

## ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ГАСТРОПОД

Ю. С. МИНИЧЕВ и Я. И. СТАРОБОГАТОВ

*Ленинградский государственный университет и Зоологический институт  
Академии наук СССР (Ленинград)*

Примитивный половой аппарат *Gastropoda* был гермафродитным с резкой протерандрией; дальнейшая эволюция шла в одну сторону по пути формирования раздельнополости, а в другую — по пути становления гермафродитизма одновременного типа. В половой системе всех брюхоногих, за исключением самых низших, можно наметить пять основных отделов: гонадиальный, ренальный, бурсальный, паллиальный и цефалоподиальный; у легочных моллюсков ренальный отдел отсутствует, а у большинства *Diotocardia* имеются только гонадиальный и ренальный отделы, изредка, кроме того, бурсальный и цефалоподиальный. Независимое возникновение паллиального и цефалоподиального отделов у различных групп переднежаберных моллюсков и разные направления их специализации создают значительное разнообразие половых аппаратов, так что гомологию отдельных частей можно проследить лишь в пределах сравнительно узких групп. У *Opisthobranchia* и *Pulmonata* паллиальный отдел формируется из дна мантийной полости (в отличие от *Prosobranchia*), и гомологию его частей можно проследить по крайней мере в пределах подкласса. В ходе эволюции наблюдается субституция ренального и бурсального отделов паллиальным.

Брюхоногие моллюски — один из самых крупных классов животного мира. Освоив почти все арены жизни — море, пресные воды, сушу, внутреннюю среду других организмов, брюхоногие моллюски дали огромное разнообразие морфологических и физиологических приспособлений к существованию в этих средах. Анализ эволюционных изменений каждой системы органов весьма важен для понимания эволюции класса в целом. В предлагаемой работе мы рассматриваем некоторые моменты эволюции половой системы, достигающей в пределах класса наибольшего разнообразия.

### О ПЕРВИЧНОСТИ ГЕРМАФРОДИТИЗМА У GASTROPODA

Гипотезу о первичности гермафродитизма у брюхоногих моллюсков впервые, по-видимому, выдвинул Рузо (H. Rouzaud, 1885). С тех пор этот вопрос неоднократно обсуждался в литературе (Brock, 1886; Pelseeneer, 1896; Hescheler, 1900; Otto und Tönniges, 1906; Giese, 1915; Krull, 1935; Morton, 1955 и др.). Защитники первичности раздельнополого состояния у *Gastropoda* опираются в основном на две группы фактов (Pelseeneer, 1896; Giese, 1915): широкое распространение раздельнополости в разных классах моллюсков и морфологическое сходство гермафродитных и женских половых аппаратов *Prosobranchia*, особенно в связи с тем, что этот подкласс всегда считался наиболее примитивным в пределах класса.

При переходе от раздельнополости к гермафродитизму должны происходить поэтапные преобразования организации самок и самцов, при этом последние должны постепенно редуцироваться и исчезать, как это наблюдается у усонюгих раков (Darwin, 1851—1854) и некоторых высо-

ко специализированных паразитических гастропод (Иванов, 1940). Однако среди брюхоногих приведенный пример единственный. Важно отметить, также, что переход от раздельнополости к гермафродитизму связан обычно с паразитическим или прикрепленным образом жизни.

Один из важнейших фактов, свидетельствующих в пользу первичности гермафродитизма у гастропод,— широкое распространение гермафродитизма среди самых низших представителей класса: Patellidae, Acmaeidae, Fissurellidae, Lepetellidae. У ряда представителей этих семейств наблюдается столь резко выраженная протерандрия, что они могут существовать значительное время в мужской или женской стадиях (Wilcox, 1898; Orton, 1920; Rammelmeyer, 1925; Vacci, 1947; Pellegrini, 1948). В связи с этим очень вероятно, что многие низшие Prosobranchia, которые до сих пор считались раздельнополыми, на самом деле могут оказаться протерандрическими гермафродитами. Существенно также и то, что, хотя имеются исследования, доказывающие гермафродитизм некоторых представителей низших Diotocardia, не существует ни одной работы, где бы была строго доказана раздельнополость представителей Zygobranchia или Docoglossa.

Если, исходя из этого, мы будем рассматривать гермафродитизм как первичное состояние среди Gastropoda, то трудности в трактовке репродуктивных отношений отпадают. Развитие последних у Gastropoda можно представить следующим образом. Первичные брюхоногие моллюски были гермафродитными формами с резко выраженной протерандрией и наружным оплодотворением; половые продукты выбрасывались во внешнюю среду через первичное (почечное) половое отверстие. Такая половая система, несомненно, малоэффективна и содержит потенциальную возможность самооплодотворения. Выход из подобной ситуации намечается уже у Diotocardia и реализуется у высших Gastropoda независимо в различных филогенетических ветвях. В линии, ведущей к раздельнополым формам, происходит подавление в гонаде либо мужских, либо женских потенций развития. У современных раздельнополых форм иногда в виде аномалии наблюдается развитие в гонаде продуктов противоположного пола. Не исключена возможность, что закрепление этой аномалии могло в отдельных случаях приводить к возврату гермафродитного состояния.

Таким образом, для низших Diotocardia протерандрия оказалась достаточной для предотвращения самооплодотворения и формирования популяций, в которых некоторые особи функционируют как самцы, а некоторые — как самки. У Monotocardia, Neritacea, а возможно, и у Trochacea выпадает или первая (мужская) или вторая (женская) стадия развития полового аппарата.

Таким же путем, видимо, формируется половой аппарат раздельнополых заднежаберных Acochliidae. У низших гермафродитных Euthyneuга сохраняется резкое разделение во времени мужской и женской стадий, так как половая система имеет ряд особенностей, затрудняющих эффективное и одновременное функционирование мужских и женских отделов (совмещение путей для прохождения спермы и яиц, перенос спермы при помощи незамкнутых ресничных бороздок и т. д.). У высших Euthyneuга эти особенности (неадаптивные по отношению к половой системе в целом) и создаваемые ими трудности в функционировании половых аппаратов устраняются в разных группах образованием замкнутых семяизвергательных и семяпроводящих каналов, разделением женских протоков, служащих для приема спермы и откладки яиц, формированием семенных капсул, сперматофоров и т. д., что приводит к сближению мужской и женской стадий.

Таким образом, гермафродитное состояние у Gastropoda нам представляется первичным (смч также: Догель, 1940; Morton, 1954, 1955), что не исключает вторичного возникновения гермафродитизма в некоторых специализированных группах.

(см. рисунок)

У всех наиболее примитивных брюхоногих моллюсков половая система состоит из непарной гонады, открывающейся в почку или в реноперикардиальный канал и выводящей свои продукты через нефропор. Ни эмбриология, ни анатомия нынеживущих форм не дают оснований для предположения, что гонада у самых низших гастропод была парной и что впоследствии произошло слияние обеих гонад или редукция одной из них. В то же время данные по анатомии *Monoplacophora* (Lemche and Wingstrand, 1959) заставляют считать парность гонад первичным состоянием. Приходится заключить, что непарность гонад возникла еще у экзогастрических предков гастропод, которых следует рассматривать как особую боковую ветвь *Monoplacophora*.

