

MAJOROS, G.:

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

ABSTRACT: This article discusses the morphological features of the hermaphroditic genital organs of Stylocephalophora. Phylogenetic 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 változatossága, 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, másorra 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 minden ontogenetikusban, minden 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 filogenetikus, 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 előbbikban saját tapasztalataim és irodalmi adatok felhasználásával összefoglalón vázolom a legeleterjedtebb hazai csiga rend képviselői, a Stylocephalophorák ivarszervének működését. Nem térek ki a szaporodással kapcsolatos viselkedésformákra, nem foglalkozom az embrionális fejlődés szakaszával és nem részletezem az ivarszervek szövettani, finomabb szerkezetét sem. Törekvém az, hogy a malakológiai foglalkozó, magyar szakemberek számára általános képet rajzoljak a nyelesszemű tüdőscsigák ivarkészülékének

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

Mivel a nyelesszemű tüdőscsigák ivarszerve egyike a legbonyolultabb csiga ivarszerveknek, az alábbiakban - először - röviden vázolom evoluciójukat és ősi részeik alapvető működését.

A hermafrodita ivarszerv kialakulása és működése

A primitív puhatestükre - és így az ősi csigákra is - a váltivarúság jellemző. Vagy megszületésüktől kezdve him- és nőivaru állatokként fejlődnek, vagy a himivarú őllatokból egyedfejlődésük során nőivaruk lesznek, amelyek fiatalabb társaikkal párosodnak. Ez az utóbbi jelenség az ugynevezett protandria. Több Frosobranchia családban megtalálható /pl. *Calypteraidae*/.

Linden 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 juttató, 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. Én funkcionális anatómiai értelemben használom e fogalmakat, függetlénül 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 partnerból származó spermium összegyűlik és ott legragyobb része előbb-utóbb megemészti majd felszívódik. A párosodás alkalmával minden fölös mennyiségű spermátomeg 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 /Basomatophora: DUNCAN, 1958. cit. in: MORTON, 1979/. Elsődlegesen - s így van ez a tüdőscsigák többségében is - olyan szerv, amely minden idegen, minden 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/ tárolásra való spermathecanak, amely minden nagyon pici szerv, szemben a sokszor hatálmáson fejlett bursa copulatrix-szal, és benne extracelluláris enzimstílus folyamai nem zajlanak. A spermatheca /receptaculum seminis/, valamilyen formában minden megtalálható a petesejtet termelő egyedekben és ha minden két tárgyal-

szerv jelen van, a bursa copulatrix-nál minden közelebb esik a himnósmirigyhez. A malekológiai szakirodalomban nem kis zavart okoz, hogy a spermatheca és receptaculum seminis nevet gyakran használják a bursa copulatrix megjelölésére is, pusztán hasyonmánytisztelőből /cf.: MILLER, 1982; HOFFMANN, 1987; METCALF, 1983; illetve KILLIAS, 1985; GROSSU, 1981, 1983/.

A női ivarszervnek ezen kívül tartozéka egy un. fehérjemirigy 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 elkülönbölt mirigy formájában nem létezik, hanem a petevezeték hámja végzi el a feladatát. Ezért szorosabb értelemben véve járulékos szerv, amit ez is mutat, hogy hasonló funkcióju mirigyból több is lehet az ivarvezetéken, /lásd alább/, s önálló mirigyként létezve, benne ivarsejtek nem haladnak. Ezért tulajdonképpen az általános ivarvezeték rendszerbe nem tartozik bele.

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

A himnós ivarmirigy /glandula hermaphroditica/ kialakulása ugy képzelhető el, hogy az egyetlen ivarmirigy megtartja minden két ivarsejtet termelő képességét. Korábban ugy vélték, hogy a hermaf. -dita ivarszerv két eltérő gonád /.../ a Üsszeolvaldásából keletkezett /SOLEM, 1974/. Mivel az elképzélés azonban nagyon valószínűtlen, mert az ösi csigákban minden csak egy gonád van, minden csak egyetlen ivarvezeték fejlődik hozzá és a himnósmirigy evolúciója során csak meglehetősen ritka, fejlett jelenség a petesejt és himivarsejt termelő részek elkülönítése /Omalogyra/, amelyet két gonádnak foghatnánk fel. Ezeket azonban minden közös ivarvezeték kapcsolja össze /VISSER, 1981/.

Ennek elfogadásával, származási szempontból, a tudósok csigák változóval elölkopoltyus csigák ből vezethetők le azáltal, hogy a változó, kifejlett ivarszervvel rendelkező egyedek minden két ivarsejtent termelni kezdték. A változó ivari működésre is van példa a csigák között /Valvata: CORTON, 1979/.

Kivel a terminális ivarszakaszok az ülőszemű tudós csigákban ektodermális eredetűek, a nyelesszeműekben pedig mezodermális eredetűek, a Prosobranchiák ivarszerv fejlődésének ismeretében a Lasommatophorák himjellegű Prosobranchia űszőből származtatthatók, a Stylobranchiophorák pedig nőiivaru Prosobranchia-kból, vagyis a két "Fulmonata" csoport párhuzamos fejlődésű, nem pedig egymás leszármazottai /VISSER, 1981/.

