

MAJOROS, G.:

A Stylommatophorák ivarszervének működéséről - On function of the stylommatophorean genital organs

ABSTRACT: This article discusses the morphological features of the hermaphroditic genital organs of Stylommatophora. Filogenetic development of hermaphroditism for Pulmonata is briefly sketched. Mainly based on the literature the author details the functional significance of different parts of the genital organs.

A puhatestűek osztályai közül kétségtelenül a csigák rendelkeznek a legbonyolultabb ivarszervekkel és ennek megfelelően ivari folyamataik komplikáltabbak a többi osztály képviselőihez viszonyítva. Ezzel összhangban a legnagyobb életteret foglalják el és a legváltozatosabb biotópokat foglalják el a puhatestűek közül. A szaporodási funkciók változatlansága, előfeltétele és oka is a széleskörű elterjedtségnek s ezért nem csoda, ha az egyes Gastropoda családok anatómiai felépítése egyszer azonos ősi forma eltérő irányú fejlődését, másszor különböző eredetű szervek hasonló célra való átalakulását tükrözi, azaz a divergencia és a konvergencia jelensége az evolúció folyamán többször is megismétlődik. Például a himnós jelleg fellép a Prosobranchia, az Opisthobranchia és a Pulmonata csoportokban is, ugyanakkor ezen csoport tagjainak ivarszervei mind ontogenezisükben, mind anatómiai felépítésükben különböznek egymástól. Ez nehézzé teszi az ivarszervek egyes elemi működésének megértését. Mivel nem homológ szervek, nem lehet automatikusan analógiát feltételezni egyik csoport szerveinek vizsgálatával a másikra. Meg kell találni a közös vonásokat az eltérő filogenezisű, de konvergenciát mutató csoportok ivarszerveinek felépítésében és működésében, hogy a szaporodás szempontjából lényeges folyamatokat felismerjük. Ezek a vizsgálatok tisztázzák, melyek az ivarszervek ősi, "essenciális" és később szerzett "járulékos" elemei, amely utóbbiak megjelenése nagyon eltérő az egyes csoportokban.

Az alábbiakban saját tapasztalataim és irodalmi adatok felhasználásával összefoglalóan vázolom a legelterjedtebb hazai csiga rend képviselői, a Stylommatophorák ivarszervének működését. Nem térek ki a szaporodással kapcsolatos viselkedésformákra, nem foglalkozom az embrionális fejlődés szakaszaival és nem részletezem az ivarszervek szövettani, finomabb szerkezetét sem. Törekvésem az, hogy a malakológiával foglalkozó, magyar szakemberek számára általános képet rajzoljak a nyellesszemű tudóscsigák ivarkészülékének

felépítéséről és egyes részeinek funkcióiról, remélve, hogy ezzel elősegítem mind a rendszertani célú boncolások eredményeinek tökéletesebb interpretálását, mind a csigaszaporítási metódusok okszerű kifejlesztését.

Mivel a nyellesszemű tudóscsigák ivarszerve egyike a legbonyolultabb csiga ivarszerveknek, az alábbiakban - először - röviden vázolom evolúciójukat és ősi részeik alapvető működését.

A hermafrodita ivarszerv kialakulása és működése

A primitív puhatestűekre - és így az ősi csigákra is - a váltivarúság jellemző. Vagy megszületésüktől kezdve him- és nőivarú állatokként fejlődnek, vagy a himivarú állatokból egyedfejlődésük során nőivarúak lesznek, amelyek fiatalabb társaikkal párosodnak. Ez az utóbbi jelenség az úgynevezett protandria. Több Prosobranchia családban megtalálható /pl. Calyptraeidae/.

Minden váltivarú csigában egyetlen gonád van, s ez a gonád vagy csak azonos nemű ivarsejtet, vagy szukcedán működésével eltérő nemű ivarsejtet termel. A him ivarszerv a gonádból és az ivarterméket elvezető és a partnerbe jutató, többnyire egyszerű vezetékből áll /1. ábra/. A női ivarszerv ennél bonyolultabb, mert a gonádon és az ivartermék vezető csőrendszeren kívül két kiöblösödése is van: a bursa copulatrix és a spermatheca /2. ábra/. Ezt a két szervet az egyes szerzők az egyes csigacsoportokban eltérően nevezik, mert funkciójuk jelentősen módosulhat. En funkcionális anatómiai értelemben használok e fogalmakat, függetlenül a kiöblösödések eredetére és az ivarvezetéken való elhelyeződésére.

A bursa copulatrix /párzótáska, seminal vesicle/ az ivarszervnek azt a helyét jelenti, ahová a párosodás alkalmával a partnerből származó spermium összegyűlik és ott legnagyobb része előbb-utóbb megemésztődik majd felszívódik. A párosodás alkalmával mindig fölös mennyiségű spermátömeg kerül ki a donorból a recipiensbe s e fölöd mennyiséget a saját testanyagainak gyarapítására használja fel a befogadó állat. Esetenként a bursa copulatrix hiányozhat /MORTON, 1979/, vagy működése rövid ideig tartó spermatárolásra módosul /Basommatophora: DUNCAN, 1958. cit. in: MORTON, 1979/. Elsődlegesen - s így van ez a tudóscsigák többségében is - olyan szerv, amely mind az idegen, mind a folyamatosan termelődő saját, párosodásra el nem használt sejtek megsemmisítésére szolgál. Esetenként a tartálya több szakaszra osztott /Cochlicella/, amelynek jelentőségét nem ismerjük.

Vele ellentétes funkciója van a tartós allospermium /idegen spermium/ tárolására való spermathecának, amely mindig nagyon kicsi szerv, szemben a sokszor hatalmasan fejlett bursa copulatrix-szal, és benne extracelluláris enzimatisus folyamatok nem zajlanak. A spermatheca /receptaculum seminis/, valamilyen formában mindig megtalálható a petesejtet termelő egyedekben és ha mindkét tárgyalt

szerv jelen van, a bursa copulatrix-nál mindig közelebb esik a himnősmirigyhez. A malakológiai szakirodalomban nem kis zavart okoz, hogy a spermatheca és receptaculum seminis nevet gyakran használják a bursa copulatrix megjelölésére is, pusztán hagyománytiszteltből /cf.: MILLER, 1982; HOFFMANN, 1987; IETCALF, 1983; illetve KILLAS, 1985; GROSSU, 1981, 1983/.

A női ivarszervnek ezen kívül tartozéka egy ún. fehérmirigy is /glandula albuminifera/ amelyiknek váladéka a megtermékenyülés után bevonja és ezzel tápanyaggal látja el a petesejtet. Leggyakrabban a spermatheca közelében helyezkedik el /3., 5. ábra/, ritkábban a bursa copulatrix alatt /2. ábra/, olykor azonban elkülönült mirigy formájában nem létezik, hanem a petevezeték hámja végzi el a feladatát. Ezért szorosabb értelemben véve járulékos szerv, amit az is mutat, hogy hasonló funkcióju mirigyből több is lehet az ivarvezetéken, /lásd alább/, s önálló mirigyként létező, benne ivarsejtek nem haladnak. Ezért tulajdonképpen az általános ivarvezeték rendszerbe nem tartozik bele.

