

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Ворцепнева Елена Владимировна

**ГЛОТОЧНОЕ ВООРУЖЕНИЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
(GASTROPODA, MOLLUSCA): ОНТОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ**

1.5.12 — зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени
доктора биологических наук

ТОМ 1

Научный консультант:
Доктор биологических наук, доцент
Цетлин Александр Борисович

Москва — 2023

Оглавление

1. ВВЕДЕНИЕ	4
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	14
Материал	15
Методы исследований	21
Приложение к главе 2. Материал и методы	26
3. ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ.....	30
Характеристика класса Gastropoda.....	30
Приложение к главе 3.....	44
3.1 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА PATELLOGASTROPODA	46
Результаты	47
Обсуждение	58
3.2 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА VETIGASTROPODA.....	63
Результаты	64
Обсуждение	74
3.3 СТРОЕНИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА NERITIMORPHA	79
Результаты	79
Обсуждение	81
3.4 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА CAENOLOGASTROPODA	83
Глоточное вооружение LITTORINIMORPHA	85
Глоточное вооружение NEOGASTROPODA	98
3.5 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА HETEROBRANCHIA	111
Глоточное вооружение NUDBRANCHIA	112
Глоточное вооружение PTEROPODA	128
Глоточное вооружение SACOGLOSSA.....	136

4. ОБСУЖДЕНИЕ	141
РАЗНООБРАЗИЕ И ОСНОВНЫЕ ПАТТЕРНЫ ФОРМИРОВАНИЯ РАДУЛЫ GASTROPODA.....	141
ОНТОГЕНЕЗ ГЛОТОЧНОГО ВООРУЖЕНИЯ GASTROPODA	163
ЭВОЛЮЦИЯ ГЛОТОЧНОГО ВООРУЖЕНИЯ В ГРУППЕ GASTROPODA.....	166
ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА MOLLUSCA.....	169
ЧЕЛЮСТИ ТРОХОФОРНЫХ ЖИВОТНЫХ.....	174
Приложение к главе 4.....	176
5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	179
ВЫВОДЫ.....	179
6. СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	181

1. ВВЕДЕНИЕ

Моллюски — это одна из самых разнообразных и успешных групп беспозвоночных, которая смогла завоевать все среды обитания, за исключением воздушной. Этот тип по числу видов (около 200 000), а часто и по биомассе, является доминирующим в водных бентосных сообществах. Предпосылкой биологического успеха моллюсков стало появление таких морфологических особенностей, как известковая раковина и пищедобывательный аппарат, состоящий из радулы и челюстей (Иванов, 1990а).

Радула представляет собой хитинизированную ленту с прикрепленными к ней зубами, уникальной чертой которой является постоянное возобновление в течение всей жизни моллюска (Старобогатов 1990а, б; Isarankura, Runham, 1968; Kerth, 1973; Runham, 1962). Именно эта особенность — постоянная замена изношенных зубов на новые — позволила предковым формам моллюсков освоить обильный, но труднодоступный пищевой ресурс: обрастания твёрдых субстратов. Соскрёбывающий тип питания подразумевает наличие твёрдых зубов, которые подвержены быстрому изнашиванию, что делает эту пищевую стратегию возможной для животных с постоянно обновляющимся глоточным вооружением. Несмотря на то, что радула представляется одной из ключевых с эволюционной точки зрения структур, которые привели к расцвету этого типа, механизм синтеза и возникновения сериальности зубов остаётся практически не изученным.

Другой компонент пищедобывательного аппарата моллюсков — это хитиновые челюсти, общая морфология которых известна фрагментарно, а данные по онтогенезу и ультратонкому строению практически отсутствуют (Иванов, Старобогатов, 1990). В то время как челюсти, наряду с радулой, играют важную роль в процессе добывания и обработки пищи. Эти два компонента составляют единый функциональный комплекс и определяют специфику питания той или иной группы (Fretter, Graham, 1962; Haszprunar, 1985б; Ponder, Lindberg, 1997).

Освоение новых экологических ниш привело к расширению спектра питания и морфофункциональным перестройкам пищедобывательного аппарата. Для большинства классов (Monoplacophora, Polyplacophora, Cephalopoda и Scaphopoda) характерна узкая пищевая специализация, с чем связано консервативное строение их пищедобывательного аппарата. Наибольшего разнообразия пищевых стратегий достигли брюхоногие моллюски (Ponder et al., 2019).

Gastropoda (брюхоногие моллюски) — самый большой класс моллюсков и одна из самых разнообразных по морфологии, экологии, биологии и развитию групп животных. По разным оценкам количество видов гастропод колеблется от 40000 до 90000 (Bouchet, Rocroi, 2005; Bouchet et al., 2017). На данный момент выделяют пять подклассов (Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritimorpha, Caenogastropoda, Heterobranchia). Большинство видов заселяют морскую среду

обитания, но несколько групп независимо перешли к обитанию в пресных водоёмах и наземному образу жизни (Ponder et al., 2019). Важным морфологическим признаком, отличающим гастропод от других классов, является торсион, с которым связано обособление головы и ноги от висцеральной массы, заключённой в известковую раковину (Fretter, Graham, 1962; Иванов, 1990a). Отделение головы от висцерального мешка привело к её большей подвижности и развитию дополнительных органов чувств, таких как щупальца и глаза, что, в свою очередь, способствовало высокой радиации пищевых стратегий, а вслед за этим и высокому разнообразию глоточного вооружения, которое наблюдается у современных гастропод. Для брюхоногих моллюсков характерны самые разные типы питания — от детритофагии и простого соскрёбывания биоплёнки с твёрдых субстратов до хищничества и паразитизма, вплоть до гематофагии на позвоночных животных (Ponder et al., 2020). Такое разнообразие глоточного вооружения и типов питания делает гастропод удачной группой для изучения морфофункциональных и эволюционных трансформаций пищедобывательного аппарата.

Несмотря на то, что радула представляется одной из ключевых с эволюционной точки зрения структур, которые привели к расцвету гастропод, и является важным таксономическим признаком, механизм синтеза и возникновения сериальности зубов остаётся практически не изученным. Данные по формированию взрослой радулы, а также закладке её в онтогенезе ограничены несколькими работами (Mischor, Markel, 1984; Mackenstedt, Markel, 1987). Челюсти изучены гораздо слабее радулы, нет представления об их морфогенезе и возобновлении. Таким образом выявление цитологических основ формирования и возобновления разных радул и челюстей на ультраструктурном уровне является основополагающей задачей, решение которой поможет выявить клеточные механизмы, обеспечивающих высокое разнообразие глоточного вооружения.