Очень важен вопрос, какое из двух состояний, наблюдаемых у низших брюхоногих моллюсков, следует считать первичным: то состояние, когда гонада открывается непосредственно в почку, как у *Docoglossa* и *Pleurotomaria*, или то, когда она открывается в реноперикардиальный проток, как у *Diodora*, *Puncturella* и *Trochidae*. Пельзенеер (1906) считал второе из этих состояний первичным, основываясь на предположении о примитивности рода *Solemya* (у которого наблюдается такое состояние) среди низших двустворчатых моллюсков (*Protobranchia*). Однако более новые данные (Purchon, 1956) свидетельствуют против примитивности рода *Solemya*, да к тому же у единственного подробно изученного анатомически вида *Monoplacophora* — *Neopilina galathea* (Lemche and Wingstrand, 1959) гонада открывается прямо в почку. В пользу первичности связи гонады непосредственно с почкой говорит и тот факт, что у *Haliotis* гонада открывается то в почку (Perrier, 1889; Erlanger, 1892; Crofts, 1929), то в правый реноперикардиальный проток (Haller, 1894; Totzauer, 1902; Meyer, 1913). Эмбриологические данные вряд ли могут пролить свет на этот вопрос, так как и почка и гонада формируются из общего с перикардом целомического зачатка (см., например, D'Asaro, 1966), и оба способа соединения почки и гонады отражают характерную для всех моллюсков связь гонады с другими целомическими образованиями. Можно лишь предполагать, что у наиболее примитивных гастропод характер связи не был строго стабилизирован (как у *Haliotis*) и приобрел то или иное выражение лишь в дальнейшем или же, менее вероятно, что различия в характере соединения почки и гонады связаны с половыми стадиями у протерандрических гермафродитов.

Половую систему низших брюхоногих моллюсков можно с достаточным основанием подразделять на два отдела — гонадиальный, представленный гонадой и коротким протоком, соединяющим ее с почкой или с реноперикардиальным протоком, и ренальный, представленный правой почкой, выполняющей, кроме экскреторной функции, функцию придаточных образований половой системы. Такая половая система открывается наружу первичным (ренальным) половым отверстием. У *Monotocardia* и *Neritacea* формируется новый отдел — паллиальный, и почка в измененном виде входит в состав полового аппарата (Drummond, 1903; Otto und Tönniges, 1906; Thiele, 1910; Bourne, 1911 и др.). Наличие гоноперикардиального протока (соответствующего сообщению почки с перикардом у *Diotocardia*) очень характерно для *Prosobranchia*, в том числе для высших форм (Fretter, 1946; Marcus and Marcus, 1962 и др.). В онтогенезе правая почка (первично левая) целиком входит в состав полового аппарата. У самцов без замкнутого паллиального семяпровода она формирует весь выводной проток, а у самок — участок гонодукта от места отхождения гоноперикардиального протока до первичного полового отверстия. У большинства *Prosobranchia* формируется еще один отдел половой системы — мужской совоку-