A női ivaru egyedekben lehet egy ivarnyílás /monotrematikus, pl. Aciculidae/, vagy kettő /ditrematikus, pl. Neritidae/. Az utóbbi esetben az egyik nyílás a spermiumok bejuttatására, a másik a megtermékenyített petesejt kijuttatására szolgál /3. ábra/.

A hímős ivarmirigy /glandula hermaphroditica/ kialakulása úgy képzelhető el, hogy az egyetlen ivarmirigy megtartja mindkét ivarsejtet termelő képességét. Korábban úgy vélték, hogy a hermaphrodit ivarszerv két eltérő gonád és a metazoa összeolvadásából keletkezett /SOLEM, 1976/. Ez az elképzelés azonban nagyon valószínűtlen, mert az ősi csigákban mindig csak egy gonád van, mindig csak egyetlen ivarvezeték fejlődik hozzá és a himnősmirigy evolúciója során csak meglehetősen ritka, fejlett jelenség a petesejt és himivarsejt termelő részek elkülönülése /Cmalogyra/, amelyet két gonádnak foghatnánk fel. Ezeket azonban mindig közös ivarvezeték kapcsolja össze /VISSER, 1981/.

Ennek elfogadásával, származási szempontból, a tudóscsigák váltivarú előkopoltyús csigákból vezethetők le azért, hogy a váltivarú, kifejezett ivarszervvel rendelkező egyedek mindkét ivarsejtet termelni keztek. A váltakozó ivari működésre is van példa a csigák között /Valvata: MORTON, 1979/.

Mivel a terminális ivarszakszerek az állószemű tudóscsigákban ektodermális eredetűek, a nyelészemleikben pedig mezodermális eredetűek, a Prosobranchiák ivarszerv fejlődésének ismeretében a Basommatophorák himjellegű Prosobranchia csigákból származtathatók, a Stylomatophorák pedig nőivarú Prosobranchiákból, vagyis a két "Pulmonata" csoport párhuzamos fejlődésű, nem pedig egymás leszármazottai /VISSER, 1981/.

A himnős ivarszerv felépítését a legáttekinthetőbben az Opisthobranchia rendbe tartozó Archidoris példázza /MORTON, 1979/. Bár evolúciósan fejlett csiga, mégis egyszerű formáját hordozza az ivarszervnek /4. ábra/. Az egyszerűsített rajzon a vezetékeket egymástól jól elkülönítve ábrázoltam. A példa közös ivarnyílású ivarszervet mutat be, de a him és a női szakasznak lehet külön ivarnyílása, sőt előfordul, hogy a spermiumok a testüregben keresztül /Alderia: MORTON, 1979/, vagy a bursa tartályának átfurásával /Limapontia: GASCOIGNE, 1956. cit: MORTON, 1979/ jutnak a bursa copulatrixba. Az ilyen bonyolult termékenyítési folyamatok csak a tengeri Opisthobranchiákra jellemzőek.

A himnős ivarszerv alapvető működése teljesen analóg a váltivarú ivarszervek működésével. A hermafrodita gonád soha sem egyszerre, hanem mindig felváltva juttat eltérő ivaru szaporítósejteket az ivarvezetékbe, ahol azok vagy megsemmisülve felszívódnak, vagy spermacsomag, illetve megtermékenyített pete formájában elhagyják az állat testét. E tekintetben tehát teljesen közömbös a glandula hermaphroditiva-tól disztálisan eső vezetékek felépítésének jellege, például összeolvadtságuk vagy elkülönültségük.

A Stylommatophorák ivarszervének általános felépítése csak annyiban tér el a hermafrodita ivarszerv általános felépítésétől, hogy a him és a női vezeték a spermatheca utáni szakaszon válik szét egymástól és nincs külön vezetéke az idegen spermának, hanem mind az allospermium, mind a petesejt /oocytá/ a női vezetéken közlekedik /5. ábra/.

A Stylommatophorák ivarszervének felépítése és működése

A nyellesszemű tüdőcsigák ivarszervének felépítését a 6. ábra mutatja be. A folyamatos vonallal ábrázolt részek minden Stylommatophora csoportban megtalálhatók, a szaggatott vonallal rajzolt részek csak egyesekben.

A himnősmirigy acinusai mindkét ivaru csirahámot tartalmaznak, azaz minden acinusban termelődik spermium és oocytá is. A himivarsejt termelés a csiga aktív időszaka alatt gyakorlatilag folytonos, csak a peterakás ideje alkalmával szünetel. Hibernáció vagy esztiváció alkalmával az ivarsejt termelés megáll, de érett spermiumok mindig vannak a himnősmirigyben /LIND, 1973/.

A himnősvezeték /ductus hermaphroditicus/ szűk keresztmetszetű csőként indul a himnősmirigyből, majd átmérője egyre tágul. Benne mindig inaktív, össze-vissza elrendeződő spermiumok találhatók, mivel e szerv ondótárolásra szolgál. Csak párosodáskor és peterakás előtt ürül ki belőle a spermium. Linél teltebb a himnősvezeték, lefutása annál kényesebb. Külös savóshátya tokja nem engedi meg hogy megnyuljon, de a tokon belül a kanyarulatok száma és ezzel a befogadható ondó mennyisége nő. Oldalirányú kiöblösödések nincsenek rajta, miként a Basommatophorák him-

nősvezetékén. A himnősvezeték disztális vége hirtelen elkeskenyedik s ebben a rövid szakaszban nincsenek spermiumok. A cső keresztmetszete viszont rozetta alakú, amely lehetővé teszi, hogy a vezeték kitáguljon, amikor ezen a szakaszán sperma vagy petesejt halad keresztül.

A himnősvezeték vége egy kis vakzsákba torkollik, amelyet az angol szakirodalom fertilization pouch-nak, vagy fertilization chamber-nek, a német Befruchtungstasche-nek nevez. Általánosan elfogadott magyar neve nincsen, ezért a megtermékenyítési kamrát vagy fogamzási zsákot javasolom elnevezésére. E kamra környékének térbeli rajzát a 7. ábra mutatja. A megtermékenyítési kamra alakja ellapított keresztmetszetű cső. Vakon végződő vége kissé kiöblösödik, nyitott vége viszont rendkívül elszűkül. A himnősvezeték nyílása papillaszerűen bedomborodva nyílik bele a kamrába, annak szűk szakaszán. A peterakás alkalmával a kamra vak végében gyűlik össze a petesejt és itt termékenyül meg /KILLIAS, 1985/.