Цель работы — выявление закономерностей онтогенеза, морфогенеза и эволюционных трансформаций глоточного вооружения на клеточном уровне у представителей разных подклассов гастропод.

В рамках данной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявление закономерностей формирования глоточного вооружения (радулы и челюстей) на тканевом и клеточном уровнях на взрослых стадиях во всех подклассах брюхоногих моллюсков — Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritimorpha, Caenogastropoda и Heterobranchia.
2. Определение закономерностей онтогенетических изменений глоточного вооружения гастропод с разными типами развития в пределах Patellogastropoda, Vetigastropoda, Caenogastropoda и Heterobranchia.

3. Проведение сравнительно-морфологического анализа полученных данных по синтезу и закладке глоточного вооружения в разных подклассах Gastropoda для определения основных паттернов эволюционных трансформаций глоточного вооружения.

Научная новизна. В работе впервые были получены данные по цитологической организации зоны формирования радулы половозрелых стадий 31 вида из пяти подклассов Gastropoda, в том числе впервые для трёх подклассов. Для 21 вида из 20 семейств всех пяти подклассов гастропод впервые были получены трёхмерные реконструкции пищедобывательного аппарата с сопутствующими системами органов. Для 10 видов были впервые получены данные по пролиферативной активности в зоне формирования радулы. Для 15 видов впервые были получены данные по ультратонкому строению зоны формирования радулы. Для 15 видов впервые были получены данные по цитологическому строению и формированию челюстей.

Для 11 видов впервые были получены данные по закладке глоточного вооружения на ранних стадиях онтогенеза на ультраструктурном уровне. На данный момент это единственные описания строения и гистогенеза ларвальных радул у моллюсков. Полученные данные легли в основу выводов о клеточной дифференцировке радулы в онтогенезе, что дало основания для определения филогенетически значимых признаков и выявления общих закономерностей при формировании различных типов радул.

Теоретической значимостью работы является фундаментальное обобщение и выявление общих закономерностей формирования радулы и челюстей брюхоногих моллюсков. Полученные данные по гистогенезу глоточного вооружения на разных стадиях онтогенеза являются новыми для малакологии и открывают возможности для формирования нового взгляда на эволюционные процессы внутри группы. Выявленные в работе цитологические особенности возобновления глоточного вооружения гастропод позволяют понять механизм формирования уникальной для всех моллюсков структуры — сериальной радулы — и предположить принципиально новый механизм синтеза зубов, характерный только для моллюсков. Полученные результаты послужили основой для формирования нового взгляда на эволюционные трансформации пищедобывательного аппарата брюхоногих моллюсков.

Практическая значимость работы. Полученные данные лягут в основу лекционных специализированных курсов, обобщения могут войти в учебники и методические пособия. Выявление разнообразия механизмов формирования и возобновления армированных структур, к которым относится в том числе и глоточное вооружение гастропод, может сыграть важную роль в создании биокompозитных материалов, которые могут найти применение в медицине. Для

успешного решения этих медицинских задач необходимо найти новые удобные объекты, с одной стороны подходящие для исследования процесса регенерации и возобновления твёрдых минерализованных структур, а с другой — способные стать модельными для исследования процессов матричной биоминерализации. Беспозвоночные в целом и гастроподы в частности являются важными модельными объектами для решения многих биологических задач, включая медицинские, биохимические, молекулярные и т. п. Способность к постоянному возобновлению радулы может стать ключевой в изучении синтеза и матричной биоминерализации армированных структур, что может дать толчок к созданию принципиально новых моделей формирования биокomпозитных материалов.

Методология диссертационного исследования

Основной методологический подход работы — сравнительно-морфологический, он включает в себя исследования морфологии на всех возможных микроскопических уровнях и определение ключевых морфологических особенностей на разных стадиях онтогенеза. Для решения поставленных задач были изучены представители всех пяти подклассов гастропод. Выбор объектов был обусловлен, с одной стороны, доступностью, а с другой — покрывал разнообразие глоточного вооружения для проведения полноценного анализа. Морфология глоточного вооружения была исследована методами световой и электронной микроскопии, трёхмерного моделирования и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии. Для проведения сравнительно-морфологического анализа в онтогенезе были исследованы половозрелые и личиночные стадии видов из разных подклассов *Gastropoda*.

Критериями сравнения строения глоточного вооружения и их зон формирования на половозрелых стадиях являлись: общая гистология тканей, включая общую организацию участков, формирующих радулу и челюсти (например, количество одонтобластов, формирующих один зуб); цитологические особенности строения одонтобластов, включая размер, форму и тип секреции; цитологические особенности мембранобластов, клеток субрадулярного эпителия, такие как размер и форма; строение гнатобластов и тип секреции. Для сравнения личиночного вооружения оценивали: стадию закладки радулы и челюстей, при их наличии; общую конфигурацию зубов личиночной радулы; цитологические особенности строения радулярного мешка.

Положения, выносимые на защиту

1. Возобновление глоточного вооружения гастропод осуществляется двумя механизмами секреции: непрерывным и периодическим. Периодический тип секреции является новоприобретённым для моллюсков и обеспечивает синтез сериальных зубов радулы и зубчиков челюстей.
2. Для раннего онтогенеза гастропод характерна гетерохрония — смещение закладки дефинитивного органа (радулы) на личиночные стадии в силу сложной организации радулярного аппарата. В большинстве случаев тип радулы определяется на личиночной стадии, хотя она состоит из меньшего количества зубов, чем взрослая радула. Только у *Patellostropoda* радула на личиночной стадии отличается от радулы взрослых особей наличием центрального зуба, который редуцируется в позднем развитии.
3. Эволюционные трансформации глоточного вооружения шли по нескольким направлениям, прослеженным для разных подклассов, и были сопряжены с модификациями клеточного состава зоны формирования радулы и челюстей.
4. Особенности гистогенеза радулы и челюстей на разных стадиях онтогенеза легли в основу новой гипотезы об эволюции глоточного вооружения гастропод, согласно которой анцестральным состоянием являются парные челюстные пластинки и флексиглоссная радула с 11-17 зубами в поперечном ряду и слабым разделением латеральных и маргинальных зубов.

Степень достоверности и апробация результатов

Для получения достоверных результатов все исследования проводились в нескольких повторности и, в случае неудач, велись до получения воспроизводимых результатов.

