыми спикулами также слизь, заглатываемая вместе с горгонариями и выделяемая мукусными клетками.

Различия в питании цифомы и ципреи сказываются и на гистологическом строении их пищеварительной железы. Так, пищеварительная железа C.pantherina и C.annulus имеет большое количество экскреторных клеток; в пищеварительной железе C.gibbosa

их значительно меньше. У C.gibbosa пищеварительные клетки железы заполнены большим количеством белковых гранул, чем напоминают пищеварительные клетки хищных Stenoglossa. У растительноядных C.pantherina и C.annulus пищеварительные клетки содержат меньшее количество белковых гранул, характеризующихся разнообразными размерами. Белковые гранулы являются, по-видимому, основным запасным питательным материалом хищных моллюсков, тогда как у растительноядных моллюсков эта роль, вероятно, принадлежит углеводам и жирам, которые на гистологических препаратах не выявляются. Помимо двух типов клеток, свойственных как Cypraea, так и Cyphoma, в пищеварительной железе C.gibbosa обнаруживается третий тип клеток, сходный с секреторными клетками пищеварительной железы хищных Stenoglossa (Fretter a. Graham, 1962; Shi-Kuei Wu, 1966).

Радула растительноядных C.pantherina и питающихся горгоновыми кораллами C.annulus осуществляет одинаковую функцию - скобление: в одном случае водорослей с твердых предметов, в другом - поверхность горгоновых кораллов. Однако радула Cyphoma характеризуется более примитивным типом строения - рипидоглоссным, тогда как Cypraea имеют радулу тениглоссного типа, присущую более высоко организованным моллюскам.

Рассматривая филогенетические взаимоотношения внутри трибы Cypreacea, Кей (Kay, 1960) считает растительноядных Cypraea наиболее примитивными формами, а других представителей этой трибы, в том числе и сем. Ovulidae, более специализированными. Сравнивая строение пищеварительной системы Cyphoma и Cypraea, можно придти к выводу, что эволюция этих моллюсков шла разными путями. Cyphoma, приспособившись к питанию горгоновыми кораллами, сохранили более примитивное, чем у Cypraea, строение радулы, что, вероятно, связано с процессом скобления кораллов, и удлиненную кишку, в связи с заглатыванием большого количества известковых спикул. С другой стороны, у Cyphoma произошло упрощение строения желудка и появились некоторые изменения в гистологии пищеварительной железы, свойственные высшим хищным Stenoglossa: слабое развитие экскреторных клеток, появление секторных и накопление в пищеварительных клетках большого количества белковых гранул.

ЛИТЕРАТУРА

Abbot M. American seashells. N.-Y., 1963.
Fretter V. Some observacion the British cypraeids.- Proc. Malac. Soc. London, 29, 1951.

Fretter V. a. Graham A. British prosobranch molluscs - their functional anatomy and ecology, 1962.
Kay A. The functional morphology of Cypraea caputserpentis L. and interpretetion of the relationships among the Cypraeacea .-Int. Revue ges. Hydrobiol., 45, 2.
Risbec J. Anatomie des Cypraeidae. - Archiv Mus. Paris, 14, 75, 1937.
Shi-Kuei Wu. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods Drupa ricina and Morula granulata. -Malacologia, 3, 2, 1966.

ОСЕДАНИЕ И МЕТАМОРФОЗ ЛИЧИНОК МОЛЛЮСКА-КАМНЕТОЧЦА PHOLAS DAKTYLUS L I N N E

Г.А.Киселева

Фоласы - обитатели прибрежных скал, сложенных из песчаников, известняков, глинистых сланцев. Моллюски, вбуравливаясь в бетонные сооружения, мрамор, гнейсы, могут разрушать породу намного тверже своих раковин[x]. Тем не менее фоласы были найдены также и в мягких грунтах (Turner, 1954). В.Н.Никитин (1951) отмечал, что плотность поселения черноморских фоласов в мягких мергелистых породах может достигать очень больших величин - до 2500 живых моллюсков на $м^2$, а интенсивность работы настолько значительна, что может обуславливать быстрое размывание источенной породы, понижая грунт на 3-4 см в год. Мы находили личинок в плотном глинистом иле Севастопольской бухты в районе Инкермана, в устье реки Черной, у самого уреза воды.

При размножении фоласы, как и большинство двустворчатых моллюсков, выметывают половые продукты в воду. Яйца черноморских Pholas dactylus достигают 50 μ (Захваткина, 1959). Велигер Ph.dactylus описан Кэндлером (Kändler, 1926), Рисом (Rees, 1950) и К.А.Захваткиной (1959). Данных о поведении личинок в период выбора субстрата, подходящего для оседания и окончания метаморфоза, нет.

---

[x] Справочник по экологии морских двустворок, 1966.