A fogamzási zsákból elvezető vékony csőbe néhány hámsejt átmérőjű csővecskék nyílnak. Ezek a spermatheca zsákok nyílásai. A Stylommatophorák spermathecai egyszerű vagy elágazódó, csőalakú vakzsákok. Számuk minden bizonynyal a fajra jellemző. A himnősvezeték a spermatheca zsákok között kanyarogva éri el a fogamzási zsákot. A spermatheca a már egyszer pározott csigákban mindig allospermiummal telt. A himivarsejtek feji vége a spermatheca belhámjához fekszik és csak egyetlen rétegben sorakozik a hám mentén. Ennek következtében a spermiumok farki vége párhuzamosan rendeződik a zsák lumenében és hullámos lefutásuk miatt az ostorok a harántcsikolt izom fénymikroszkópos képéhez hasonló fénytörési rajzolatot alakítanak ki. A sajátos elrendeződés kísértetiesen emlékeztet az emlősök heréjében lévő Sertoli-sejtekben elhelyezkedő spermiumok elrendezésére, amely arra utalhat, hogy a hámból a spermiumok táplálkozhatnak. Erre eddig kísérletes bizonyíték nincs.

A spermathecat és a fogamzási zsákot kötőszövetes burok vonja be a himnősvezeték hajtű alakuan görbült végével együtt, de a fogamzási zsákból kilépő vezeték már a fehérmirigyben halad. A fehérmirigy belső vezetékek nélküli szövete két telepből kezd fejlődni az ontogenezis során, és bár később e telepek összeolvadva egyetlen mirigyet alkotnak, két, szövethasadással létrejött kamrába gyűlik össze a higanfolyós mirigyváladék. A fehérmirigykamrák nevezhető uregek kétoldaltól kísérik a mirigyben haladó ivarvezetékét, majd előbb az egyik, majd a másik egyesül vele. Az egyesült ureg alján fut ezután az ivarvezeték, hámmal bélelt árok formájában. A megtermékenyített petére itt rakódik rá a tápláló fehérjeréteg, s ettől olyan nagy lesz, hogy nem fér már be a keskeny árokba. A két fehérmirigykamra közötti válaszfalnak az ivarvezeték melletti

sávja nem tűnik el, hanem beemelkedő sövény formájában két árokra osztja az egyesült üregrendszer alját: abban az árokban, amely egyenes folytatása a fogamzási zsákból jövő vezetéknek, a saját spermiumok passzálódnak, - s ez mindig szűk vajat marad - a másik árokban a petesejtek "görögnek" az uterusmirigyek régiója felé, s ez a vajat fokozat nélkül megy át az ivarvezeték hirtelen kitáguló női szakaszába. Ez utóbbi árokban közlekednek az idegen spermiumok is a spermatheca felé /7. ábra/.

A közös ivarvezeték ezután igen tágulékony, mirigyesfalu csőben folytatódik, a spermoviduktban. A spermovidukt fala erősen redőzött, hogy a benne haladó, és a csőfal ugynevezett uterusmirigyének váladékától egyre nagyobbodó petegolyócskák szabadon sodródhassanak a kitágult vezetékben az ivarnyílás felé. A peték mozgását izomperisztaltika és csillómozgás keltette áramlás végzi. Sokszor uterusnak /pars uterica/ is nevezik a spermovidukt tágulékony szakaszát /SOOS, 1959./. Ez az elnevezés tökéletesen fedi a szerv funkcióját, de tudnunk kell azt, hogy ürege anatómiailag egységes a spermaszállító vezeték üregével. A falában hosszanti árkokcska húzódik a saját sperma párosodás alkalmával történő szállítására. A spermaszállító árok egész hosszában a prostatamirigyeknek nevezett szövetbe mélyül, /pars prostatica/ és két szegélyét egy kevésbé, és egy jobban kiemelkedő redő kíséri. A redők szegélye izmolt. A spermaszállító árokra ráhajlik a pars uterica vastag fala, amely ezen a részen harántizmokat tartalmaz. A spermapasszázs alkalmával a redők és a fal izma úgy húzza össze a mirigyes vezeték eme szakaszát, hogy az árok csővé zárul /LIND, 1973./.

A spermovidukt tágas szakaszában a petére nagy víztartalmu nyálkás anyag, s végül a meszes vagy fehérjemembrános petehéj rakódik rá. E szakasz mirigyeit azért a legkülönbéltbben nevezik tényleges terméküknek vagy anatómiai helyzetüknek megfelelően: héjmirigyek, nyálmirigyek, uterusmirigyek stb.

Bár az ivarterékek valójában elkülönülten haladnak ezen a szakaszon, a himivarsejt szállító vezeték csak a tágas spermovidukt alsó szakaszán válik önállóvá és pedig egyszerűen úgy, hogy a spermaárok kísérő redők egyesülve egymással csővé fűzik azt le. Az ezután ondóvezetőnek - vas deferens - nevezett önálló himvezeték közvetlenül a penisbe fut. A penis funkcionálisan egymáshoz kötött csőszakaszoknak tekinthető, s ennek megfelelően táskarádó-antennához hasonló elven nyulik ki és húzódik vissza. Működését izmok és intercelluláris szövetnedvek mozgása teszi lehetővé.

A penis és az ondóvezető csatlakozásánál majdnem mindig van valamilyen elhatárolható, közbeiktatott vezetékszakasz. Ezt epiphallus-nak nevezzük. Párosodás alkalmával itt gyűlik össze az ejakulálendő sperma és ezért mindig tágulékony: öblös vagy kanyargós. Léha a penis proximális végé veszi át ezt a feladatot /Limax/.

Sok tüdőscsigában az epiphallus fala me keményedő fehérje-váladékot szecernál, amely tok alakjában körülveszi az epiphallusban felgyülemlő spermát. Ez a tok a spermatofor. Alakja

nagyon változatos lehet az epiphallus belső nyálkahártyare-dőinek hü öntvényét adva. Általában hosszaanti hengeres, felü-letén mindig vannak bordák vagy tüskék. Ezek az átadott sper-matofor egyirányu haladását biztosítják a párosodás alkalmá-val, mert a hátrafelé hajló kiemelkedések, beleakadva a hü-vely nyálkahártyájába, csak előre engedik elmozdulni a sper-matofort.

Az onáóvezetőnek a közös szakaszból történő kiválása után a petét vezető tágas cső, amelyet ezután petevezetéknek illet-ve oviductusnak nevezünk, a fala leegyszerűsödik és nem tar-talmaz mirigyeket. Lumene fokozatosan összeszűkül és ferdén betorkollik egy még tágasabb vezetékbe, a hüvelybe vagy hü-velynyílvarba. A hüvely disztális vége egyesül a penis nyílá-sával, tehát a Stylommatophorák ivarnyílása monotrematikus.