Результаты исследований были доложены на 16 конференциях, в том числе 10 международных (International Congress on Invertebrate Morphology II (2011), III (2014), IV (2017); XI International Polychaete Conference (2013); International workshop on Opisthobranchs V (2015); World Congress of Malacology (2016); VI International Heterobranch Workshop (2018); International Seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks (2019); 9th European Congress of Malacological Societies (2021); World Congress of Malacology (2022)) и 6 российских («Морская биология, геология, океанология — междисциплинарные исследования на морских стационарах», посвящённая 75-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (2013); «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова (2016); XIII Всероссийская конференция "Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря" (2017); «Морская биология, геология, океанология —

междисциплинарные исследования на морских стационарах», посвящённая 80-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (2018); Юбилейная конференция в честь 160-летия кафедры зоологии беспозвоночных «Зоология беспозвоночных — новый век» (2018); XIV всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (2022)). Также результаты были представлены на семинарах кафедры зоологии беспозвоночных МГУ, кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ и ИПЭЭ РАН на семинарах 2022 года.

По результатам работы опубликовано 37 работ, из них 19 статей в рецензируемых российских и международных журналах из списка WOS и SCOPUS, одна из которых на русском языке, остальные — на английском. Десять статей опубликованы в журналах, входящих в первый квартиль, согласно базе данных SCOPUS. Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор проводил морфологические исследования, ставил научные задачи, анализировал полученные результаты и принимал активное участие в предоставлении их в печати.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи из списка WOS и SCOPUS

1. **Vortsepneva E.**, Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A. Morphology of the jaw apparatus in 8 species of Patellogastropoda (Mollusca, Gastropoda) with special reference to *Testudinalia tesulata* (Lottiidae) // Zoomorphology. — 2013. — Vol. 132. — P. 359–377. DOI 10.1007/s00435-013-0199-y.
2. **Ворцепнева Е. В.**, Цетлин А. Б. Новые данные по тонкому строению крючьев *Clione limacina* (Gastropoda, Heterobranchia, Gymnosomata) и разнообразие челюстного аппарата Gastropoda // Зоологический журнал. — 2014. — Vol. 93. № 3. — P. 466–478.
3. **Vortsepneva E.**, Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A. Fine morphology of the jaw apparatus in one species of Fissurelidae (*Puncturella noachina*) // Journal of Morphology. — 2014. — Vol. 275. № 7. — P. 775–787. DOI 10.1002/jmor.20259.
4. Mikhlina A. L., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Functional morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (Opisthobranchia, Gastropoda) // Invertebrate zoology. — 2015. — Vol. 12. — № 2. — P. 175–196. DOI 10.15298/invertzool.12.2.04.
5. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Budaeva N. Morphogenesis and fine structure of the developing jaws of *Mooreonuphis stigmatis* (Onuphidae, Annelida) // Zoologischer Anzeiger. — 2017. — Vol. 267. — P. 42–62. DOI 10.1016/j.jcz.2017.02.002.

6. Mikhlina A., Tzetlin A., **Vortsepneva E.** Renewal mechanisms of buccal armature in *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // *Zoomorphology*. — 2018. — Vol. 137. — № 1. — P. 31–50. DOI 10.1007/s00435-017-0370-y.
7. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. General morphology and ultrastructure of the radula of *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) (Patellogastropoda, Gastropoda) // *Journal of Morphology*. — 2019. — Vol. 280. № 11. — P. 1714–1733. DOI 10.1002/jmor.21063.
8. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Kantor Y. First ultrastructural study of the formation of the hypodermic radula teeth of *Conus* (Neogastropoda: Conidae) // *Journal of Molluscan Studies*. — 2019. — Vol. 85. № 2. — P. 184–196. DOI 10.1093/mollus/eyz010.
9. Mikhlina A. L., Tzetlin A. B., Ekimova I. A., **Vortsepneva E. V.** Drilling in the dorid species *Vayssierea cf. elegans* (Gastropoda: Nudibranchia): functional and comparative morphological aspects // *Journal of Morphology*. — 2019. — Vol. 280. № 1. — P. 119–132. DOI 10.1002/jmor.20922.
10. **Vortsepneva E. V.** Radula morphology of *Clione limacina* (Phipps, 1774) (Gastropoda: Heterobranchia: Gymnosomata) // *Invertebrate zoology*. — 2020. — Vol. 17. № 3. — P. 291–309. DOI 10.15298/invertzool.17.3.06.
11. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. Radula formation in two species of Conoidea (Gastropoda) // *Journal of Morphology*. — 2020. — Vol. 281. — № 10. — P. 1328–1350. DOI 10.1002/jmor.21250.
12. Tzetlin A., Budaeva N., **Vortsepneva E.**, Helm C. New insights into the morphology and evolution of the ventral pharynx and jaws in Histriobdellidae (Eunicida) // *Zoological Letters*. — 2020. — Vol. 6. — № 1. — P. 1–19. DOI 10.1186/s40851-020-00168-2.
13. Mikhlina A., Ekimova I., **Vortsepneva E.** Functional morphology and post-larval development of the buccal complex in *Eubranchus rupium* (Nudibranchia: Aeolidida: Fionidae) // *Zoology*. — 2020. — Vol. 143. 125850. — P. 1–16. DOI 10.1016/j.zool.2020.125850.
14. **Vortsepneva E.**, Khramova Y. V., Nikishin D. A. Development of the limpet *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) (Patellogastropoda, Mollusca) from the White Sea, with special reference to the radula // *Invertebrate Reproduction and Development*. — 2020. — Vol. 64. — № 4. — P. 296–311. DOI 10.1080/07924259.2020.1821798.
15. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: formation and morphology of the radula in *Puncturella noachina* // *Journal of Morphology*. — 2021. — Vol. 282. — № 10. — P. 1523–1532. DOI 10.1002/jmor.21402.
16. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: formation and development in *Margarites helycinus* Phipps, 1774 (Trochoidea, Vetigastropoda) // *Journal of Morphology*. — 2021. — Vol. 282. — № 11. — P. 1683–1697. DOI 10.1002/jmor.21413.

17. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: radular morphology and formation in *Nerita litterata* (Gmelin, 1791) (Neritimorpha, Neritidae) // Journal of Morphology. — 2022. — Vol. 283. — № 3. — P. 363–373. DOI 10.1002/jmor.21448.
18. Mikhлина A., Lisova E., **Vortsepneva E.** Formation of buccal armature of *Cadlina laevis* (Linnaeus, 1767) (Nudibranchia, Gastropoda) // Zoomorphology. — 2022. — Vol. 141. — № 3. — P. 245–261. DOI 10.1007/s00435-022-00576-2.
19. **Vortsepneva E.**, Mikhлина A., Kantor Y. Main patterns of radula formation and ontogeny in Gastropoda // Journal of Morphology. — 2023. — Vol. 284. — № 1. — P. 1–19 DOI 10.1002/jmor.21538.