A himnős ivarszerv felépítését a legáttekinthetőbben az Opistobranchia rendhez tartozó Archidoris példázza /MORTON, 1979/. Bár evoluciósan fejlett csiga, mégis egyszerű formáját hordozza az ivarszervnek /4. ábra/. Az egyszerűsített rajzon a vezetékeket egymástól jól elkülönítve ábrázoltam. A példa közös ivarnyilású ivarszervet mutat be, de a him és a női szakasznak lehet külön ivernyilása, sőt előfordul, hogy a spermiumok a testüreng 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 váltiváru ivarszervek működésével. A hermafroditák gonád soha sem egyszerre, hanem minden felváltva juttat eltérő ivaru szaporítósejteket az ivarvezetékbe, ehol azok vagy megsemmisülve felszívódnek, 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 elkülönült ségiük.

A Stylommatophorák ivarszervének általános felépítése csak annyiban tér el a hermafroditák 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 /oocyte/ a női vezetéken közelkedik /5. ábra/.

A Stylommatophorák ivarszervében felépítése és működése

A nyelesszemű tüdőscsigák 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 minden ivaru csirahámot tartalmazzák, azaz minden acinusban termelődik spermium és oocyte is. A himivarsejt termelés a csiga aktív időszaka alatt gyakorlatileg folytonos, csak a peterakás ideje alkalmával szünetel. Hibernáció vagy esztiváció alkalmával az ivarsejt termelés megáll, de érett spermiumok minden vannak a himnősmirigybén /LIND, 1973/.

A himnősvezeték /ductus hermaphroditicus/ szűk keresztmetszetű csőként indul a himnősmirigyból, majá átmérője egyre távol. Benne minden időben inaktiv, 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 arról könnyebb. Külső savoshátya tolljá nem engedi meg hogy megyjuljon, de a tokon belül a hanyarulatok száma és ezzel a befogadható ondó mennyisége nő. Oldalirányú kiöblösödések incsenek rajta, miként a Basommatophorák him-

nősvuezetéken. A himnősvezeték disztalis vége hirtelen elkezdenyedik s ebben a rövid szakaszban nincsenek spermiumok. A cső keresztmetszete viszont rozetta alaku, amely lehetővé teszi, hogy a vezeték kitáguljon, amikor ezen a szakaszán sperma vagy petesejt halad kereszttül.

A himnősvezeték vége egy kis vakzsákba torzollik, amelyet az angol szakirodalom fertilization pouch-nak, vagy fertilization chamber-nek, a német Befruchtungtasche-nek nevez. Általárosan elfogadott magyar neve nincsen, ezért a megtermékenyítési kamrát vagy fogamzási zsákok javaslatom elnevezésére. E kamra környékének térbeli rajzát a 7. ábra mutatja. A megtermékenyítési kamra alakja ellapított keresztmetszetű cső. Vakon végeződő vége kissé kiöblösödik, nyitott vége viszont rendkívül elszükül. A himnősvezeték nyilása papillaszerűen bedomborodva nyilik 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 csövecskék nyilnak. Ezek a spermatheca zsákok nyilásai. A Stylomatophorák spermathecae egyszerű vagy elágazódó, csőalaku vezetékek. Számauk minden bizonynyal a fajra jellemző. A himnősvezeték a spermatheca zsákok között kanyarogva éri el a fogamzási zsákat. A spermatheca a már egyszer pározott csigákban mindig allospermiummal telt. A himivar sejtek fejé vége a spermatheca belhámjához fekszik és csak egyetlen rétegben sorakozik a hám mentén. Ennek következtében a spermiumok farki vége párhuzatosan rendeződik a zsák lumenében és hullámos lefutásuk miatt az ostorok a harántcsíkolt izom fénymikroszkópos képhez hasonló fénytörési rajzolatot alakítanak ki. A sajátos elrendeződés kísértetesen emlékeztet az emlősök heréjében lévő Sertoli-sejtekben elhelyezkedő spermiumok elrendezésére, amely arra utalhat, hogy a hám ból a spermiumok táplálkozhatnak. Erre eddig kísérletes bizonyíték nincs.

A spermatheca és a fogamzási zsákat kötőszövetes burok vonja be a himnősvezeték hajtű alakuan görbült végével együtt, de a fogamzási zsákból kilepő vezeték már a fehérjemirigyben halad. A fehérjemirigy belső vezetékek nélküli szövete két telepből kezd fejlődni az ontogenetikus során, és bár később e telepek összeolvadva egyetlen mirigyet alkotnak, két, szövethasadással létrejött kamrába gyűlik össze a higanfolyós mirigyhálat. A fehérjekamránek nevezhető üregek kétoldalról kísérik a mirigybén haladó ivarvezetéket, majd előbb az egyik, majd a másik egyesül vele. Az egyesült üreg alján fut ezután az ivarvezeték, hámmal bélélt árok formájában. A megtermékenyített petére itt rakódik rá a tápláló fehérjere teg, s ettől olyan nagy lesz, hogy nem fér már be a keskeny árokba. A két fehérjekamra közötti válaszfalnak az ivarvezeték melletti

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

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

A spermovidukt tágas szakaszában a petére nagy viztartalmú nyálkás anyag, s végül a meszes vagy fehérjemembrános pethéj rekedik rá. E szakasz mirigyeit azért a legkülönfélébben nevezik tényleges termékiüknek vagy anatómiai helyzetüknek megfelelően: héjmirigyeik, nyálmirigyeik, uterusmirigyeik stb.