A hüvely felső, proximális végének egyenletes folytatása az a tágas vezeték, amelyik a párzótáskába vezet. A bursa copulatrix eme vezetékét a bursa nyelének - "bursa stalk"-is nevezik. A bursa jelentőségét a csiga ivarszerv általános felépítését bemutató részben tárgyaltam.

A fenti ivarszerv-részletek minden Stylommatophorában meg-találhatók, olyan kisebb-nagyobb módosulásokkal mint pl. az elkülönülő prosztatamirigy /Oxyloma/, vagy a penis elcsökevé-nyesedése /Arion/.

A rend egyes fajai ezeken felül sokféle járulékos szervet fejlesztettek ki. Ezeknek csak részben ismerjük a működését.

A him ivarszekasz legfeltűnőbb függeléke az ostor. Ez a legspecializáltabb családok képviselőiben van meg, de ezeknek sem minden fajtájában. Az ostor - flagellum - az epiphallus-hoz kapcsolódó, vakon végződő csővezeték. Azokban a fajokban fejlett, amelyeknek bursa copulatrixa gyors spermiolizisre képes. Ezekben a csigákban az epiphallusban, a párosodás al-kalmával képződött spermatofor egyik végéhez kapcsolódik az ostorban termelődött - szintén fehérjebáladékból szilárdult - hosszú, rugalmas cső. A cső hosszában nyitott, mert az ostor üregében egy redő húzódik hosszában végig, megszakítva a cső-képző mirigyhám folytonosságát. A párzáskor az állat a sper-matofornak a spermát tartalmazó disztális végét a társának a hüvelyébe helyezi s azt a partner izommozgással "beszipantja" a bursa copulatrix nyelébe, majd tartályába. A spermatofor tok-jából kiinduló, hosszában hasított és a végén is nyitott cső, amely az ostorban termelődött és onnan húzódik ki, általában kicsivel hosszabb, mint a bursa copulatrix nyele. Ezért a vége belóg a vagina üregébe még akkor is, amikor már a spermatofor eleje a bursa tartályába jutott. Ezen a csövön keresztül a leg-élénkebben mozgó spermiumok kiszabadulnak a párzótáska nyeléből, s míg bennrekedt társaik a spermatofor minden részével együtt elfolyósodnak a párzótáska tartályában, ezek a pete-vezeték szűk nyílásán keresztül behatolnak az ivarszerv női sza-kaszába. Az itt vézolt folyamat a Helix-fajokra jellemző. Ter-mészetesen, spermatofor ostor nélkül is képzódhet /Ucaulilla, Limax/ s olykor nem védi spermatofor az átadott spermát /Succi-neidae, Limax/. Ez utóbbi esetben a párosodási idő hosszú és bár a bursa copulatrix megemésztí a spermiumok többségét, a szakaszos spermaátadás esélyt teremt a spermiumoknak a női i-varutakba jutására is.

A him vezetékszakaszok függeléke lehet még a penis burkának üregébe nyúló felső /Deroceras/, és alsó penismirigy vagy appendix /Pupilla, Vallonia, Ena, Euconulus, Xeropicta, Euomphalia stb./. Ez utóbbinak is lehet elkülönült függeléke /Pupilla, Sagda, Semilimax/. Funkciójukról csak sejtéseink vannak, miként az ostor melletti függelék szerepéről is. Ez utóbbi szerv tüskés oldalnyulványt ragaszt a spermatofor tokjára /Sagdidae: GOODFRIEND, 1986./. Maga a penis is sokféleképpen módosulhat. Kiölthető vezetékszakaszai sokasodhatnak /Helix/ vagy eltűnhetnek /Limax, Vitrina/. Belsejében egyszer porcos gyűrű /Sagda/ másszor egy vagy több izmos "ingerlő szerv", a sarcobelum lehet /Deroceras, Vitrea, Semilimax/. A sarcobelummal több Stylomatophora családban találkozhatunk. Ez általában magányos /Deroceras/, vagy ritkán csoportos /Vitrea/ izompapilla. A csúcán mésztüskék /Streptostele, Phrixolestes: TOMPA, 1980./, vagy mészlapocskák /Lytopenelte: GROSSU, 1983./ fejlődhet. Ezek a mészképződmények nem válnak le a párosodáskor a papilláról, ellenében a női ivarszakaszok egyes mészképződményeivel.

A női ivarutak legáltalánosabban ismert függeléke a nyilzacskó. Lehet páros vagy páratlan szerv is. Közvetlenül a közös ivarnyílás mögött van a nyílása s benne mészből képződő hegyes pálcák vannak, olykor szaruszerű bolyhokkal borítva /Trichotoxon: FILSBERG, 1919.cit: in TOMPA, 1980./. A sokféleképpen nevezett mészképződmények, a nyilak, legalább nyolc, egymással nem szoros rokonságban lévő tudóscsiga családban megtalálhatók, de azoknak nem minden fájában /TOMPA, 1980./. Van olyan nyíl, amelyik párosodás alkalmával a partner testébe jut miután kiszakadt a nyilzacskóból /Helicidae, Bradybaenidae/, de van olyan is, amelyik az állathoz van növe és párosodás után visszahúzódik a nyilzáskba, miután a partner testét megbökte vele az állat /Philomycus/. Az utóbbi nyíl a csiga egész életén keresztül növekszik, az előbbi típusú képződéséhez napok kellenek. Az állandó nyilból mindig csak egy található a csigában, az ellökődött nyilból lehet egy, kettő vagy nyolcnál is több egyszerre, és van olyan csiga is, amelyikben vagy hetven apró mésztüske található a nyilzacskóban /Anisotoxon: van GOTHEN, 1977.cit: in TOMPA, 1980./. Olykor a nyilon olyan kitines végű izompapillát értenek, amely a nyilzacskónak megfelelő helyen lévő zsákban helyeződik, tehát nem a penishez kapcsolt szerv /Vitrinidae/. Mivel a papilla kiölthető vége kissé horgas, feltételezték, hogy a párosodó egyedek egymáshoz rögzítésére szolgál /SOOS, 1959/, azonban valószínűbb, hogy a mögötte lévő mirigyek váladékának injektálójá /Semilimax: TOMPA, 1980./. Az ilyen nyileket tartalmazó nyilzáskoknak lehet mirigyes függeléke is /Cochlicella/.

Az utóbbi évek kutatásai a Helixeken bizonyították, hogy a nyilak nem a partner párosodási viselkedését stimulálják, hanem valamilyen anyagot juttatnak bele a partnerbe /CHUNG, 1986./. A feltételezések szerint, fiziológiai folyamatot elindító anyagok nem feromon típusú vegyületek, mert nem az egyedek kölcsönös párosára való hajlamosságot befolyásolják. Ugyanis bebizonyított tény, hogy a párosodó állatok viselkedésére gátlólag hat a nyállal történő sebzés /LIND, 1976., CHUNG, 1987./.