Материалы конференций

20. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. — 2011. Ultrastructure of jaws in gastropods. Do the jaws of mollusks and polychaeta have similar structure? // 2nd International congress on Invertebrate morphology. Program and abstracts, — P. 148.
21. **Ворцепнева Е. В.**, Будаева Н. Е. Смена челюстного аппарата в онтогенезе *Mooreonuphis stigmatis* (Onuphidae, Polychaeta) // Материалы XII научной конференции "Морская биология, геология, океанология — междисциплинарные исследования на морских стационарах", посвящённой 75-летию ББС им. Н. А. Перцова, 27 февраля – 1 марта. Т-во научных изданий КМК Москва. — 2013. — P. 58–61.
22. **Vortsepneva E. V.**, Budaeva N. E. Jaw replacement in ontogeny of *Mooreonuphis stigmatis* (Polychaeta, Onuphidae) // XI International Polychaete Conference. Program and Abstract Handbook. jtpress Queensland. — 2013. — P. 126–126.
23. Mikhлина A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. General morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (M. Sars, 1829) (Gastropoda: Opisthobranchia) // 3rd International Congress on the Invertebrate Morphology. Program and Abstract Book. Berlin, Germany. — 2014. — P. 241.
24. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Budaeva N. Do annelids molt? // 3rd International Congress on the Invertebrate Morphology. Program and Abstract Book. Berlin, Germany. — 2014. — P. 99.
25. Mikhлина A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Functional morphology of the food-obtaining apparatus of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // 5th International workshop on Opisthobranchs (13th-15th, July 2015, Porto — Portugal). Program and Abstract Book. — 2015. — P. 28.
26. Mikhлина A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Histological structure of the radular sheath of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // 5th International workshop on Opisthobranchs (13th-15th, July 2015, Porto — Portugal). Program and Abstract Book. — 2015. — P. 47–48.
27. **Ворцепнева Е. В.**, Михлина А. Л., Цетлин А. Б. Челюстные образования трохофорных животных // Школа для молодых специалистов и студентов «Современные проблемы эволюционной

морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. ЗИН РАН Санкт-Петербург. — 2016. — P. 28.

28. Mikhlina A., Ekimova I., **Vortsepneva E.** Morphofunctional analysis of the buccal complex in two species of nudibranch molluscs // Programme and Abstract Book of World Congress of Malacology 2016. Penang, Malaysia. — 2016. — P. 171.

29. **Vortsepneva E.**, Kantor Y., Mikhlina A., Tzetlin A. Radula of gastropoda: formation and renewal // The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4). Издательство "Перо". Москва. — 2017. — P. 257.

30. Ворцепнева Е. В. Загадки организации радулы у моллюсков-аплакофор // Зоология беспозвоночных — Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.). Москва. — 2018. — P. 32.

31. Mikhlina A., Ekimova I., Tzetlin A., **Vortsepneva E.** Ontogenetic development of the buccal musculature and armature in nudibranch mollusc *Eubranchus rupium* (Møller, 1842) // Marine biology, geology and oceanography — interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. KMK Scientific Press Moscow. — 2018. — P. 34–35.

32. **Vortsepneva E.** Development of *Testudinalia tessulata* in the White Sea // Marine biology, geology and oceanography — interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. KMK Scientific Press Moscow. — 2018. — P. 22–23.

33. **Ворцепнева Е. В.** Развитие *Testudinalia tessulata* (Mollusca, Gastropoda) в Белом море // Труды VII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)”. ООО "ПолиПРЕСС" Тверь. — 2019. — P. 79.

34. **Vortsepneva E.**, Kantor Y. Radula fine morphology of the Conoidea // Abstracts of the international seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks, September 26-27. Vladivostok, Russia. — 2019. — P. 75–76.

35. Tzetlin A., Budaeva N., **Vortsepneva E.**, Conrad H. *Histriobdella homari*, Histriobdellidae. Fine structure of ventral pharynx and jaws // Abstract book of XIII International Polychaete Conference. Long Beach, California, USA. — 2019. — P. 37.

36. **Vortsepneva E.**, Kantor Y. Rhipidoglossan radula of Gastropoda: morphology and formation // Book of abstracts. 9th European Congress of Malacological Societies, Prague 5-9 September. — 2021. — P. 37.

37. **Ворцепнева Е. В.**, Кантор Ю. И. Закономерности формирования глоточного вооружения брюхоногих моллюсков // XIV всероссийская конференция с международным участием «Изучение,

рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря». ЗИН РАН. 4-7 октября. — 2022. — Р. 25.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность своему терпеливому учителю, старшему коллеге и научному консультанту профессору Александру Борисовичу Цетлину; старшему коллеге д. б. н. Юрию Израилевичу Кантору за плодотворное сотрудничество; академику Владимиру Васильевичу Малахову за очень содержательные обсуждения результатов работы; д. б. н. Елене Николаевне Темеревой за постоянную поддержку при подготовке труда. Также выражаю благодарность коллегам-малакологам к. б. н. Ирине Александровне Екимовой и к. б. н. Анне Леонидовне Михлиной за совместную работу по группе Nudibranchia; к. б. н. Андрею Андреевичу Прудковскому и к. б. н. Александре Сергеевне Савченко за помощь в сборе и идентификации планктонных личинок; чл.-корр. РАН Алексею Алексеевичу Полилову за помощь в освоении метода построения трёхмерных моделей по сериям полутонких срезов. Благодарю Евгения Борисовича Цитрина за помощь в освоении конфокального лазерного сканирующего микроскопа, а также коллектив МЛЭМ МГУ, центра микроскопии ББС МГУ и коллектив ЦКП Института внутренних вод им. И. Д. Папанина за помощь в исследованиях морфологии с использованием электронных микроскопов. Также очень признательна Ольге Васильевне Серебровой за литературное редактирование и корректуру текста.