Bár ez ivarterékek valójában elköltönlűten haladnak ezen a szakaszzon, a himivarsejt szállító vezeték csak a tágas spermovidukt alsó szakaszán válik önnelővá és pedig egyszerűen ugy, hogy a spermaárok kisérő redők egyesülve egymással csővé fűzik ezt le. Az ezután ondóvezetőnek - vas deferens - nevezett önnelő hímvezeték közvetlenül a penisbe fut. A penis funkcionálisan egymásbatolt csőszakaszoknak tekinthető, s ennek megfelelően táskarádió-antennához hasonló elven nyilik ki és húzódik vissza. Húzódését izmok és intercelluláris szövetnedvek mozgása teszi lehetővé.

A penis és az ondóvezető csatlakozásánál majdnem minden van valamilyen elhatárolható, közbeiktatott vezetékszakasz. Ezt epiphallus-nak nevezik. Párosodás alkalmával itt gyűlik össze az ejekulálandó sperma és ezért minden tágulékonys: öblös vagy kanyargós. Igha a penis proximális végé veszi át ezt a feldedátot /limax/.

Sok tüdőscsigában az epiphallus fala me kemén, elő fehérje-vízáldékot szegernél, amely tok elszigában körülveszi az epiphallusban felgyülemelő spermát. Ez a tok a spermatofor. Alakja

nszpon változatos lehet az epiphallus belső nyálkahártyare-dőinek hú öntvényét adva. Általában hosszanti hengeres, felületen minden vannak bordák vagy tüskék. Ezek az átadott spermatofor egyirányú haladását biztosítják a párosodás alkalmával, mert a hétrafelé hajló kiemelkedések, beleakadva a hüvely nyálkahártyájába, csak előre engedik elmozdulni a spermatofort.

Az ondóvezetőnek a közös szakaszból történő kiválása után a petét vezető tágas cső, amelyet ezután petevezetéknak illetve oviductusnak nevezünk, a fala leegyzserűsödik és nem tartalmaz mirigyeket. Lumene fokozatosan összeszűkül és ferdén betorkollik egy még tágasabb vezetékbe, a hüvelybe vagy hüvelypitvarba. A hüvely disztalis vége egyesül a penis nyilásával, tehát a Stylommatophorák ivarnivilása 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 megtalálhatók, olyan kisebb-nagyobb módosulásokkal mint pl. az elkülönülő prosztatamirigy /Oxyloma/, vagy a penis elcsökevényesedése /Arion/.

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

A him ivarszakasz 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 alkalmával képződött spermatofor egyik végéhez kapcsolódik az ostorban termelődött - szintén fehérjebáradékból szilárdult - hosszu, rugalmas cső. A cső hosszában nyitott, mert az ostor üregében egy redő huzódik hosszában végig, megszakítva a cső-képző mirigyham folytonosságát. A párzáskor az állat a spermatoformak a spermát tartalmazó disztális végét a társának a hüvelyébe helyezi s ezt a partner izomozgással "beszippantja" 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 huzódik ki, általában kicsivel hosszabb, mint a bursa copulatrix nyele. Ezért a vége belől a vagina üregébe még ankor is, amikor már a spermatofor eleje a bursa tartályába jutott. Ezen a csövön keresztül a leg-élenkebben mozgó spermiumok kiszabadulnak a párzótáská nyeléből, s miig bennrekédt társaik a spermatofor minden részével együtt elfolyósodnak a párzótáská tartályában, ezek a petevezeték szűk nyilásán keresztül behatolnak az ivarszerv női szakaszába. Az itt vívolt folyamat a Helix-fajokra jellemző. Természetesen, spermatofor ostor nélkül is képződhet /Clausilia, Milax/ s ilykor nem védi spermatofor az átadott spermát /Succinidae, Limax/. Ez utóbbit esetben a párosodási idő hosszu és bár a bursa copulatrix negemészti a spermiumok többségét, a szakaszos spermátadás esélyt teremt a spermiumoknak a női ivarutasba jutására is.

A him vezetékszakaszok függeléke lehet még a penis burkának üregébe nyiló felső /Deroceras/, és alsó penismirigy vagy appendix /Pupilla, Vellonia, Ena, Euconulus, Xeropicta, Euomphelia stb./. Ez utóbbinak is lehet elkülönült függeléke /Pupilla, Sagda, Semilimax/. Funkciójukról csak sejtéseink vannak, miként az ostor melletti függelék szerepről is. Ez utóbbi szerv tüskés oldalnyúlványt ragaszt a spermator fortokjára /Sagdidae: GOODFRIEND, 1986./. Maga a penis is sokféleképpen módosulhat. Kiöltethető vezetékszakaszai sokasodhatnak /Helix/ vagy eltűnhetnek /Limax, Vitrina/. Belsejében egyszer porcos gyűrű/Sagda/ mászzor egy vagy több izmos "ingerlő szerv", a sarcobelum lehet /Deroceras, Vitrea, Semilimax/. A sarcobelummal több Stylopomatophora családban találkozhatunk. Ez általában magányos /Deroceras/, vagy ritkán csoportos /Vitrea/ izompapilla. A csucsán mésztsükék /Streptosteles, Phrixolestes: TOMPA, 1980./, vagy mészlapocska /Lytopelite: GROSSU, 1983./ fejlődhet. Ezek a mész-képződmények nem válnak le a párosodáskor a papilláról, ellen-tébén a női ivarszakaszok egyes mészkapcsolatokkal.