Elképzelhető, hogy a nyilakban lévő hormontermészetű anyagok az ovulációt vagy a spermatheca kiürülését váltják ki, esetleg a bursa copulatrix működését gátolják. Mindenesetre párosodási viselkedést képesek önmagukban indukálni, pusztán mesterseges injekálásukkal, partner hiányában is /CHUNG, 1986./ Az adatok arra utalnak, hogy a nyilközevetítette anyagoknak nem a "likidó" felkeltése a célja, hanem a párosodásra vagy spermabefogadásra való alkalmasság biztosítása hormonlökés útján.

Az önálló petevezetőn, az oviductuson, nyálkás anyagot termelő mirigyek lehetnek. Ha nyilzsák van, ezek mindig felettük helyeződnek - például Helixek ujjas-, vagy nyélkamirigyei. Ezek váladékaról feltételezik azt, hogy a nyilat bevonva átadódnak párosodáskor, s erre némi kísérletes bizonyíték is van /CHUNG, 1986./

A női vezetők mirigyei olykor muff alakú gyűrű formájában övezik az oviductust /Daudebardia, Vitrea, Euconulus/, máskor elkülönült szervként, mirigykivezető-csővekkel kapcsolódnak a vagina pitvarához /vestibularis mirigyek: Tendonía/.

Sajátos, hogy bármilyen változatosak legyenek is a járulékos mirigyek, a Stylomatophorákban az ivarszervnek csak a terminális szakaszán fejlődnek ki, vagyis termékük nem a saját ivarsejtképzésre hat, mert azok már készen jutnak ezekbe a szakaszokba. Valószínű, hogy többségüknek egymást helyettesítő funkciója lehet, mivel előfordul, hogy egyik függelék a másik formába alakul. Ez látható például az Euomphalián, ahol a nyilzacskó mirigyes tasakká alakult /appendicula/, vagy a Lehmannián, ahol a penisen függő, nyilvánvalóan az ostorból származó hosszukás képlet, tömör penismiriggyé formálódott.

A járulékos szervrészletek közé sorolom a bursa copulatrixba vezető csőnek - a párzótáska nyelének - oldalirányú nyulványát. Ezt egységesen diverticulumnak nevezi a szakirodalom, ami csak azt bizonyítja, hogy működéséről semmit sem tudunk. Több fajon előfordul a Helicidae családban és általában a Clausilidae családban. Olykor hosszabb vagy terjedelmesebb mint maga a bursa copulatrix.

A nyelesszemű tüdőcsigák ivarszervének eddig megismert működése általánosságban az alábbiakban foglalható össze.

Az ivarérett, himnős állatok aktív időszakukban állandóan kopulációra képesek, mert folyamatosan termelődik bennük spermium. A spermium természetesen előregszik egy idő után, ezért az állat a himnővezetékben mindig új spermadagot gyűjt, párosodásra készen. A termelődött spermát, ha nem volt alkalma párosodni, bejuttatja a spermovidukt női szakaszába, ahonnan az a bursa copulatrixba kerül és megemésztődik. Ez a jelensége a redőkkel elkülönült, de mégis azonos üregű vezetékrendszernek. /Vagyis nem az a "lényeges" a csiga számára, hogyan különítse el a közös vezetékben az egyes ivarsejteket, - hiszen ezt két zárt vezetékkel meglehetné - hanem az, hogy hogyan juttassa a feleslegben termelődött spermátompet saját testébe vissza s ne pedig a penisen át a külvilágra./

A bursa copulatrix mindennemű felesleges anyagot eliminál az ivarutakból, így például a nyilzacskóból kilökődő nyíl is

ide jut, ha nem találja el a partner testét és csak visszahúzódáskor szakad le a nyílzacskó alapjáról. A spermatofor is teljesen megemésztődik benne, a felesleges spermiumokkal együtt. Helikéban egyostoru sejttű is él a tartályban, a Bodo helices. Jelentőségét nem ismerjük.

A párosodás alkalmával a spermatoforral vagy anélkül átadott spermiumoknak csak kis része használdíki fel termékenyítésre. Ezek a párzótáskából "megszabadult" spermiumok a spermoviduktágas, női szakaszán át jutnak a fehérjekamrába, majd onnan a piciny spermatheca zsákokba /LIND, 1973./. Peterakáskor innen jutnak át a megtermékenyítési kamrába és végzik el a termékenyítést. Vagyis a peterakást nem kell közvetlenül megelőznie a párosodásnak. Helix pomatia esetében az egyszer párzott állatok spermatheca-ja legalább egy éven át tartalmaz spermiumot, de ezek termékenyítőképessegről nincs adat. Az ovuláció hormonál indukált, viszonylag gyors, pár óráig tartó folyamat. A Stylommatophorák petéi egyenként ürülnek az állatokból, azaz petekont nem készítenek a rend fajai. E petéknek mindig van száraz burka, s ez több-kevesebb meszet tartalmaz /TOMPA, 1976./. Minden csiga esetében petéből kezd fejlődni az embrió, még a szülő testén belül. Ha már a fehérjeburok, vagy pláne petehéj rakódott rá a petére, a megtermékenyítés elképzelhetetlen volna: ezért termékenyülnek meg a peték a fehérjemirigy csatlakozása előtti szakaszon. Mivel a pete burkainak képződése bizonyos időt vesz igénybe, a peterakáskor a pete mindig az embrionális fejlődés valamilyen szakaszában van.

A Stylommatophorák közül sok faj képes arra, hogy kedvezőtlen, száraz időszak esetén visszatartsa testében a petéket, amelyekben akkor utódok fejlődnek ki /Achatinella, Helicodiscus/. Ez a peteretenció jelensége /TOMPA, 1976./. Egyes fajokban az időjárástól függő fakultatív jelenség, másokban az utódonevelés állandó jellemzője. Ha a spermovidukt pars uterica-jában időző petékből úgy fejlődik ki az állat, hogy növekedése közben a petehéj felszívódik, tehát a fiatal állat szabadon fekszik az ivarvezetékben és peteburok nélkül jön a világra, ovovivipar fejlődésről beszélünk. Ez a fejlődés soha sem fakultatív, hanem mindig jellemző a fajokra és nagyon sok nyellesszerű tudóscsigában megtalálható /Pyramidula: SOOS, 1959., Pupilla, Partula, Achatinella: TOMPA, 1976., Balea: GROSSU, 1981./. A peteburkon keresztül az ivarszerv alsó szakaszán csak vizet és szervesetlen ionokat juttat az embrió fejlődéséhez, tápanyagokat nem. Erre eddig csak Prosobranchiákban van kísérletes bizonyíték /TAKAKA, 1985./.