Благодарю моего доброго друга Андрея Игоревича Лаврова за длительные дискуссии и поддержку на всём пути подготовки работы.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ (МК-6178.2015.4), РФФИ (15-04-02580, 18-05-60158, 19-04-00501) и РФФИ (21-14-00042).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения строения и формирования глоточного вооружения были использованы морфологические методы исследований, которые включают световую микроскопию, сканирующую и трансмиссионную электронную микроскопию, конфокальную лазерную сканирующую микроскопию. Глоточное вооружение было изучено у 31 вида из разных групп гастропод: Patellogastropoda (8 видов), Vetigastropoda (2 вида), Neritimorpha (1 вид), Caenogastropoda (12 видов), Heterobranchia (8 видов). У 11 видов было изучено формирование глоточного вооружения в раннем онтогенезе (Приложение к этой главе, таблица 1). Подробные сведения о количестве исследованных особей и применяемых методах даны в таблице 2, приложение к этой главе.

Сначала всесторонне изучалась морфология буккального комплекса половозрелых особей, затем анализировалось развитие вида для определения стадии, на которой закладывается глоточное вооружение, и на последнем этапе изучались общая морфология и ультратонкое строение личиночного глоточного вооружения.

Наиболее полная схема исследования выглядит следующим образом:

- изучение буккального комплекса половозрелых особей: 1) изучение общей морфологии буккального комплекса с помощью вскрытий и световой микроскопии; 2) изучение общего строения буккального комплекса с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), для чего были отдельно зафиксированы головные концы половозрелых особей, а затем сделаны срезы через буккальную полость, которые в дальнейшем изучались с помощью СЭМ; 3) изучение отдельно выделенных твёрдых структур глоточного вооружения с помощью СЭМ; 4) изучение гистологического строения глоточного вооружения. Для этого были отдельно зафиксированы передние части моллюска и радулярные мешки. После пробоподготовки все экземпляры были залиты в эпоксидную смолу для последующего изготовления серий полутонких срезов. Для каждого вида было изготовлено как минимум по две серии полутонких срезов с изучаемого места; 5) оценка колокализации структур, для чего по сериям полутонких срезов создавались трёхмерные модели, которые дают наиболее полную картину расположения разных органов и позволяют реконструировать внутреннее строение; 6) изучение зон формирования радулы и челюстей с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЕМ), для чего с наиболее важных для исследования мест были изготовлены серии ультратонких срезов; 7) изучение зоны пролиферации в зоне формирования радулы с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа (КЛСМ).
- изучение буккального комплекса личинок: 1) изучение раннего развития для определения точной стадии, на которой закладывается радула. Для этого личинки содержались в лабораторных

условиях, и велись прижизненные наблюдения за их развитием с момента оплодотворения. Разные стадии развития были зафиксированы и затем изучены с помощью световой микроскопии и СЭМ; 2) выявление стадии закладки радулы. Для этого разные стадии были зафиксированы и инкубированы в флуоресцентном красителе (CalcofluorWhite), который окрашивает неполимеризованный хитин и тем самым маркирует только что сформированные радулы. Личинки были изучены с помощью люминесцентного микроскопа и КЛСМ; 3) изучение общей морфологии личиночной радулы с помощью СЭМ, когда это позволяли размеры; 4) изучение гистогенеза личиночной радулы, для чего были собраны и зафиксированы стадии развития, на которых происходит закладка радулы. После пробоподготовки и заливки в смолу были изготовлены серии полутонких срезов нужных стадий; 5) оценка состояния развития других систем органов, для чего по сериям полутонких срезов создавались трёхмерные модели личинок; 6) изучение личиночного радулярного мешка с помощью ТЕМ.

Материал

Материал для исследований собирался в разных локациях. Основная часть материала была собрана в окрестностях Беломорской биологической станции имени Н. А. Перцова МГУ (Белое море, Кандалакшский залив). Исследования проводились с 2007 по 2022 год. Подробные сведения о количестве исследованных разными методами особей дана в таблице 2 (Приложение к этой главе).

Patellogastropoda

Для изучения формирования и закладки глоточного вооружения пателлогастропод был взят за основу обычный обитатель каменистой нижней литорали окрестностей ББС МГУ *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776), на примере которого были сделаны детальные описания формирования и закладки глоточного вооружения на разных стадиях онтогенеза. Для описания общей морфологии и ультратонкого строения глоточного вооружения было исследовано 30 половозрелых особей. Сбор материала проводился в летние сезоны 2007-2009 и 2015-2017 годов. Вскрытие и изучение глоточного вооружения с помощью световой микроскопии было осуществлено у семи экземпляров. Общая морфология буккального комплекса с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) была изучена у пяти особей. Строение выделенной радулы было исследовано с помощью СЭМ ещё у семи экземпляров. Было изготовлено 6 серий полутонких срезов (2 серии срезов головного конца и 4 серии срезов радулярного мешка). По одной серии срезов, сделанных с головного конца, была создана трёхмерная модель переднего отдела пищеварительной системы. По трём сериям срезов зоны формирования радулы были реконструированы три зоны формирования радулы путём создания их трёхмерных моделей. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЕМ) было исследовано ультратонкое строение челюсти и радулы у

четырёх особей. Для этого были изготовлены две серии ультратонких срезов челюсти в разных участках и две серии ультратонких срезов зоны формирования радулы. Для изучения пролиферативной активности в зоне формирования радулы было изучено 5 радулярных мешков с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа (КЛСМ).

Для изучения закладки радулы в онтогенезе *T. testudinalis* было исследовано 195 личинок на разных стадиях. В течение трёх летних сезонов 2019, 2020 и 2021 годов были проведены эксперименты по оплодотворению и развитию *T. testudinalis*. Для выявления стадии закладки радулы в раннем онтогенезе не менее 10 культур личинок наблюдались от момента оплодотворения до момента оседания. Личинки на разных стадиях были исследованы с помощью люминесцентного микроскопа с предварительной фиксацией и окраской личинок флуоресцентным красителем, который окрашивает в том числе неполимеризованный хитин (CalcofluorWhite). Такая предварительная оценка наличия радулы была проведена у 15 личинок на разных стадиях. Для определения основных этапов раннего развития более 130 особей на разных стадиях развития были исследованы с помощью СЭМ. После определения стадии закладки радулы были изготовлены серии полутонких срезов пяти личинок, по одной серии была создана трёхмерная модель. Ультратонкое строение радулы было исследовано у трёх личинок на стадии раннего велигера, на которой была детектирована первая радула. Для получения данных по строению велигерной радулы было исследовано не менее 30 ранних велигеров с помощью КЛСМ.