A női ivarutak legáltalánosabban ismert függeléke a nyilzacska. Lehet páros vagy páratlan szerv is. Közvetlenül a kö-zös ivarmiyilás mögött van a nyilása s benne mészből képződő heges pálca varnak, olykor szaruszerű bolyhokkal borítva /Trichotoxon: PILSBRY, 1919. cit: in TOMPA, 1980./. A sokféleképpen nevezett mészkapcsolatok, a nyilak, legalább nyolc, egymással nem szoros rokonságban lévő tüdőscsiga családban megtalálhatók, de azoknak nem minden fajában /TOMPA, 1980./. Van olyan nyil, amelyik párosodás alkalmával a partner testébe jut miután kiszakadt a nyilzacskótól /Helicidae, Bradybaenidae/, de van olyan is, amelyik az állathoz van nőve és párosodás után visszahúzódik a nyilzsákba, miután a partner testét megbökte vele az állat /Philomycus/. Az utóbbi nyil a csiga egész életén keresztül növekszik, az előbbi tipusu képződéséhez napok kellettenek. Az állandó nyilból minden 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 mésztsükék található a nyilzacskóban /Anisotoxon: van GOETHEN, 1977. cit: in TOMPA, 1980./. Olykor a nyilon olyan kitines végi izompapillát értenek, amely a nyilzacskónak megfelelő helyen lévő zsákban helyeződik, tehát nem a penishez kapcsolt szerv /Vitrinidae/. Mivel a papilla kiöltethető vége kissé horgas, feltételezték, hogy a párosodó egyedek egymáshoz rögzítésére szolgál /SOÓS, 1959/, azonban valószínűbb, hogy a mögötte lévő mirigiek váladékának injektálója /Semilimax: TOMPA, 1980./. Az ilyen nyilakat tartalmazó nyilzsákoknak lehet mirigyes függleléke 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 elindít a nyilak nem feromon tipusu vagyületek, mert nem az egyedek kölcsönös párzásra való hasznosságát befolyásolják. Ugyanis kebüzonyított tény, hogy a párosodó állatok viselkedésére gátolálag hat a nyíllal történő sebzés /LIED, 1976., CHUNG, 1987./.

Elképzelhető, hogy a nyílakban lévő hormontermészetű anyagok az ovulációt vagy a spermatheca kiürítését váltják ki, esetleg a bursa copulatrix működését gátolják. Mindenesetre párosodási viselkedést képesek önmagukban indikálni, pusztán mesterséges injektálásukkal, partner hiányában is /CHUNG, 1986./. Az adatok arra utalnak, hogy a nyílközvetítette anyagoink nem a "libidó" felkeltése a célja, hanem a párosodásra vagy spermabefogadásra való alkalmaság biztosítása hormonlökés útján.

Az önálló petevezetőn, az oviductuson, nyílkás anyagot termelő mirigyelek lehetnek. Ha nyilzsák van, ezek minden felettük helyeződnak - például Helixek ujjas-, vagy nyélkamrigyei. Ezek váladékáról feltételezik azt, hogy a nyílet bevonva átadódnak párosodáskor, s erre némi kisérletes bizonyíték is van /CHUNG, 1986./.

A női vezeték mirigyei olykor muff alakú gyűrű formájában üvezik az oviductust /Jeudeberdie, Vitrea, Euconulus/, máskor elkülönült szervként, mirigykivezető csövekkel kapcsolódnak a vagina pitvarához /vestibularis mirigyei: Tendonia/.

Sajátos, hogy bármilyen változatosak legyenek is a járulékos mirigyelek, a Stylommatophorákban az ivarszervnek csak a terminális szakaszán fejlődnek ki, vagyis terméktük nem a saját ivarsejtképzésre hat, mert ezek 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, nyilvanvalóan az ostorból származó hosszukás képlet, tömör penismirigye formálódott.

A járulékos szervszletek közé sorolom a bursa copulatrixba vezető csónek - 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 általánosnak tűnik a Clausiliidae családban. Olykor hosszabb vagy terjedelmesebb mint maga a bursa copulatrix.

A nyelesszemű tüdőscsigák ivarszervének eddig megismert működése általánosságban az elábbiakban foglalható össze.