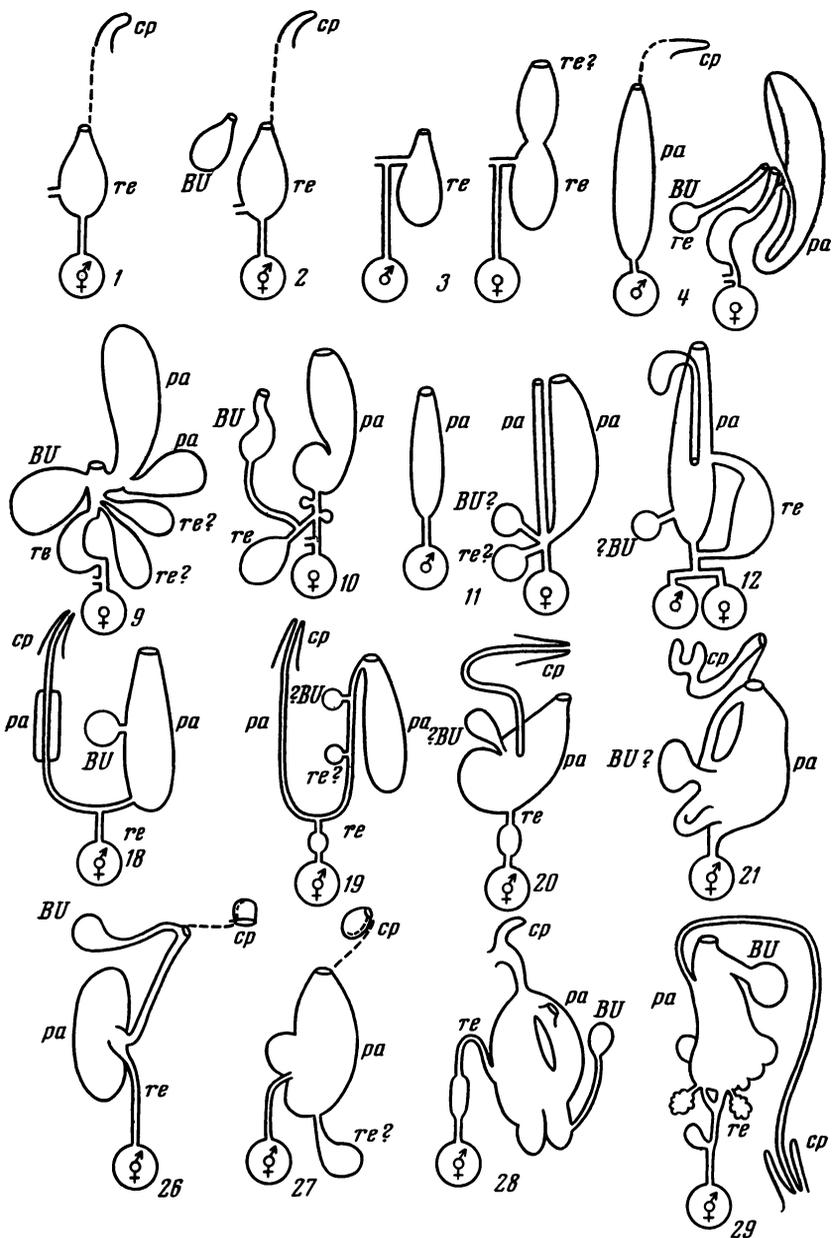


Рис. 1, а

Схемы половых систем различных родов Gastropoda

1 — «Acmaea» sybaritica (Acmaeidae), 2 — Cocculina (Cocculinidae), 3 — Calliostoma (Trochidae), 4 — Dicrista (Cyclophoridae), 5 — Neocyclotus (Cyclophoridae), 6 — Littorina (Littorinidae), 7 — Onoba (Onobidae), 8 — Pomatiopsis (Hydrobiidae), 9 — Circulus (Circulidae), 10 — Skeneopsis (Skeneopsidae), 11 — Cingulopsis (Cingulopsidae), 12 — Omalogyra (Omalogyridae), 13 — Rissoella (Rissoellidae), 14 — Melanoides (Thiaridae), 15 — Cerithium (Cerithiidae), 16 — Ocenebra (Muricidae), 17 — Clathrus (Epitonidae), 18 — Acteon (Acteonidae), 19 — Pleurobranchaea (Pleurobranchidae), 20 — Bathydoris (Bathydoriidae), 21 — Toledonia (Diaphanidae), 22 — Cyllindrobulla (Cyllindrobullidae), 23 — Alderia (Alderidae), 24 — Aplysia (Aplysiidae), 25 — Cylichna (Scaphandridae), 26 — Tylodina (Umbraculidae), 27 — Limacina (Limacinidae), 28 — Clio pyramidata f. sulcata (Cavoliniidae), 29 — Onchidiella (Onchidiidae), 30 — Siphonaria (Siphonariidae), 31 — Salinator (Amphibolidae), 32 — Lymnaea (Lymnaeidae), 33 — Ena (Enidae); bu — бурсальный отдел, cp — цефалоподийный отдел, pa — паллиальный отдел, re — ренальный отдел; гонадиальный отдел обозначен знаком соответствующего пола

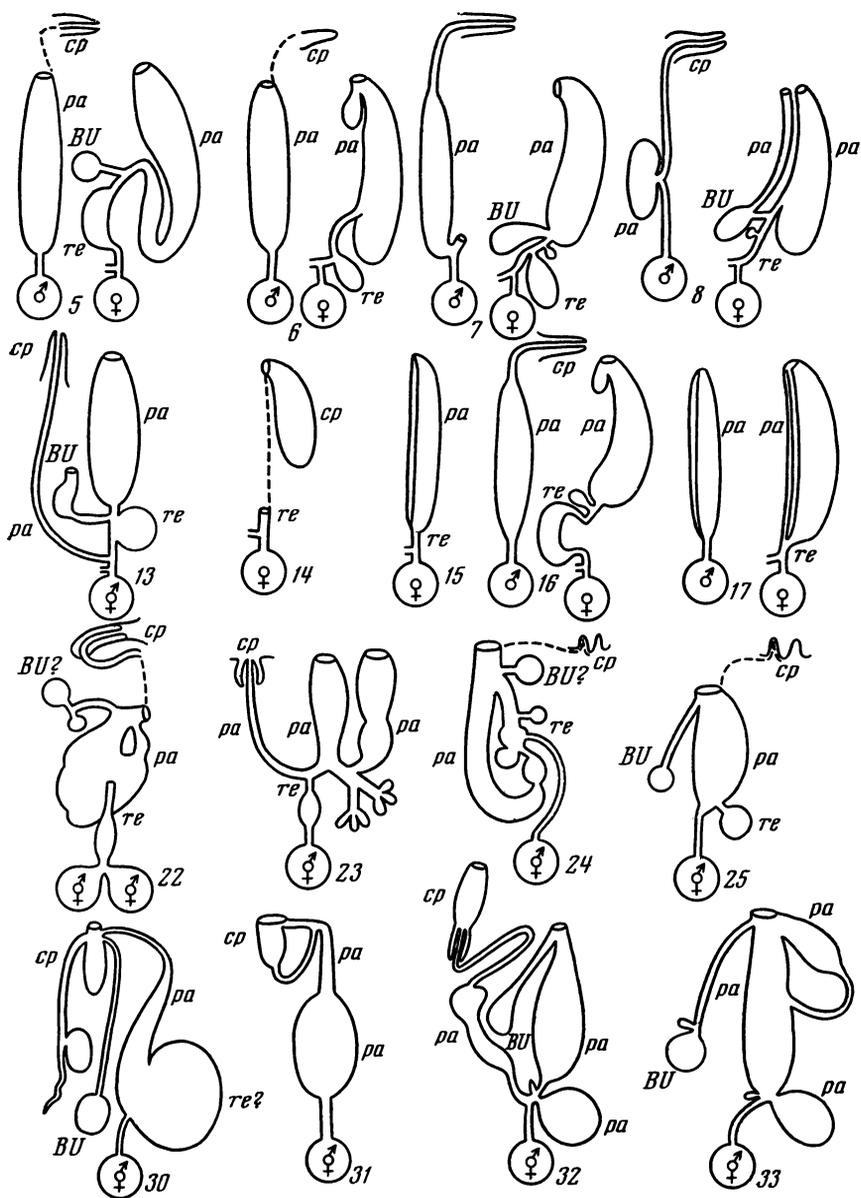


Рис. 1, б

пительный аппарат, который сообщается с половым отверстием у примитивных форм ресничной семяпроводящей бороздкой; последняя имеет сложное происхождение и пути развития. Проксимальная ее часть происходит из складок мантии (из этого отдела развиваются и паллиальные структуры женской половой системы), дистальная часть имеет цефалическое или педальное происхождение (реже — паллиальное). В онтогенезе эти два участка формируются раздельно, причем нередко дистальный участок замыкается в семяизвергательный канал при сохранении примитивного незамкнутого состояния в паллиальном отделе. Кроме того, следует считать, что семенная капсула (бурса), служащая для накопления спермы партнера, возникает независимо от остальных отделов, хотя и имеет паллиальное происхождение. Это доказывается ее независимым от паллиального гонодукта формированием в ходе

онтогенеза и, кроме того, наличием таких случаев, когда бурса открывается независимо от паллиальных протоков (Dicrista — Thompson, 1969) или когда бурса имеется, но паллиальный гонодукт отсутствует (Cocculina — Thiele, 1903). Бурсальный отдел (чаще всего включающий бурсу с ее протоком) отмечает границу между ренальным и паллиальным отделами половой системы. Таким образом, половые протоки Prosobranchia состоят из пяти самостоятельных отделов: гонадиального, ренального, бурсального, паллиального и цефалоподиального.