Для изучения закономерностей формирования челюсти у разных видов пателлогастропод дополнительно была изучена морфология челюстей у 7 видов (всего 35 экземпляров). Семь особей *Lepeta caeca* (O.F. Müller, 1776) были собраны с глубины 30 м с каменистого грунта в районе ББС МГУ около мыса Киндо (66°33' N, 33°08' E; Кандалакшский залив Белого моря) легководолазным методом сбора. Сбор проводился в 2007 году. Особи *Nipponacmea moskalevi* (Chernyshev et Chernova, 2002) (6 особей), *Lottia kogamogai* (Sasaki et Okutani, 1994) (4 особи), *Lottia versicolor* (Moskalev in Golikov et Scarlato, 1967) (6 особей), *Erginus sybariticus* (Dall, 1871) (3 особи), *Cryptobranchia kuragiensis* (Yokoyama, 1920) (5 особей) и *Limalepeta lima* (Dall, 1918) (4 особи) были собраны на биологической станции «Восток» института Биологии моря (42° 52' N, 132° 43' E; Японское море). Сбор материала проводился в августе 2009 года. Перед изучением морфологии челюсти все экземпляры были зафиксированы, и сделаны продольные срезы через передний конец тела с помощью лезвия. После чего материал был изучен с помощью СЭМ.

Vetigastropoda

Общая морфология и ультратонкое строение глоточного вооружения были изучены у *Puncturella noachina* (Linnaeus, 1771). Это типичный обитатель каменистой сублиторали. Сбор

материала проводился легководолажным методом с глубины 17-30 метров напротив ББС МГУ (66° 33' N, 33° 08'08' E) в летние сезоны 2008-2010, 2012-2013, 2018-2020 годов. В работу вошли данные по морфологии глоточного вооружения 40 половозрелых экземпляров. Глоточное вооружение пяти экземпляров было изучено тотально с помощью светового микроскопа. Строение буккального комплекса с помощью СЭМ было изучено у семи особей. Радулярный мешок был изучен с помощью СЭМ тотально для трёх особей, выделенная радула — ещё для семи. Были изготовлены три серии полутонких срезов головного конца для изучения строения челюстей, по двум сериям были созданы трёхмерные модели головного конца — *P. noachina*. Ультратонкое строение челюсти было изучено у двух экземпляров. Были изготовлены две серии полутонких срезов зоны формирования радулы. Ультратонкое строение радулярного мешка было изучено у двух экземпляров. Для выяснения общей топологии, а также пролиферативной активности было изучено с помощью КЛСМ 11 выделенных радулярных мешков.

Морфология глоточного вооружения половозрелых особей и закладка радулы в онтогенезе были изучены для второго вида ветигастропод *Margarites helycinus* (Phipps, 1774), принадлежащего другому семейству. *M. helycinus* обитает на границе нижней литорали и верхней сублиторали. Было исследовано 45 взрослых особей. Весь материал был собран на пороге Еремеевский в окрестностях ББС МГУ в течение летних сезонов 2018-2021 годов. На световом уровне было изучено строение глоточного вооружения пяти экземпляров. Для изучения общей морфологии буккального комплекса были зафиксированы головные концы 10 экземпляров, у которых с помощью лезвия были сделаны поперечные и продольные срезы через головной конец и затем изучены с помощью СЭМ. Выделенные радулярные мешки и очищенные радулы ещё 22 особей были изучены с помощью СЭМ. Были изготовлены: одна серия полутонких срезов головного конца и 4 серии полутонких срезов радулярного мешка. По одной серии срезов была создана трёхмерная модель зоны формирования радулы. Для трёх радулярных мешков были получены ультратонкие срезы и изучены с помощью ТЕМ.

Для изучения закладки радулы в раннем развитии было исследовано 78 личинок. Для выявления стадии, на которой закладывается радула, в лабораторных условиях было прослежено развитие от момента отложения кладок до момента выхода личинок. Так же, как и для *T. testudinalis*, первичной задачей было определить стадию закладки радулы. Для этого 15 личинок были тотально исследованы с помощью световой микроскопии. Для изучения самых ранних радул 28 личинок на разных стадиях были инкубированы в CalcofluirWhite, с последующим изучением с помощью КЛСМ. Для более детального описания стадий развития были изучены с помощью СЭМ 25 личинок. Отдельно выделенные личиночные радулы были изучены с помощью СЭМ для пяти экземпляров.

После определения стадии закладки радулы важные стадии были зафиксированы и после соответствующей пробоподготовки залиты в смолу. Было изготовлено 5 серий полутонких срезов, по трём из которых созданы трёхмерные модели личинок. Ультратонкое строение личиночной радулы было изучено у трёх экземпляров.

Neritimorpha

Изучение строения и закладки радулы было изучено для одного вида *Nerita litterata* Gmelin, 1791. Четыре экземпляра были собраны в литоральной зоне (точка Бабуя, 20°23,3' S 164°07,40' E, stn KM708) во время экспедиции КОУМАС 2.3 в Новую Каледонию, организованной Национальным музеем естественной истории, Париж, Франция в 2018 году. Представители этого подкласса не обитают в ближайшей доступности, что не позволило более детально изучить строение и закладку глоточного вооружения в онтогенезе. Общая морфология радулы была изучена с помощью СЭМ у двух экземпляров. Два радулярных мешка были выделены, зафиксированы и после соответствующей пробоподготовки залиты в смолу. Были изготовлены две серии полутонких срезов, по которым созданы трёхмерные модели зоны формирования радулы *N. litterata*. Ультратонкое строение зоны формирования было изучено с помощью ТЕМ по двум сериям ультратонких срезов.

Caenogastropoda

Было исследовано 7 видов, принадлежащих к группе Littorinimorpha, и 5 видов Neogastropoda. Все особи литториниморф были собраны в окрестностях ББС МГУ. Наиболее детально был изучен вид, обитающий в достаточной плотности на границе литорали и сублиторали Еремеевского порога, *Lacuna pallidula* (da Costa, 1778). Для изучения строения и формирования радулы половозрелых особей был собран 21 экземпляр. Морфология глоточного вооружения не менее пяти экземпляров сначала была изучена с помощью световой микроскопии. Для более детального изучения были дополнительно выделены и изучены с помощью СЭМ 6 радул. Для изучения общей морфологии буккального комплекса было зафиксировано 2 головных конца, для изучения морфологии зоны формирования было выделено и зафиксировано 3 радулярных мешка. После соответствующей пробоподготовки материал был залит в смолу. Были изготовлены две серии полутонких срезов головного конца и три серии полутонких срезов зоны формирования радулы. По сериям срезов была создана одна трёхмерная модель головного конца с радулярным мешком и более детально — одна модель зоны формирования радулы. Ультратонкое строение зоны формирования радулы было изучено по двум сериям ультратонких срезов, сделанных с двух экземпляров. Девять радулярных мешков были изучены с помощью КЛСМ для определения зоны пролиферации.