Aivarérett, himnős állatok aktív időszakukban állandóan kopulációra képesek, mert folyamatosan termelődik bennük spermium. A spermium természetesen előregszik egy idő után, ezért az állat a himnósvezetékben minden új spermaadagot gyűjt, párosodásra készen. A termelődött spermát, ha nem volt alkalma párosodni, bejuttatja a spermovidukt női szakaszába, ahonnan az a bursa copulatrixba korül és megemészti. Ez a jelentősége a redőkkel elkülönült, de mégis azonos üregű vezetékrendszereknek. /Vagyis nem az a "lényeges" a csiga számára, hogyan különítse el a közös vezetékbén az egyes ivarsejteket, - hiszen ezt két zárt vezetékkel megtehetné - hanem az, hogy hogyan juttassa a feleslegben termelődött spermátomcset saját testébe vissza s ne pedig a penisen át a külvilágra./

A bursa copulatrix mindenennemű felesleges anyagot eliminál az iverutakból, így például a nyilzacskóból kilökődő nyil is

ide jut, ha nem találja el a partner testét és csak visszahúzáskor szakad le a nyilzacskó alapjáról. A spermatofor is teljesen megemészti a benne, a felesleges spermiumokkal együtt. Helizekben egyostorú egysejtű is él a tartályban, a Bodo helices. Jelentőségét nem ismerjük.

A párosodás alkalmával a spermatoforral vagy anélkül átadtott spermiumoknak csak kis része használódik fel termékenyítésre. Ezek a párzótáskából "megszabadult" spermiumok a spermovidukt tágas, női szakaszán át jutnak a fehérjekamrákba, majd onnan a piciny spermatheca zsákokba /LIND, 1973./. Pterakáskor innen jutnak át a megtermékenyítési kamrába és végzik el a termékenyítést. Vagyis a pterakást nem kell közvetlenül megelőznie a párosodásnak. Helix pomatia esetében az egyszer párzott állatok spermatheca-ja legalább egy éven át tartalmaz spermionot, de ezek termékenyítőképességről nincs adat. Az ovuláció hormonál indukált, viszonylag gyors, pár óráig tartó folyamat. A Stylommatophorák petéi egyenként üriülnek az állatokból, azaz petekont nem készítenek a rend fajai. E petéknek minden 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 fehérjenirány csatlakozása előtti szakaszon. Mivel a pete burkainak képződése bizonyos időt vesz igénybe, a pterakáskor a pete minden az embrionális fejlődés valamilyen szakaszában van.

A Stylommatophorák közül sok faj képes arra, hogy kedvezőtlen, száraz időszak esetén visszatartsa testében a petéket, amelyekben akkor héjjal biró utódok fejlődnek ki /Achatinella, Helicodiscus/. Ez a peteretenció jelensége /TOMPA, 1976./. Egyes fajokban az időjárástól függő fakultatív jelenség, másokban az utódnevelés állandó jellemzője. Ha a spermoviduct pars uterica-jában időző petékből ugy 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 fakultativ, hanem minden időjáron jellemző a fajokra és nagyon sok nyelesszemű tüdőscsigában megtalálható /Pyramidula: SOOS, 1959., Funilla, Partula, Achatinella: TOMPA, 1976., Beleza: GROSSU, 1981./. A peteburkon keresztül az ivarszerv alsó szakasza csak vizet és szervetlen ionokat juttat az embrió fejlődéséhez, tápanyagokat nem. Erre eddig csak Prosobranchiákban van kísérletes bizonyíték /TANAKA, 1985./.

A tüdőscsigák között valódi vivipar állatok nem ismeretesek. A valódi elevenszülés fogalmának feltétele az, hogy az anya testében fejlődő utódok nemcsak a pete tápanyagainak gyarepodnak, hanem a petevezető e célra módosult szakaszán közvetlen kontaktust teremtenek a szülő testével és anyák anyagait is felhasználják. A Stylommatophorák között eddig még nem találtak az utóbbi feltételeknek megfelelő ivarszervű fajokat /TOMPA, 1976./.

Végezetül nem hagyható elalírás nélkül, hogy az utóbbi években több csigafajról bebizonyosodott, hogy többnyire, vagy egyes populációi önmegtermékenyítéssel szaporodnak. A nyelesszemű tüdőcsigák 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 őppen 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, fisiológiai lefolyásának módja nem ismert. Jelentőségét a fajok terjedőképességeinek fokozásában látják. Ezt bizonyítani látszik az, hogy nagy areálu fajokra jellemző /FOLTZ et al., 1984./.

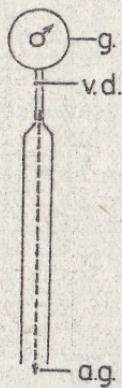
A Stylocephalophorák ivarszervének fentiakban vázolt sokoldalú működése összehasonlíthatatlanul változatosabb, mint mondjuk bármelyik gerinces rend képviselőinek ivari folyamatai. Nem kétséges ezért, hogy a jövőben nagyon sok új jelenséget fog kideríteni a kutatás, amelyek alapvetően fontos kiegészítésekkel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