Иные отношения наблюдаются у Euthyneura. Половая система Opisthobranchia формируется из мезодермального и двух эктодермальных зачатков. У примитивных форм, например, у *Cylichnatus incisula* (по нашим данным), гонада и семеприемник происходят из мезодермы, из одного эктодермального зачатка формируется паллиальный гонодукт с его железами, из другого — мужской совокупительный аппарат. Попутно следует отметить, что и у Opisthobranchia и у Pulmonata паллиальный гонодукт образуется за счет дна, а не за счет крыши мантийной полости, как у Prosobranchia. В связи с тем, что семеприемник имеет мезодермальную природу и развивается независимо от мантийного впячивания, дающего паллиальный гонодукт, это образование не гомологично бурсальному отделу Prosobranchia. Семеприемник низших Opisthobranchia представляет собой видоизмененную почку, вошедшую в состав полового аппарата. Следует отметить, что вопрос о гомологию дефинитивной почки Opisthobranchia нуждается в специальном изучении. У примитивных форм почка формируется в правом отделе мантии, отщуровываясь от правого угла реноперикардимального зачатка (Smith, 1967), что может указывать на гомологию ее правой почке Diotocardia. В этом случае придется признать, что в состав полового аппарата входит левая почка, а не правая, как у Prosobranchia. У высших Opisthobranchia семеприемник имеет эктодермальное происхождение (Tardy, 1967) и, таким образом, ренальный отдел у них представлен лишь коротким гонадиальным протоком. У многих Opisthobranchia, кроме семеприемника, расположенного в начале паллиального гонодукта, имеется вторая семенная камера — копулятивная сумка (сперматека). Она формируется независимо в различных филогенетических ветвях и, кроме того, у примитивных форм не связана с паллиальным гонодуктом. Например, у представителей родов *Pinufius*, *Armina*, *Tritonia*, *Notaeolidia* бурса открываются наружу рядом с овидуктом (Odhner, 1944; Marcus and Marcus, 1960, 1967; T. Thompson, 1961; наши данные). Таким образом, сперматека Opisthobranchia по способу формирования отвечает бурсальному отделу гонодукта Prosobranchia, но расположена на дистальном конце яйцевода. У ряда форм, например у раковинных крылоногих моллюсков, семенная камера состоит из двух гистологически различных участков, что может свидетельствовать о слиянии двух камер: ренального семеприемника и паллиальной копулятивной сумки.

Половой аппарат большинства Pulmonata довольно резко отличается от такового Opisthobranchia отсутствием ренального отдела. Действительно, в онтогенезе Basommatophora и Stylommatophora половые протоки целиком возникают из эктодермальных зачатков (Pabst, 1914; Fraser, 1946). Развитие половой системы полностью независимо от реноперикардимальной закладки (Hoffmann, 1922). Проксимальные участки паллиального гонодукта дифференцируются в примитивно парную белковую железу; семеприемник, по крайней мере у Basommatophora, представляет собой обособившийся участок мантийной полости (Fraser, 1946) и отвечает бурсальному отделу гонодукта Prosobranchia. Таким образом, у Pulmonata мы не находим ни в онтогенезе, ни у взрослых форм указаний на вхождение ренальных структур в состав полового аппарата.

Дистальные части полового аппарата у Stylommatophora и Basommatophora имеют различное происхождение. У Stylommatophora вся поло-

вая система, кроме гонады и ее протока, формируется из единого эктодермального зачатка (Martoja, 1964), и копулятивный аппарат представляет собой обособившуюся часть паллиального гонодукта. У *Vasommatophora* мужской половой аппарат с участком семяпровода дифференцируется из самостоятельного эктодермального зачатка.

По строению половой системы *Siphonariidae* и *Systellommatophora* (т. е. *Onchidiidae*, *Veronocelidae*, *Rathoustiidae*, *Rhodopidae*) довольно резко отличаются от основной массы *Pulmonata*. Развитие *Siphonariidae* почти не изучено, поэтому проводить гомологии между отделами полового аппарата можно лишь предположительно. Несомненно, что копулятивный аппарат имеет головное и независимое от гонодукта происхождение. Не исключено, что в состав гонодукта входит нефридий, причем последний образует значительную часть половых путей.

Половая система *Onchidiidae* своеобразна (Joyeux-Laffuie, 1882; Plate, 1893; Wissel, 1898; Fretter, 1943; наши данные). Начальный отдел гонодукта содержит стебельчатую камеру, не гомологичную семеприемнику *Oristhobranchia*, хотя и принадлежащую ренальному отделу. Далее он продолжается в виде тонкого протока, расщепляющегося вскоре на два, позднее вновь соединяющихся. Один из этих протоков открывается во внутреннюю камеру оплодотворения. На дистальном конце эта часть гонодукта (несомненно, паллиальная по происхождению) вновь разделяется на мужской и женский протоки. Первый направляется к расположенному на головной лопасти копулятивному аппарату, а второй получает проток сперматеки («бурсы») и открывается половым отверстием терминально на заднем конце тела. Таким образом, в половой системе *Onchidiacea* (и в сравнимых с ней половых системах *Veronicellidae*, *Rathoustiidae* и *Rhodopidae*) можно выделить четыре отдела: гонадиальный, ренальный, паллиальный и цефалоподиаальный.

#### ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ PROSOBRANCHIA

Как уже отмечалось выше, примитивные *Diotocardia* — протерандрические гермафродиты со сравнительно простой половой системой, состоящей из гонадиального и ренального отделов, причем последний совмещает половую и выделительную функции. Некоторым усложнением оказывается развитие копулятивного аппарата у ряда *Acmaeidae* (например, у «*Acmaea*» *sybaritica* Dall) и *Lepetellidae* (*Bathysciadium*, *Adissonia*). Копулятивный аппарат формируется в обеих группах явно независимо (в первом случае под правым щупальцем, во втором — как вырост самого щупальца). Очевидно, здесь имеется и зачаточный паллиальный отдел в виде борозды, подающей сперму от нефропора к копулятивному органу.

Трудности функционирования столь просто устроенного полового аппарата в качестве гермафродитного порождают две эволюционные тенденции: первая — разобщение мужской и женской фаз, приводящее в конце концов к полному их обособлению и раздельнополости, вторая — усложнение полового аппарата за счет добавления мантийных и иных образований. Обе тенденции проявляются одновременно: сочетание их приводит к тому, что современные гермафродитные формы обладают обычно достаточно сложными половыми аппаратами, а более простые сохраняются у раздельнополых. Распространение гермафродитизма среди *Prosobranchia* заставляет считать, что раздельнополость возникла неоднократно и независимо в разных филогенетических ветвях.

Половой аппарат *Anisobranchia* (кроме *Neritacea*) почти точно повторяет таковой низших форм. У самок *Calliostoma*, правда, имеется постренальная надстройка, трактуемая обычно (Fretter and Graham, 1962) как

зачаточный паллиальный гонодукт, хотя и представляет собой разросшуюся ренальную папиллу.

Наиболее просто среди *Monotocardia* устроен половой аппарат *Thiagridae* и *Planaxidae* (Moore, 1898, 1899, 1899a; Morrison, 1948), в котором ренальный гонодукт продолжен лишь ресничной бороздой. Правда, у представителей этих семейств имеется особая (цефалическая?) выводковая камера, расположенная в гемоцеле. Такой тип полового аппарата, вероятно, был свойствен примитивным представителям ряда ветвей *Prosobranchia* и исходно функционировал как гермафродитный, о чем свидетельствует сходство его с ранними (мужскими) стадиями развития гермафродитного аппарата *Calyptraeidae* и *Capulidae* (Giese, 1915). Дальнейшее развитие паллиального отдела приводит к образованию незамкнутого паллиального гонодукта (*Melanopsidae*, *Modulidae*, *Cerithiidae*, *Cerithiopsidae* — Seshaiya, 1934; Johansson, 1947; 1953; 1956a; Morrison, 1948; Dazo, 1965). Некоторым своеобразием мужского полового аппарата в этом случае будет присутствие простаты. Однако и эта особенность могла развиться первоначально в гермафродитных аппаратах, о чем свидетельствует наличие простаты на мужской фазе у представителей *Eritoniidae* (Fretter and Graham, 1962).