Для изучения закладки и формирования радулы в онтогенезе в лабораторных условиях было прослежено развитие от момента откладки радулы до момента выхода ювенилей. Для этого были собраны половозрелые особи (не менее 15 каждого пола) и кладки (не менее 20) в зимний сезон (январь-февраль) 2020-2021 годов, когда происходит развитие *L. pallidula*. Было прослежено раннее развитие *L. pallidula*, для чего 10 экземпляров были изучены с помощью световой микроскопии и 129 личинок — с помощью СЭМ. Десять личинок на разных стадиях были инкубированы в CalcofluirWhite с последующим изучением с помощью КЛСМ для определения самой ранней стадии, на которой закладывается радула. Для изучения внутреннего строения важных стадий, на которых закладывается радула, были зафиксированы и залиты в смолу 5 личинок. По трём сериям срезов были созданы трёхмерные модели личинок. Ультратонкое строение радулы было изучено у трёх велигеров.

Дополнительно методами световой и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии была изучена зона формирования радулы *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) (7 экземпляров), *Lacuna vincta* (Montagu, 1803) (5 экземпляров), *Skeneopsis planorbis* (O. Fabricius, 1780) (12 экземпляров), *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) (6 экземпляров) и *Velutina velutina* (O. F. Müller, 1776) (5 экземпляров). Половозрелые особи *L. obtusata*, *L. vincta*, *S. planorbis* и — *P. ulvae* были собраны там же, где и *L. pallidula*, на Еремеевском пороге. Особи *V. velutina* были собраны легководолазным методом в окрестностях мыса Киндо на глубине 18-25 м. Весь материал был собран в летние сезоны 2019-2022 годов.

Закладка ларвальной радулы для планктотрофных личинок была изучена для двух видов — *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) (7 велигеров) и *Velutina velutina* (O. F. Müller, 1776) (5 велигеров). Велигеры были пойманы в планктоне в летний период 2019-2022 годов напротив ББС МГУ. Для каждого вида были изготовлены серии полутонких срезов и созданы трёхмерные модели, которые позволили определить строение радулярного мешка.

Наиболее подробно строение и формирование радулы Neogastropoda были изучены для представителей надсемейства Conoidea — трёх видов с разными радулами. Поскольку этот материал труднодоступен, изучить закладку радулы в онтогенезе оказалось невозможным. Шесть экземпляров *Conus pulicarius* (Hwass in Bruguière, 1792) были собраны в заливе Нячанг, в окрестностях острова Мун (12°10.046' N, 109°17.770' E; Вьетнам) легководолазным методом на глубине 6–12 метров в октябре 2012 года. *Clavus maestratii* (Kilburn, Fedosov, Kantor, 2014) (Drilliidae) и *Lophiotoma acuta* (Perry, 1811) — во время экспедиции КОУМАС 2.3 в Новую Каледонию, организованной Национальным музеем естественной истории, Париж, Франция в 2018 году. Особи собирались легководолазным методом с глубины 10-12 м. Общая морфология радулы

была изучена с помощью СЭМ (*C. pulicarius* — 3 экземпляра, *C. maestratii* — 2 экземпляра, *L. acuta* — 6 экземпляров). Радулярные мешки с сопутствующими тканями были выделены, зафиксированы и залиты в смолу. Были изготовлены серии полутонких срезов зоны формирования (*C. pulicarius* — 3 экземпляра, *C. maestratii* — 4 экземпляра, *L. acuta* — 4 экземпляра). По одной из серий срезов для каждого вида были созданы трёхмерные модели зоны формирования радулы. Ультратонкое строение зоны формирования было изучено по двум сериям ультратонких срезов для каждого вида.

Дополнительно была изучена морфология и гистология зоны формирования радулы *Vuccinum undatum* (Linnaeus, 1758). Эти моллюски обитают на границе литорали и сублиторали в окрестностях ББС МГУ. Сбор материала проводился в 2020-2022 годах. Для изучения строения зоны формирования радулы половозрелых особей было собрано 5 взрослых экземпляров. Строение радулы было изучено с помощью световой микроскопии (2 экземпляра) и СЭМ (3 экземпляра). Гистологическое строение зоны формирования радулы было изучено по двум сериям полутонких срезов. Для изучения закладки радулы в онтогенезе были собраны личинки на разных стадиях развития. Поскольку в одной кладке можно наблюдать разные стадии развития, то были собраны всего две кладки, из которых более подробно исследовали 9 личинок на разных стадиях развития. На световом уровне были исследованы три стадии. Личиночное глоточное вооружение было исследовано с помощью СЭМ у трёх экземпляров. После выяснения стадии, на которой закладывается радула, были зафиксированы и залиты в смолу три экземпляра личинок, по которым были изготовлены три серии полутонких срезов с последующей реконструкцией путём создания трёхмерных моделей. Гистологическое строение зоны формирования личиночной радулы было изучено по гистологическим срезам.

Ещё одним видом для изучения формирования глоточного вооружения стал безрадульный моллюск *Admete viridula* (Fabricius, 1780), который обитает на илистых грунтах, начиная с 25 м. Во взрослом состоянии известно только наличие специализированной челюсти, предназначенной, вероятно, для прокалывания мягких тканей. Чтобы выяснить, закладывается ли радула в раннем онтогенезе, основное внимание уделялось развитию. Для изучения глоточного вооружения половозрелых особей были исследованы две особи на световом уровне и три экземпляра с помощью СЭМ. Для изучения развития и закладки переднего отдела пищеварительной системы было собрано не менее 10 кладок. *A. viridula* откладывает кладки на верхушки песчаных домиков аннелид *Pectinaria hyperborea*. Материал был собран около Крестовых островов в окрестностях ББС МГУ методом траления во второй половине лета в течение 2019-2021 годов. Всего было исследовано 18 личинок на разных стадиях. С помощью световой микроскопии были изучены 7 личинок. На СЭМ изучены 12 личинок, с помощью КЛСМ — 4 личинки. Для гистологии было зафиксировано и залито

5 личинок на разных стадиях. По полученным сериям полутонких срезов было создано 4 трёхмерных модели личинок на разных стадиях развития.