SUMMARY

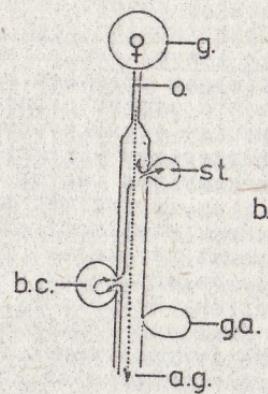
The article shortly summarizes the evolution of hermaphroditic gonads and genital organs in higher gastropods. The common features and functions of the sexual organs of Stylocephalophora is discussed in detail. Based on the literature, the fate of the gametocytes in stylommatophorean genital tracts is surveyed, considering anatomical elevations. 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: Nőimáru, előlkopoltyus csiga ivarszerve vezlatosan /Acicula/
2. ábra: Nőimáru, egyivarnyilású, előlkopoltyus csiga ivarszerve vezlatosan /Acicula/
3. ábra: Nőimáru, kétivarnyilású, előlkopoltyus csiga ivarszerve vezlatosan /Ferita/
4. ábra: A hermafrodita csiga-ivarszerv felépítésének általános sémaja /Archidoris, MORTON után, erősen egyszerűsítve/
5. ábra: A Stylocephalophora ivarszerv általános felépítése a.g.=apertura genitalis, b.e.=bursa copularis, d.h.=ductus hermaphroditicus, g.=gonad, g.a.=glandula albuminifera, o.=oviductus, st.=spermatotheaca, v.d.=vas deferens

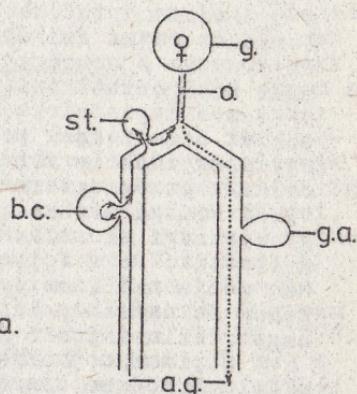
..... = a petesejt utja,
 - - - = a saját himivarsejt utja
 _____ = az idegen himivarsejt utja



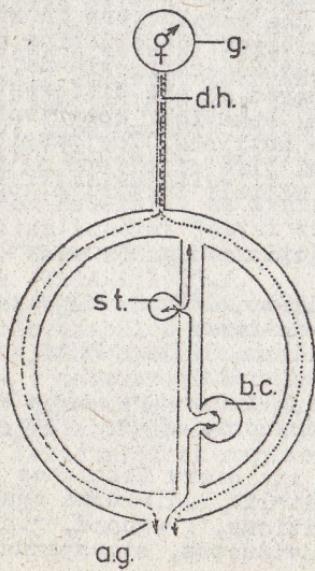
1. ábra.



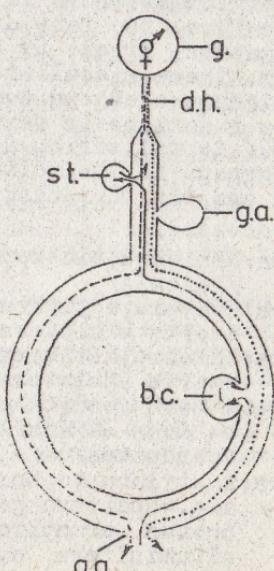
2. ábra.



3. ábra.



4. ábra.



5. ábra.

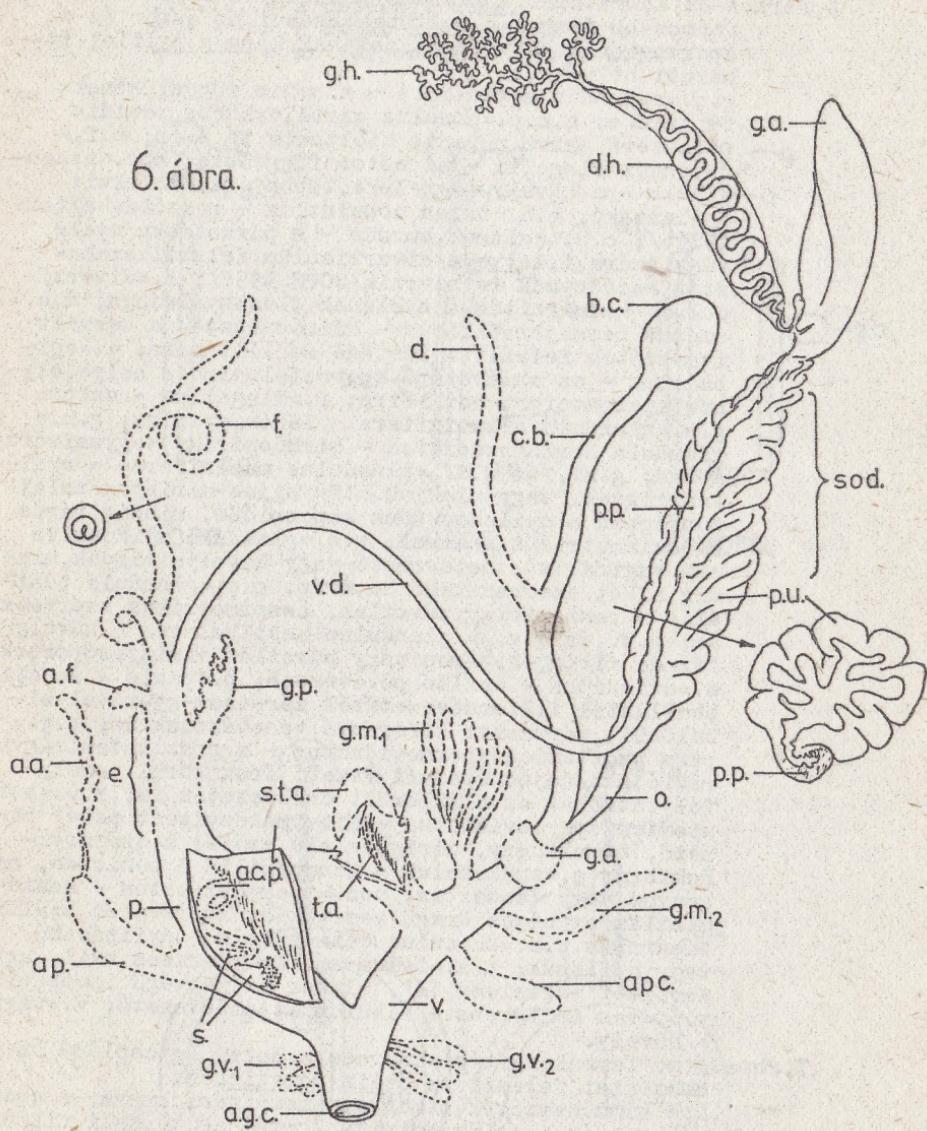
6. ábra: A Styliommatophora ivarszerv vázlatos rajza az összes fontosabb függelék feltüntetésével. Az ostor és a spermovidukt keresztmetszetének képe a nyíllal át-huzott helyekről.