A tudóscsigák között valódi vivipar állatok nem ismeretesek. A valódi elevevisszülés fogalmának feltétele az, hogy az anya testében fejlődő utódok nemcsak a pete tápanyagaiból gyarapodnak, hanem a petevezető e célra módosult szakaszán közvetlen kontaktust teremtenek a szülő testével és annak anyagait is felhasználják. A Stylommatophorák között eddig még nem találtak az utóbbi feltételnek megfelelő ivarszervű fajokat /TOMPA, 1976./.

Végezetül nem hagyható említés nélkül, hogy az utóbbi években több csigafajról bebizonyosodott, hogy többnyire, vagy egyes populációi önmegtermékenyítéssel szaporodnak. A nyellesszemű tüdőscsigák között tanulmányozták ezt a jelenséget héjas csigákon */Rumina decollata/* és a házatlan fajokon is */Deroceras laeve/* */FOLTZ et al., 1982./*. Anatómiai nézőpontból talán nem véletlen, hogy az önmegtermékenyítésre éppen azokban a csoportokban találták a legtöbb példát, amelyeknek penise elcsökevényesedett */Arion/*, vagy egyes egyedekben rendszeresen hiányzik */un. aphallia: Deroceras/*. Az önmegtermékenyítés tényét minden esetben genetikai vizsgálatokkal, az izoenzimek populációk közötti gyakorisági eloszlásának statisztikai elemzésével bizonyították, de a folyamat tényleges, fiziológiai lefolyásának módja nem ismert. Jelentőségét a fajok terjedőképességének fokozásában látják. Ezt bizonyítani látszik az, hogy nagy areálu fajokra jellemző */FOLTZ et al., 1984./*.

A Stylommatophorák ivarszervének fentiekben vázolt sokoldalu működése összehasonlíthatatlanul változatosabb, mint mondjuk bármelyik gerinces rend képviselőinek ivari folyamatai. Nem kétséges ezért, hogy a jövőben nagyon sok új jelenséget fog kideríteni a kutatás, amelyek alapvetően fontos kiegészítésekkel fogják gyarapítani az itt leírtakat.

SUMMARY

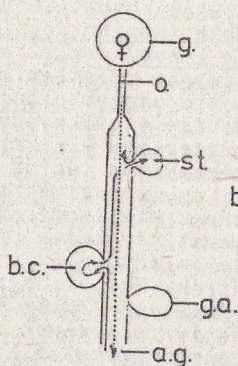
The article shortly summarizes the evolution of hermaphroditic gonads and genital organs in higher gastropods. The common features and functions of the sexual organs of Stylommatophora is discussed in detail. Based on the literature, the fate of the gametocytes in stylommatophorean genital tracts is surveyed, considering anatomical variations. These miscellaneous accessory-glands, dart sacs etc.-are enumerated and compared in the different families and their functions in sexual behaviour contribution to the success of fertilization are outlined. The possible role of genital organs in the initial life of offspring is briefly reviewed and the phenomenon of self fertilization is dealt with.

1. ábra: Himivaru, előlkopoltus csiga ivarszerve vázlatosan */Acicula/*
2. ábra: Kőivaru, egyivarnyilású, előlkopoltus csiga ivarszerve vázlatosan */Acicula/*
3. ábra: Kőivaru, kétivarnyilású, előlkopoltus csiga ivarszerve vázlatosan */Terita/*
4. ábra: A hermaphrodita csiga-ivarszerv felépítésének általános sémája */Archidoris, MORTON után, erősen egyszerűsítve/*
5. ábra: A Stylommatophora ivarszerv általános felépítése
a.g.=apertura genitalis, b.c.=bursa copulatrix, d.h.=ductus hermaphroditicus, g.=gonad, g.a.=glandula albuminifera, o.=oviductus, st.=spermatheca, v.d.=vas deferrens

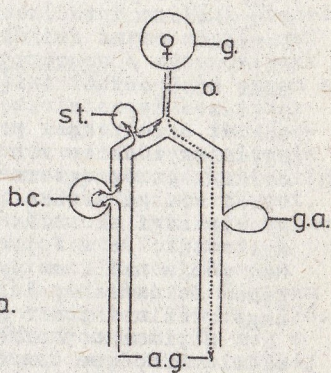
.....= a petesejt útja,
 - - - = a saját himivarsejt útja
 ——— = az idegen himivarsejt útja



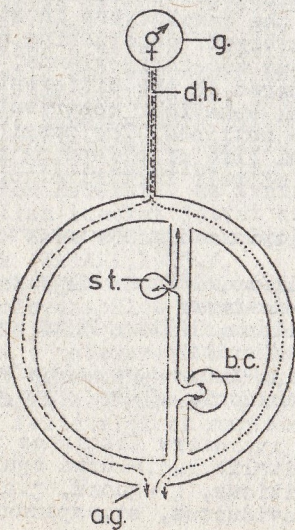
1. ábra.



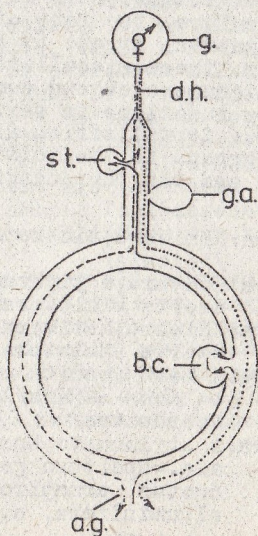
2. ábra.



3. ábra.



4. ábra.



5. ábra.