Дальнейший этап — замыкание паллиального гонодукта в трубку. Это в равной степени касается и мужского и женского половых аппаратов и происходило в разных группах независимо. Так, у самок ряда *Cyclophorodacea* паллиальный гонодукт еще до замыкания и соединения с бурсальным отделом подразделяется кривой складкой, что обуславливает S-образную форму паллиального гонодукта у некоторых циклофорид (F. Thompson, 1969). В других группах происходит просто постепенное замыкание продольной щели, причем половое отверстие при этом может занимать разное положение: проксимальное у *Olivancillaria* (Marcus and Marcus, 1959), среднее у *Pomatias* (Fretter and Graham, 1962) или дистальное у большинства родов. О постепенности процесса зарастания продольной щели свидетельствует и сохранение у самцов ренального полового отверстия в первичном (*Onobidae*, *Rissoidae* — Johansson, 1956) или слегка сдвинутом вперед (*Ocenebra* — Fretter, 1941) положении. Замыкание паллиального гонодукта опять же могло происходить и у гермафродитных предков, о чем свидетельствует крайнее сходство мужского и женского аппаратов у *Pilidae* (вплоть до наличия гомолога паллиального пениса у самок).

Кроме монаулических<sup>1</sup> половых систем, у *Prosobranchia* встречаются диаулические и триаулические. При этом у самок может наблюдаться вторичная диаулия, обусловленная продольным расщеплением единого протока. Например, у самок *Pomatiodidae* происходит продольное разделение паллиального гонодукта на основе обычного для яйцеводов *Rissoacea* неполного подразделения на железистую часть и ресничную бороздку. Именно в таком неполном подразделении Круль (1935) усматривал доказательство происхождения раздельнополых *Prosobranchia* от гермафродитных. Однако, на наш взгляд, этот процесс мог идти и у раздельнополых форм. Гораздо более убедительно говорить в пользу первичности гермафродитизма случаи первичной диаулии. У самок *Skeneopsis* (Fretter, 1948) диаулическая половая система, по-видимому, развивается в результате того, что паллиальные образования продолжают собой и ренальный отдел (замкнутым протоком) и открывающийся независимо бурсальный (ресничной бороздой). Дальнейшее развитие систем такого типа — половая система *Cingulopsis* (Fretter and Patil, 1958), где второй паллиальный тракт также представлен трубкой. Связана с этим типом и половая система *Rissoinidae* (Kosuge, 1965; Ponder, 1968). Слож-

<sup>1</sup> Монаулия — наличие единого паллиального протока, ди- и триаулия — наличие соответственно двух и трех параллельных паллиальных протоков.

ная гермафродитная половая система Velutinidae, как и раздельнополые системы Triviidae, развились на основе гермафродитных систем примерно такого типа, как у Capulidae и Calyptraeidae, о чем свидетельствует их значительное сходство (Fretter, 1946). Гермафродитная половая система Rissoellidae (Fretter, 1948) легко может быть сопоставлена с диаулическими женскими системами Rissoacea. В этом случае, однако, имеется триаулия, поскольку ренальный отдел продолжен обычного строения паллиальным, бурсальный, как у Skeneopsis, имеет два выхода — один в половой тракт, другой в мантийную полость, а кроме того, мантийные складки замыкаются в семяпровод.

Интерпретация гермафродитных половых систем Omalogyra, Valvata и женской системы Neritidae в настоящее время крайне затруднительна в виду отсутствия сравнительноанатомических и эмбриологических данных, однако все же можно считать, что образование их шло аналогично образованию диаулических и триаулических половых систем Rissoacea.

Конечный (цефалоподиальный) отдел представлен в различных группах Prosobranchia независимо возникшими образованиями. Он имеется, как правило, у самцов в виде «затылочного» или щупальцевого пениса, но иногда и у самок (выводковая камера Thiariidae и Planaxidae, овипозитор Melanopsidae и Modulidae — Morrison, 1948).

В целом для Prosobranchia важно отметить колоссальное разнообразие половых аппаратов, связанное с тем, что в пределах этой группы более поздние паллиальный и цефалоподиальный отделы только формируются и притом независимо в разных подгруппах. Вторая важная особенность — постепенная субституция более старых отделов (ренального и бурсального) более молодым (паллиальным), приводящая подчас к полному или почти полному исчезновению первых двух (например, бурсального отдела у Cerithiacea — Johansson, 1956a).

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ OPISTHBRANCHIA

Половая система гипотетических исходных Opisthobranchia обладала следующими чертами. Гонада была единой, не подразделенной на дольки; мужские и женские половые продукты развивались последовательно в одних и тех же участках; паллиальный гонодукт был представлен простой железистой трубкой, дополнительные железы не были обособлены; простата отсутствовала; имелся лишь один семеприемник (ренальный); невтяжной копулятивный орган педального происхождения сообщался с паллиальным гонодуктом ресничной бороздкой; пути для проведения яиц, экзогенной и эндогенной спермы были практически не разобщены.

Знаменательно, что к такому типу приближаются половые системы не «примитивных» Asteonidae, а высших семейств Cephalaspidea, представители которых обладают незамкнутой семяпроводящей бороздой, примитивным типом семеприемника и часто не имеют копулятивной сумки. Правда, у них имеется обособленная простата, примыкающая к копулятивному органу, что обычно расценивается как признак резкой специализации. Однако простата высших Cephalaspidea не гомологична таковой Asteonidae, так как у последних она дифференцируется из паллиального отдела гонодукта. Половая система Asteonidae (так же как Nudatinidae и большинства Ringiculidae) характеризуется диаулией, морфологически не обособленными нидаментальными железами, наличием паллиальной простаты. У высших Cephalaspidea (Bullidae, Scaphandriidae и др.), как правило, белковая, слизистая и мембранная железы (по терминологии Гислина — М. Т. Ghiselin, 1966) отдифференцированы от яйцевода. В принципе все диаулические половые системы Euthyneura происходят от монулических. Однако половая система Asteonidae не вы-

водится от таковой Scaphandracea. Эти две группы образуют независимые параллельные линии развития. В одной линии эволюция, не меняя общей схемы строения полового аппарата, шла по пути частных изменений, повышающих его эффективность (формирование пениальной простаты, раздражающих органов, камеры для формирования сперматофоров и др.), что не могло полностью предотвратить смешение экзогенной и эндогенной спермы и самооплодотворение. В другой линии (Asteonidae — Hydatinidae) происходит полное разделение паллиального гонодукта за счет обособления семяпровода (андродиаулия), который вступает в тесную связь с цефалическим отделом полового аппарата; дополнительные железы яйцевода располагаются таким образом, что яйца проходят через их полость. Обычно принимают, что невтягивающийся пенис Asteonidae наследие переднежаберных предков. Однако, судя по расположению мускулатуры, это образование возникло в пределах Asteonidae и, видимо, не гомологично копулятивному органу остальных Cephalaspidea. Развитию невтягивающегося пениса способствовало наличие хорошо развитой раковины и глубокой мантийной полости. У типичных Cephalaspidea с редуцированной мантийной полостью, обитающих к тому же в инфауне, происходит формирование погруженного в гемоцель копулятивного органа.