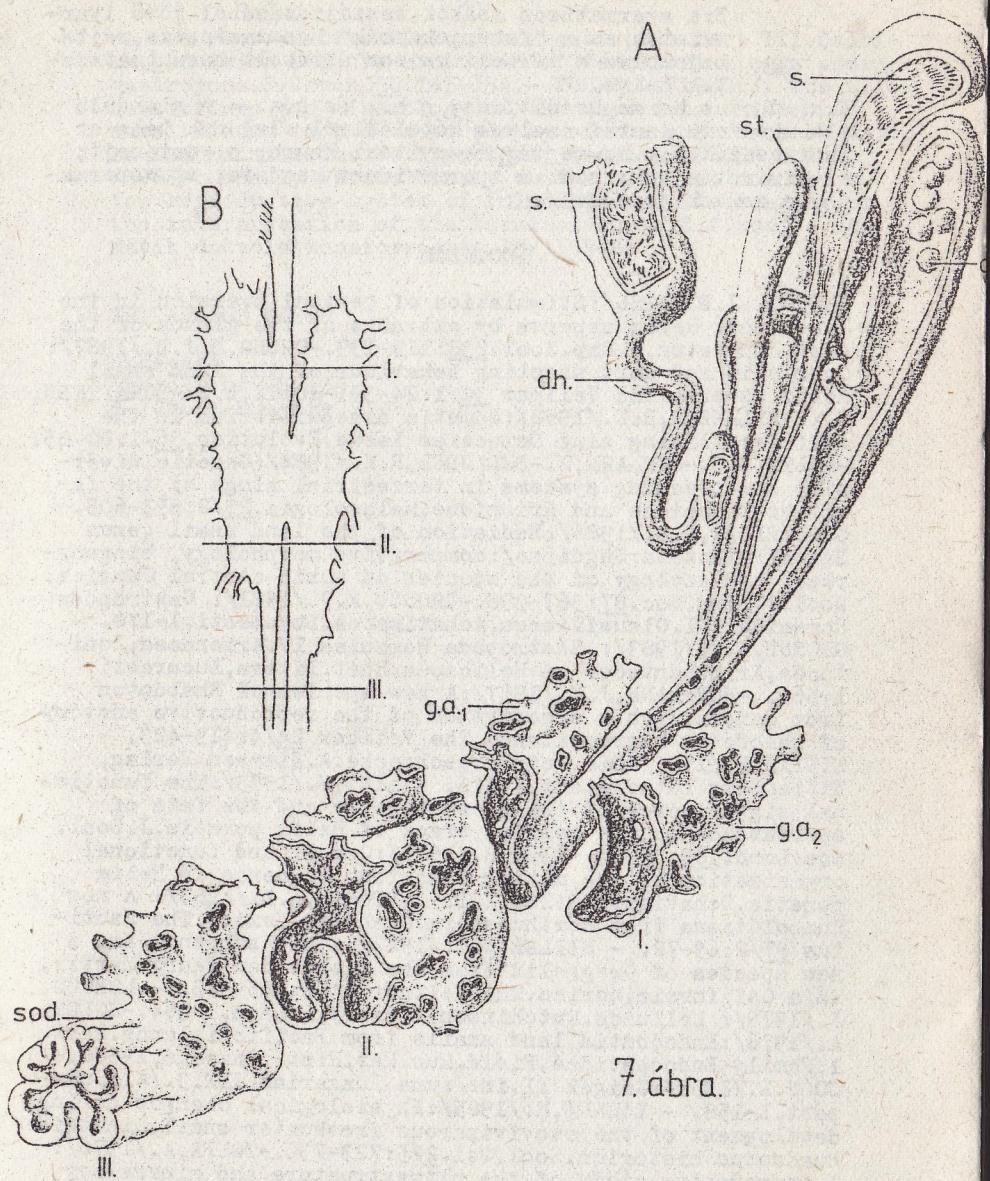
a.z.=appendix appendicis - a penis függelékének függeléke; a.c.p.=annulus cartilagineus penidis - porczerű gyűrű a penis kiölthető végében; a.f.=appendix flagelli - az ostor függeléke; a.p.c.=appendicula - a hüvely függeléke, többnyire étalakult nyilzacskó; b.c.=bursa copulatrix - párzótáska/tartálya; c.b.=calamus bursae - a párzótáska nyele vagy szára, illetve a diverticulum feletti szakaszát kocsánynak is nevezik/SOCS, 1959/; d.=diverticulum - a párzótáska nyélének oldalnyúlványa; d.h.=ductus hermaphroditicus - himnósv vezeték a termelt ivarsejtek felváltva történő szállítására; e.=epiphallus - ez ondóvezető spermafelhalmozó helye, olykor spermatofort hoz létre; f.=flagellum - ostor; g.z.=glandula albuminifera - fehérjemirigy; g.h.=glandula hermaphroditica - himnósmirigy, vegyesivaru gonád; g.m.₁ és g.m.₂=glandulae muciniferae - nyálkamirigyek, vagy alakjuk után ujjas-mirigyek: tulajdonképpen a nyilzacskóhoz kapcsolódó, minden párós és szimmetrikus szervek; g.o.=glandula oviducalis seu vaginalis - petevezető-vagy hüvelymirigyek, minden a két szervszakasz határán; g.p.=glandula penialis - penismirigy, páratlan, asszimetrikus szervecske; g.v.₁ és g.v.₂=glandulae vestibulares - hüvelytornák mirigyek, páros vagy páratlan mirigycsoportok; o.=oviductus - önálló petevezető; p.=penis - az epiphallustól ill. ondóvezetőtől zározom-gyűrűvel el-különült, 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, mirigyes falu csőfél a spermoviduktban; s.=sracobelum - izompapilla a penisben, magányos vagy csoportos; sod.=spermoviductus - anatómiailag egységes üregű vezeték az ivarsejtek szállítására; s.t.a.=sacculus teli amoris - nyilzacskó vagy nyilzsák; t.a.=telum amoris - meszes nyil, úgynevezett "szerelemnyil", olykor hegységű izompapilla; v.d.=vas deferens - elkülönült ondóvezető; v.=vagina - hüvely.