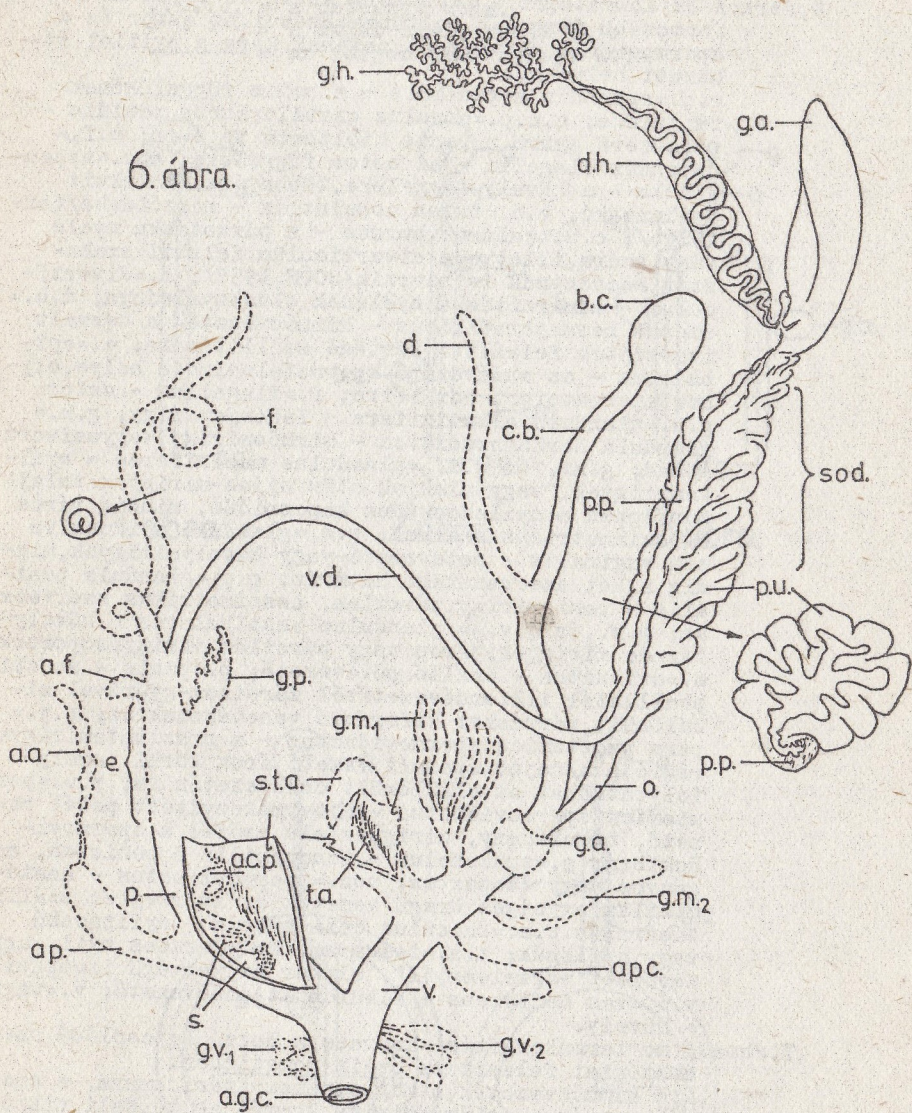
6. ábra: A Stylommatophora ivarszerv vázlatos rajza az összes fontosabb függelék feltüntetésével. Az ostor és a spermovidukt keresztmetszetének képe a nyíllal áthúzott helyekről.

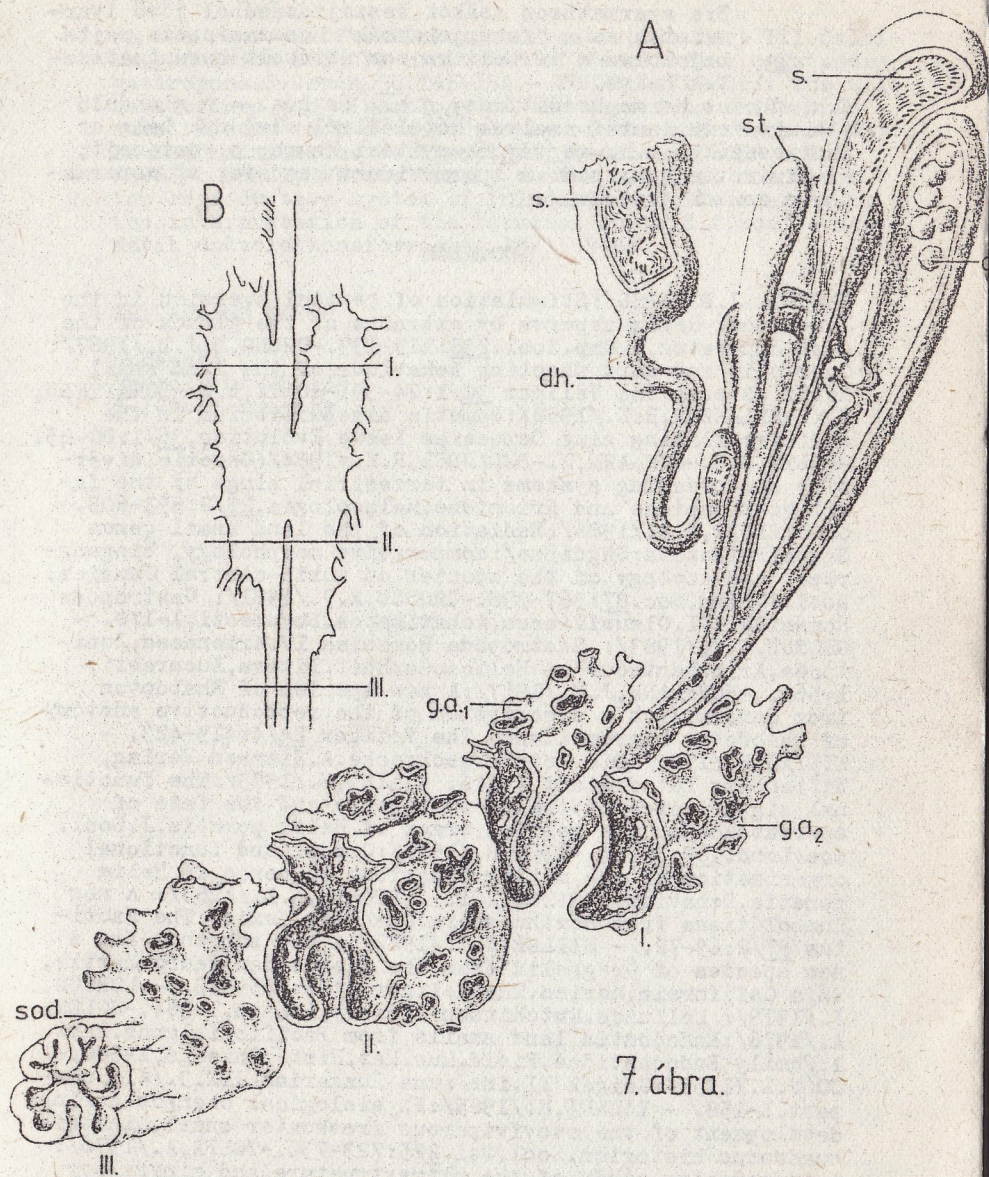
a.a.=appendix appendicis - a penis függelékének függeléke; a.c.p.=annulus cartilagineus penidis - porcszerű gyűrű a penis kiülthető végében; a.f.=appendix flagelli - az ostor függeléke; apc.=appendicula - a hüvely függeléke, többnyire átalakult nyílzacskó; b.c.=bursa copulatrix - párzótáska/tartálya; c.b.=calamus bursae - a párzótáska nyele vagy szára, illetve a diverticulum feletti szakaszát kocsánynak is nevezik/SOOS, 1959/; d.=diverticulum - a párzótáska nyelének oldalnyulványa; d.h.=ductus hermaphroditicus - hímösvezeték a termelt ivarsejtek felváltva történő szállítására; e.=epiphallus - az ondóvezető spermafelhalmozó helye, olykor spermatofort hoz létre; f.=flagellum - ostor; g.a.=glandula albuminifera - fehérjemirigy; g.h.=glandula hermaphroditica - hímös- és vegyesivaru gonád; g.m.₁ és g.m.₂=glandulae muciniferae - nyálkamirigyek, vagy alakjuk után ujjas-mirigyek: tulajdonképpen a nyílzacskóhoz kapcsolódó, mindig páros és szimmetrikus szervek; g.o.=glandula oviducalis seu vaginalis - petevezető-vagy hüvelymirigyek, mindig a két szervszakasz határán; g.p.=glandula penialis - penismirigy, páratlan, asszimmetrikus szervecske; g.v.₁ és g.v.₂=glandulae vestibulares - hüvelytornác mirigyek, páros vagy páratlan mirigy csoportok; o.=oviductus - önálló petevezető; p.=penis - az epiphallustól ill. ondóvezetőtől záróizom-gyűrűvel elkülönült, párzáskor kiforduló vezetékszakasz; p.p.=pars prostatica spermoviductus - a prosztatamirigyek régiója a saját spermát vezető árok körül, amely folytatódhat az elkülönült ondóvezetőn is; p.u.=pars uterica spermoviductus - a termékenyített petét vezető, tágulékony, mirigyesfalú csőfél a spermoviduktban; s.=sacrobelum - izompapilla a penisben, magányos vagy csoportos; sod.=spermoviductus - anatómiailag egységes üregű vezeték az ivarsejtek szállítására; s.t.a.=sacculus teli amoris - nyílzacskó vagy nyílzsák; t.a.=telum amoris - meszes nyíl, úgynevezett "szerelemnyíl", olykor hegyesvégű izompapilla; v.d.=vas deferens - elkülönült ondóvezető; v.=vagina - hüvely.