Половые системы Diaphanidae и, вероятно, Notadiaphanidae составляют в пределах Cephalaspidea третий тип. Они также характеризуются разделением паллиального гонодукта, но за счет отделения яйцевода (оодиаулия), наличием семяпроводящей борозды, отсутствием семеприемника. В отличие от Asteonidae, у Diaphanidae диаулия достигается разделением паллиального гонодукта не с дистального, а с проксимального конца. При этом в этих группах отделяются совершенно разные отделы гонодукта, хотя результаты одинаковы — разобщение путей для проведения мужских и женских половых продуктов. Все это заставляет сделать вывод о том, что в пределах Cephalaspidea наблюдаются три независимых направления эволюции исходного для Opisthobranchia типа полового аппарата.

На основе высокоэффективных диаулических половых аппаратов сформировались половые системы большинства остальных заднежаберных моллюсков.

Тенденция к обособлению яйцевода от общего гонодукта, намеченная у Diaphanidae, в полной мере реализуется у Anaspidea и Sacoglossa. Эти группы характеризуются, прежде всего, наличием простаты паллиального происхождения (часто не обособленной от гонодукта), обособленной белковой железы (которую не пересекают половые продукты), разделением слизистой железы на два отдела и другими чертами. Существенное различие между Anaspidea и Sacoglossa заключается в строении мужского полового тракта. У Anaspidea сохраняется примитивное состояние, свойственное Diaphanidae: сперма переносится к пенису по открытой ресничной бороздке. У Sacoglossa ясно выражена тенденция к образованию замкнутого семяпровода, что приводит к формированию триаулической половой системы; обладающая ресничной бороздкой *Cylindrobulla* (Marcus and Marcus, 1956) связывает половые системы Sacoglossa и Diaphanidae.

Половые аппараты Notaspidea, Anthobranchia и Nudibranchia формируются на основе андродиаулических половых аппаратов Asteonidae. Правда, промежуточные формы, связывающие эти группы, отсутствуют и их родство обосновывается сходством планов строения половых аппаратов и наличием особых ресничных механизмов в ампуле для проведения спермы (Ghiselin, 1966). Umbraculidae, обладающие гонодуктом, гермафродитным на всем протяжении, открытой семяпроводящей бороздкой и невтягивающимся пенисом (MacFarland, 1966), представляют, несомненно, независимую ветвь развития от монаулических форм. Остальные No-

taspidea имеют ди- и триаулические половые системы, выводимые от таковых Asteonacea. Обособление яйцевода от общего гонодукта — характерная черта Anthobranchia, отличающая их от Nudibranchia с диаулическими половыми системами. Приобретая тонкие и сложные механизмы для предотвращения самооплодотворения и смешивания экзогенной и эндогенной спермы, для быстрого формирования яйцевых оболочек, голожаберные моллюски обнаруживают наиболее совершенный тип половой системы среди Opisthobranchia.

Изученные нами представители различных родов раковинных крылоногих моллюсков обладают монаулической половой системой (см. также Morton, 1954; Spoel, 1967). Лишь у высших представителей Thecosomata наблюдается формирование замкнутого семяпровода и вторичного женского полового отверстия (Spoel, 1965); половая система этих форм приобретает внешнее сходство с оодиаулическими системами Anaspidea и, по-видимому, близкими к ним Gymnosomata.

Таким образом, на основе совершенствования трех основных типов половых систем Cephalaspidea формируются половые системы трех филогенетических ветвей «высших» Opisthobranchia; во-первых, Sacoglossa, Anaspidea, Gymnosomata, во-вторых, Notaspidea, Anthobranchia, Nudibranchia, в третьих, Umbraculidae, Thecosomata.

### ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ PULMONATA

Половая система гипотетических исходных Pulmonata обладала следующими чертами. Гонада была поделена на дольки, мужские и женские половые продукты развивались в них последовательно. Проток гонады впадал в паллиальный гонодукт примерно на границе его проксимальной трети, рядом с протоком бурсы. Паллиальный гонодукт был представлен простой железистой трубкой, оканчивающейся единым отверстием, причем дистальная часть трубки была подвижной и могла использоваться в качестве копулятивного аппарата. К этому прототипу более близка половая система Stylommatophora, с той лишь разницей, что даже у самых низших представителей имеется простата, дистальная часть паллиального гонодукта ниже ее поделена продольно на мужскую и женскую части (семидиаулия) и в мужской части дистальный конец превращен в копулятивный аппарат. Таким образом, монотремия — наличие единого полового отверстия у Stylommatophora — первичное состояние. Кроме того, в этой группе семеприемник открывается у дистального конца яйцевода, а место впадения протока гонады сдвинуто по паллиальному гонодукту в проксимальном направлении. Вся дальнейшая эволюция половой системы в пределах Stylommatophora сводится к формированию сложных приспособлений, связанных с копуляцией, и все более полному разделению паллиального гонодукта, которое достигает высшего выражения у Achatinellidae и Athoracophoridae.

Половая система Basommatophora характеризуется наличием цефалического отдела, представленного копулятивным аппаратом, а иногда и его придаточными образованиями. Копулятивный аппарат соединен с паллиальным половым отверстием ресничной бороздой или чаще замкнутым протоком.

В пределах Actophila можно наблюдать постепенное смещение места впадения бурсы в паллиальный отдел. У Melampus и Otina оно занимает положение, близкое к исходному, а у всех других родов бурса впадает в дистальную часть паллиального гонодукта. Свидетельство о первоначальном месте впадения бурсы легко получить из данных по эмбриональному развитию Basommatophora (Freser, 1946). Второй процесс — постепенное деление паллиального гонодукта. У многих Actophila (Pythia, Ovatella, Pedipes, Carychium) и Amphibola он не разделенный. Имеются

случаи, когда гонодукт разделяется сразу после простаты (*Trimusculus*, *Chilina*) или перед простатой (*Latia*, *Acroloxus*, *Melampus*, *Otina*; и у двух последних родов оформленной простаты нет вовсе, но разделение идет примерно на том же уровне). Наконец, у *Lymnaea* паллиальный гонодукт разделяется у места впадения белковой железы.

В особом направлении эволюционировала синтремическая половая система *Amphibolidae*, где в качестве единственного отверстия оказалось цефалическое половое отверстие, которое топографически точно соответствует мужскому отверстию остальных *Vasommatophora*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог всему сказанному, можно подчеркнуть следующие особенности эволюции половой системы брюхоногих моллюсков.