7. ábra: A megtérmekezési kamra és a hozzá kapcsolódó szervek anatómiai felépítése Helix pomatiaban.

A: a himnósv vezeték, a negtermékenyítési kamra, a spermatheca és a fehérjemirigy kamrái ak térbeli viszonya. A himnósv vezeték spermával telt szakaszának kezdete, két spermatheca zsák és a negtermékenyítési kamra felnyitva; az összeolvadó "fehérjekamrák" két helyen elmeteszve. A valáságban a fehérjemirigy állományában lévő "fehérjekamráknak" saját faluk nincsen, hanem a váladékjáratokkal tagolt mirigysejtcsoportok formálják ki az üregek hetárát.

6. ábra.





7. ábra.

B:a spermatheca zsákok beszájadzsából jövő ivarvezeték és a "fehérjekamrák" hosszmetszete, rajta bejelölve a térbeli rajzon ábrázolt harántmetsztek helye.

d.h.=ductus hermaphroditicus; g.e.= és g.a.= a glandula albuminifera kamrái amelyek kétoldalról olvadnak bele az ivarvezetékebe; 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/: Gametic 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. - GÖODFRIEND,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. - KILIAS,R./1985/: Die Weinbergschnecke. *A.Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt*, 1-116. - LIIND,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. - LIIND,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. - MORTON, J./1979/: Molluscs. *Hutchinson Library, London*, 1-264. - SOLEM, A./1976/: Endodontiid land snails from Pacific Islands. Part 1: Family Endodontidae. *Field.Mus.Nat.Hist.,Chicago*, 1-508. - SOÓS,L./1959/: Csigák II. in: *Fauna Hungariae XIX*. 3./41/Budapest, 1-158. - TANAKA,M./1985/: Physiological changes during development of the ovoviparous freshwater snail, *Sinotaia quadratus historica*. *Zool.Sci.* 2/5:723-730. - TOLPA,A./1976/: A comparative study of the ultrastructure and mineralogy of land snail eggs. *Journ.lororphol.* 150:861-888. - TOLPA,A./1979/: Oviparity, egg retention and ovoviparity in pulmonates. *J.Moll.Stud.* 45:155-160. - TOLPA,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. - TOMFA, A./1980b/: The ultrastructure and mineralogy of the dart from *Philomycus carolinianus* with a brief survey of the occurrence of darts in land snails. *The Veliger*, 23/1:35-42. - VISSER, H.H.C. /1981/: Monauly versus diauly 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
Thökölly ut 25.I/5
H-1076 - Hungary