7. ábra: A megtermékenyítési kamra és a hozzá kapcsolódó szervek anatómiai felépítése *Helix pomatia*-ban.

A: a hímösvezeték, a megtermékenyítési kamra, a spermatheca és a fehérjemirigy kamráinak térbeli viszonya. A hímösvezeték spermával telt szakaszának kezdete, két spermatheca zsák és a megtermékenyítési kamra felnyitva; az összeolvadó "fehérjekamrák" két helyen elmettszve. A váladékban a fehérjemirigy állományában lévő "fehérjekamráknak" saját faluk nincsen, hanem a váladékjáratokkal tagolt mirigysejtcsoportok formálják ki az üregek határát.

6. ábra.





7. ábra.

B: a spermatheca zsákok beszájadzásából jövő ivarvezeték és a "fehérjekamrák" hosszmettszete, rajta bejelölve a térbeli rajzon ábrázolt harántmetsszettek helye.

d.h.=ductus hermaphroditicus; g.a.₁ és g.a.₂= a glandula albuminifera kamrái amelyek kétoldaltól olvadnak bele az ivarvezetékbe; m.k.=megtermékenyítési kamra; o.=petesejt; s.=himivarsejtek; sod.=a spermovidukt kezdete; st.=spermatheca zsákok /eredeti/.

IRODALOM

- CHUNG, D.J.D./1986/: Stimulation of genital eversion in the land snail *Helix aspersa* by extracts of the glands of the dart apparatus. *J. Exp. Zool.* 238:129-139. - CHUNG, D.J.D./1987/: Courtship and dart shooting behaviour of the land snail *Helix aspersa*. *The Veliger* 30/1:24-39. - FOLTZ, D.W. - SCHAITKIN, B.K. - SELANDER, R.K./1982/: Genetic disequilibrium in the self-fertilizing slug *Deroceras laeve*. *Evolution*, 36/1:80-85. - FOLTZ, D.W. - OCHMANN, H. - SELANDER, R.K./1984/: Genetic diversity and breeding systems in terrestrial slugs of the families Limacidae and Arionidae. *Malacologia*, 25/2:593-605. - GOODFRIEND, G.A./1986/: Radiation of the land snail genus *Sagda*/Pulmonata: Sagdidae/: comparative morphology, biogeography and ecology of the species of north-central Jamaica. *Zool. J. Linn. Soc.* 87:367-398. - GROSSU, A.V./1981/: Gastropoda Romaniae III. Clausiliacea, Achatinacea. *Bucuresti*, 1-170. - GROSSU, A.V./1983/: Gastropoda Romaniae IV. Arionacea, Zonitacea, Ariophantacea si Helicacea. *Edit. Litera, Bucuresti*, 1-564. - HOFFMANN, J.E./1987/: A new species of *Rhabdotus* from Sonora, with a description of the reproductive anatomy of *Rhabdotus nigromontanus*. *The Veliger* 24/4:419-423. - KILLIAS, R./1985/: *Die Weinbergschnecke*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 1-116. - LIND, H./1973/: The functional significance of the spermatophore and the fate of spermatozoa in the genital tract of *Helix pomatia*. *J. Zool. Soc. Lond.* 169:39-64. - LIND, H./1976/: Causal and functional organization of the mating behaviour sequence in *Helix pomatia*. *Behaviour* 59:162-201. - METCALF, A.L./1983/: A new Humboldtiana from northwestern Coahuila, Mexico. *The Nautilus* 97/2:69-72. - MILLER, W.B./1982/: A new subgenus and a new species of *Greggelix* from the Sierra San Pedro Martir, Baja California, Mexico. *The Veliger* 24/4:345-348. - LORTON, J./1979/: Molluscs. Hutchinson Library, London, 1-264. - SOLEM, A./1976/: Endodontid land snails from Pacific Islands. Part 1: Family Endodontidae. *Field. Mus. Nat. Hist., Chicago*, 1-508. - SOCS, L./1959/: Csigák II. in: Fauna Hungariae XIX. 3./41/Buda-pest, 1-158. - TANAKA, K./1985/: Physiological changes during development of the ovoviviparous freshwater snail, *Sinotaia quadratus historica*. *Zool. Sci.* 2/5:723-730. - TOMPA, A./1976/: A comparative study of the ultrastructure and mineralogy of land snail eggs. *Journ. Morphol.* 150:861-888. - TOMPA, A./1979/: Oviparity, egg retention and ovoviviparity in pulmonates. *J. Moll. Stud.* 45:155-160. - TOMPA, A./1980a/: Studies

on the reproductive biology of gastropods. Part III. Calcium provision and the evolution of terrestrial eggs among gastropoda. J. Conch. 30:145-154. - TOMPA, A./1980b/: The ultrastructure and mineralogy of the dart from *Philomycus carolinienus* with a brief survey of the occurrence of darts in land snails. The Veliger, 23/1:35-42. - VISSER, H. H. C. /1961/: Anally versus orally as the original condition the reproductive system of Pulmonata and its bearing on the interpretation of the terminal ducts. Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung, 19/1:59-68.

DR. MAJOROS GÁBOR

Budapest

Thököly út 25. I/5

H-1076 - Hungary