Примитивный половой аппарат низших *Gastropoda* гермафродитный, с сильно разобщенными мужской и женской стадиями. Дальнейшая его эволюция у *Prosobranchia* шла частью по пути еще большего разобщения стадий и развития на этой основе раздельнополости, возникавшей независимо в разных группах, частью по пути усложнения половых протоков, обеспечивающего возможность сближения стадий и становления одновременного гермафродитизма. У *Opisthobranchia* и *Pulmonata* развитие шло исключительно по второму пути.

Ренальный отдел у всех *Prosobranchia* гомологичен, тогда как гомология ренального отдела *Prosobranchia* и *Opisthobranchia* остается неясной. У *Pulmonata* (исключая *Systellommatophora* и *Siphonariidae*) ренальный отдел отсутствует.

Паллиальный отдел в пределах *Prosobranchia* возникает независимо в разных группах и гомологичен лишь в том отношении, что образуется за счет крышки мантийной полости. Паллиальный отдел у *Opisthobranchia* и *Pulmonata*, возможно, гомологичен, но он не отвечает таковому *Prosobranchia*, так как формируется из дна мантийной полости. В отличие от этого, бурсальный отдел (также мантийного происхождения), по-видимому, гомологичен у всех форм, у которых он имеется. Цефалоподальный отдел во всех группах возникал многократно и независимо и о его гомологии можно говорить лишь в пределах более узких групп (например, *Littorinacea*) или групп большого объема и ранга, но принадлежащих к высшим подклассам (например, *Vasommatophora*).

В ходе эволюции, наряду с усложнением полового аппарата и формированием новых его отделов, наблюдается субституция ренального и бурсального отделов паллиальным.

## ЛИТЕРАТУРА

- Догель В. А., 1940. Сравнительная анатомия беспозвоночных, 2. Учебно-пед. изд-во: 1—496, Л.
- Иванов А. В. 1940. Половые отношения у паразитических *Gastropoda*, Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 68, 4: 61—80.
- Васци G., 1947. L'inversione del sesso ed il ciclo stagionale dell gonade in *Patella coerulea* L., Publ. staz. zool. Napoli, 21: 183—217.
- Bourne G., 1911. Contribution to the morphology of the group *Neritacea* of the aspidobranch gastropods. 2. The *Helicinidae*, Proc. Zool. Soc. London, 2: 759—809.
- Брок J., 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der *Stylommatophoren* Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwiflung einiger anderer Organsysteme, Z. wiss. Zool., 44: 333—395.
- Crofts D. R., 1929. *Haliotis*, Proc. Liverpool Biol. Soc., 43: 1—174.
- Darwin Ch., 1851—1854. A monograph of the sub-class *Cirripedia*, 1—2, I—XII: 1—400, I—VIII: 1—684, London.
- D'Asaro Ch. N., 1966. The egg capsules, embryogenesis and early organogenesis of a common oyster predator *Thais haemastoma floridana* (*Gastropoda*, *Prosobranchia*), Bull. Marine Sci., 16, 4: 884—914.
- Дазо В. С., 1965. The morphology and natural history of *Pleurocera acuta* and *Gonio-basis livescens* (*Gastropoda*, *Cerithiacea*, *Pleuroceridae*), Malacologia, 3, 1: 1—80.

- Drummond I. M., 1903. Notes on the development of *Paludina vivipara* with special reference to the urogenital organs and theories of gastropod torsion, *Quart. J. Microscop. Sci.*, 46: 97—143.
- Erlanger R., 1892. On the paired nephridia of prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most prosobranch, and the relation of the nephridia to the gonad and genital duct, *Quart. J. Microscop. Sci.*, 33: 587—623.
- Fraser L. A., 1946. The embryology of the reproductive tract of *Lymnaea stagnalis* *appressa* Say, *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 65: 279—298.
- Fretter V., 1941. The genital ducts of some British stenoglossan prosobranchs, *J. marine biol. Assoc. U. K.*, 25: 173—211.—1943. Studies in the functional morphology and embryology of *Onchidiella celtica* (Forbes and Hanley) and their bearing on its relationships, *Ibidem*, 25: 685—720.—1946. The genital ducts of *Theodoxus*, *Lamellaria* and *Trivia*, and a discussion on the evolution in the prosobranchs, *Ibidem*, 26: 312—351.—1948. The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools: *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys), *Ibidem*, 27: 597—632.
- Fretter V. and Graham A., 1962. *British Prosobranch Molluscs: I—XVI*; 1—755, London.
- Fretter V. and Patil A. M., 1958. A revision of the systematic position of the prosobranch gastropod *Cingulopsis* (*Cingula*) *fulgida* (J. Adams), *Proc. Malacol. Soc. London*, 33, 3: 114—126.
- Ghiselin M. T., 1966. Reproductive function and the phylogeny of opisthobranch gastropods, *Malacologia*, 3, 3: 327—378.
- Giese M., 1915. Der Genitalapparat von *Calyptrea sinensis* Linn., *Crepidula unguiformis* Lam., und *Capulus hungaricus* Lam., *Z. wiss. Zool.*, 144: 169—231.
- Haller B., 1894. Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier: 1—173, Leipzig.
- Hescheler K., 1900. Mollusca, In: A. Lang «Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere», 3: 1—509.
- Hoffmann H., 1922. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Limax maximus* L., *Z. wiss. Zool.*, 119: 493—538.
- Johansson J., 1947. Über den offenen Uterus bei einigen Monotocardien ohne Kopulationsorgan, *Zool. Bird. Uppsala*, 25: 102—110.—1953. On the genital organs of some mesogastropods: *Cerithium vulgatum* Brug., *Triphora perversa* (L.) and *Melanelia* (*Eulima*) *intermedia* (Cantr.), *Ibidem*, 30: 1—23.—1956. Genital organs of two *Alvania* species and comparison with related families (Moll. Pros.), *Ark. Zool. A. S.*, 9: 377—387.—1956a. On the anatomy of *Tympanotonus fuscatus* (L.), including a survey of the open pallial oviducts of the Cerithiacea, *Atlantide Report*, 4: 149—166.
- Joyeux-Laffaie J., 1882. Organisation et développement de l'onicie *Oncidium celticum* Cuv., *Arch. Zool. exp. gen.*, 10: 225—383.
- Kosuge S., 1965. Anatomical study on Japanese Rissoacea. 1. On the family Rissoidae, *Venus*, 24: 130—151.
- Krull H., 1935. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden, *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 60: 399—464.
- Lemche H. and Wingstrand K., 1959. The anatomy of *Neopilina galathea*, *Galathea Report*, 3: 9—71.
- MacFarland F., 1966. Studies of opisthobranchiate molluscs of the Pacific coast of North America, *Mem. Calif. Acad. Sci.*, 6: 1—546.
- Marcus E. and Marcus E., 1956. On the tectibranch gastropod *Cylindrobulla*, *An. Acad. Bras. Cienc.*, 28, 1: 119—128.—1959. Studies on «Olividae», *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo*, 232, *Zoologia*, 20: 99—188.—1960. Opisthobranchia aus dem Roten Meer und von den Malediven, *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Natur. Kl.*, Jahrg. 1959, 12: 871—934.—1962. Studies on Columbellidae, *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo*, 261, *Zoologia*, 24: 355—402.—1967. Some opisthobranchs from Sapelo Island, Georgia, U. S. A., *Malacologia*, 6, 2: 199—222.
- Martoja M., 1964. Développement de l'appareil reproducteur chez les gastéropodes pulmonés, *Ann. Biol.*, 3: 199—232.
- Meyer A., 1913. Renogenitalsystem von *Puncturella noachina* L., *Biol. Zentralbl.*, 33: 564—576.
- Moore J. E. S., 1898. The molluscs of the Great African Lakes. 2. The anatomy of the *Typhobias*, with a description of the new genus (*Bathanalia*), *Quart. J. Microscop. Sci.*, 41: 181—204.—1899. The molluscs of the Great African Lakes. 3. *Tanganyikia rufopilosa* and the genus *Spekia*, *Ibidem*, 42: 14—19.—1899a. The molluscs of the Great African Lakes. 4. *Nassopsis* and *Bythoceras*, *Ibidem*, 42: 187—201.
- Morrison J. P. E., 1948. The relationships of Old and New World melanians, *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 103, 3325: 357—394.
- Morton J. E., 1954. The pelagic Mollusca of the Benguela current. Pt. 1. First survey RRS «William Scoresby», March 1950 with an account of the reproductive system and sexual succession of *Limacina bulimoides*, *Discovery Report*, 27: 163—199.—1955. The evolution of the Ellobiidae with a discussion on the origin of the Pulmonata, *Proc. Zool. Soc. London*, 125, 1: 127—168.
- Odhner N. H. J., 1944. Mollusca: Nudibranchia and Scaphopoda with zoogeographical remarks and explanations, *Norske Vidensk. Akad. Oslo, Sci. res. Norwegian Ant. Exp. 1927—1928 et sqq.* 2: 1—48.

- Orton J. H., 1920. Sex-phenomena in the common limpet (*Patella vulgata*), *Nature*, London, 104: 373.
- Otto H. und Tönniges C., 1906. Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*, *Z. wiss. Zool.*, 80: 411—514.
- Pabst H., 1914. Entwicklung des Genitalapparats von *Arion empiricorum* Fér., *Zool. Jahrb., Anat.*, 38: 465—508.
- Pellegrini O., 1948. Recherche statistiche sulla sessualita di *Patella coerulea* L., *Boll. Zool.*, 15: 115—121.
- Pelseener P., 1896. L'hermaphroditisme chez les mollusques, *Arch. Biol.*, 14: 33—62.—1906. Mollusca, in: E. Ray Lankester «A Treatise on Zoology», 5, London: 1—355.
- Perrier R., 1889. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des gastéropodes Prosobranchiata, *Ann. Sci. nat., Zool.*, 7, 8: 61—192.
- Plate L. H., 1893. Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. 2. Die Oncidiiden, *Zool. Jahrb., Anat.*, 7, 93—234.
- Ponder W. F., 1968. The morphology of some small New Zealand Prosobranchs, *Rec. Dominion Mus.*, 6: 61—95.
- Purchon R. D., 1956. The stomach in the Protobranchia and Septibranchia (Lamellibranchiata), *Proc. Zool. Soc. London*, 127: 511—525.
- Rammelmeyer H., 1925. Zur Morphologie der *Puncturella noachina*, *Zool. Anz.*, 64: 105—114.
- Rouzaud H., 1885. Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites, Montpellier: 1—144.
- Seshaiya R. V., 1934. Anatomy of *Paludomus tanschaurica* Gmelin, *Rec. Indian Mus.*, 36, 2: 185—212.
- Smith T. S., 1967. The development of *Retusa obtusa* (Montagu) (Gastropoda, Opisthobranchia), *Canad. J. Zool.*, 45, 5: 737—764.
- Spoel S. van der, 1965. Differentiation in the pteropod *Clio pyramidata* L., 1967. forma sulcata (Pfeffer, 1879), *Basteria*, 29: 61—65.—1967. Euthecosomata, a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda), Gorinchem: 1—375.
- Tardy J., 1967. Organogenèse de l'appareil génital du mollusque nudibranche *Aeolidiella alberti* (Cocks.), *C. r. Acad. Sci., D*, 265: 2013—2014.
- Thiele J., 1903. Die beschalten Gastropoden der deutsche Tiefsee-Expedition 1898—1899. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden, *Wiss. Ergebn. deutsche Tiefsee-Exp.*, 7: 149—174.—1910. Über die Anatomie von *Hydrocena cattaensis* Pf., *Abh. d. Senckenberg. Naturf. Gesell.*, 32: 349—358.
- Thompson F. G., 1969. Some Mexican and Central American Land snails of the family Cyclophoridae, *Zoologica*, 54: 35—78.
- Thompson T. F., 1961. The structure and mode of functioning of the reproductive organs *Tritonia hombergi* (Gastropoda, Opisthobranchia), *Quart. J. microscop. Sci.*, 102: 1—14.
- Totzauer R. J., 1902. Nieren- und Gonadenverhältnisse von *Haliotis*, *Zool. Anz.*, 25: 487—488.
- Wilcox M. A., 1898. Zur Anatomie von *Acmaea fragilis*, *Jenaische Z. Naturwiss.*, 32: 411—456.
- Wissel K., 1898. Beiträge zur Anatomie der Gattung *Oncidiella*, *Zool. Jahrb., Suppl.* 4: 583—640.

## GENERAL CHARACTERISTICS OF THE GENITAL SYSTEM EVOLUTION IN GASTROPODA

Y. S. MINICHEV and Y. I. STAROBOGATOV

*State University of Leningrad and Zoological Institute,  
USSR Academy of Sciences (Leningrad)*

### Summary

The primitive genital system of Gastropoda was hermaphroditic with sharp protandry; its evolution proceeded along two lines: formation of bisexuality and hermaphroditism of simultaneous type. Five main divisions can be distinguished in the genital system of all Gastropoda, except the lower ones: gonadal, renal, bursal, pallial and cephalopodal ones. In Pulmonata the renal division is absent and in most Diotocardia there are only gonadal and renal divisions and, less often, bursal and cephalopodal ones. Independent formation of pallial and cephalopodal divisions in different groups of Prosobranchia and their different specialization provide a considerable diversity of the genital system, so that the homology of separate divisions can be followed only within relatively small groups. In Opisthobranchia and Pulmonata the pallial division forms from the mantle cavity bottom (unlike in Prosobranchia) and its homology can be followed at least within a subclass. In the course of evolution the renal and bursal divisions were substituted for the pallial one.