Heterobranchia

Глоточное вооружение было изучено у четырёх видов голожаберных моллюсков (*Nudibranchia*), двух видов гимносомат и одного вида саккоглосс. Для изучения морфологии глоточного вооружения половозрелых особей *Nudibranchia* в летний сезон в окрестностях ББС МГУ были собраны 5 особей *Coryphella verrucosa* (M. Sars, 1829), 6 особей *Eubranchius rufum* (Møller, 1842) и 5 особей *Dendronotus frondosus* (Ascanius, 1774). Четыре особи *Vayssiërea elegans* (Baba, 1930) были собраны на биологической станции Восток института Биологии моря (42° 52' N, 132° 43' E; Японское море).

Сбор материала двух видов Gymnosomata — *Clione limacina* (Phipps, 1774) и *Limacina helicina* (Phipps, 1774) — производился с помощью планктонной сети или сачка напротив пирса ББС МГУ в летний период с 2012 по 2021 год. Семнадцать взрослых особей *C. limacina* и 8 особей *L. helicina* были исследованы с помощью различных морфологических методов. Велигеры обоих видов также были пойманы в планктоне в начале лета. Радула семи велигеров *C. limacina* и трёх велигеров *L. helicina* была исследована с помощью изготовления полутонких срезов. Ультратонкое строение было изучено с помощью ТЕМ.

Limapontia senestra обитает в литоральных ваннах и ассоциирован с нитчаткой. Материал был собран в средней литорали напротив ББС МГУ в июне в 2020-2021 годах. Всего было изучено 17 взрослых особей *L. senestra* (10 — на световом уровне, у четырёх экземпляров была изучена общая морфология радулы с помощью СЭМ, гистологическое строение было изучено у трёх экземпляров, для одного была создана трёхмерная модель, ультратонкое строение было изучено с помощью ТЕМ у двух экземпляров). Закладка в онтогенезе была прослежена в лабораторных условиях от появления кладки до вылупления личинок. Всего было исследовано 18 личинок на разных стадиях развития (15 особей на световом уровне, 4 экземпляра с помощью СЭМ, гистологическое строение личинки было изучено по трём сериям полутонких срезов, по двум из которых были созданы трёхмерные модели, ультратонкое строение радулы было изучено у одной личинки).

Методы исследований

Прижизненные наблюдения. Собранные животные содержались в лабораторных условиях для прижизненных наблюдений. При исследовании развития в лабораторных условиях содержали также культуры личинок. Прижизненные фотографии моллюсков были сделаны с помощью стереомикроскопа Olympus SZ51 и телефона iPhone 5C с приставкой к микроскопу iDu Optics LabCam.

Подготовка перед фиксацией. Все экземпляры расслабляли перед фиксациями и любыми манипуляциями. Для расслабления использовали раствор $MgCl_2$, изотонический морской воде и приготовленный на дистиллированной воде. Для фиксации животных, обитающих в Белом море (24-26‰), добавляли 5.08 г $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ на 100 мл. Для животных, обитающих в условиях океанической солености (33-35‰), делали разведение по объёму: на 1 долю $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ брали 13 долей дистиллированной воды. Животных расслабляли при температуре привычного местообитания. В зависимости от размера и восприимчивости животного расслабление могло занимать от 10-15 минут (например, велигеры) до 3-4 часов (некоторые виды голожаберных моллюсков). После расслабления животных фиксировали в двух фиксаторах: растворе глутарового альдегида (ГА) (для гистологии и электронной микроскопии) или растворе параформальдегида (ПФА) (для изучения с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа).

Для изучения общей морфологии буккального комплекса более крупных животных головной конец отделяли от висцерального мешка и ноги и фиксировали отдельно. Чтобы изучить строение зоны формирования радулы, расслабленных особей вскрывали с помощью глазных ножниц, а выделенные радулы с окружающими тканями фиксировали отдельно. Для изучения мелких видов и личинок особи фиксировали целиком.

Изучение глоточного вооружения тотально. Для многих видов, особенно для выявления глоточного вооружения на личиночных стадиях, изготавливали тотальные давленные препараты, которые изучали под световым микроскопом. Часто использовали тёмное поле. Эти предварительные манипуляции помогали понять, на каких стадиях развития и частях переднего конца моллюска надо сфокусировать дальнейшие исследования.

Очистка глоточного вооружения от мягких тканей. Для изучения общей морфологии глоточного вооружения необходимо очистить твёрдые элементы от мягких тканей. Для этого радулу и/или челюсть изолировали и помещали в лизирующий раствор. В одном варианте части глоточного вооружения с окружающими тканями помещали в раствор белизны в дистиллированной воде (примерно 1:10) при комнатной температуре и отслеживали состояние радулы под бинокуляром. После того как ткани растворялись, радулу тщательно промывали несколько раз в дистиллированной воде. В другом варианте ткани помещали в раствор протеиназы К (Ivanova et al., 2006) на лизирующем буфере (разведение проводилось согласно протоколу, приложенному к протеиназе) в термостат при температуре 60°C на время от 30 минут до суток. После инкубации в протеиназе радулы тщательно отмывали несколько раз дистиллированной водой. Второй протокол удобно использовать для мелких радул некрупных моллюсков или личинок. Очищенные твёрдые

элементы глоточного вооружения исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа, для чего радулы монтировали на столики.

Фиксация глутаровым альдегидом. Фиксация глутаровым альдегидом необходима для изучения 1) внешней морфологии и срезов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ); 2) гистологического строения на световом уровне; 3) ультратонкого строения с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ).

Фиксацию проводили чаще всего на фосфатном (0.1 М PBS) или, реже, на какодилатном буфере. Для видов, обитающих в условиях океанической солёности, использовали доведённый 0.2 М PBS, в который добавляли 0.8 г NaCl на 50 мл (16.07 г/л). Маточный раствор глутарового альдегида (25 %) доводили буфером до 2.5 %. Фиксация всех животных проходила в холодильнике в течение двух часов со сменой фиксатора после первого часа фиксации. После фиксации в ГА животные отмывались три раза по 30 минут в буфере, на котором разводили ГА. Постфиксацию осуществляли 1 %-м раствором OsO₄, который изготавливали из 4 %-го путём разведения в 4 раза тем же буфером. Постфиксация проходила в темноте при комнатной температуре в течение 1-2 часов. После осмирования образцы отмывали три раза по 25-30 минут в буфере и проводили по восходящему ряду этиловых спиртов (10 % — 30 % — 50 % — 70 %) по 20 минут при комнатной температуре. Образцы, доведённые до 70 %-ного этанола, дальше или сразу готовили для заливки в смолу или оставляли для исследований с помощью СЭМ. Часть образцов хранилась некоторое время в холодильнике.

Исследования с помощью СЭМ. Подготовка к СЭМ заключается в проводке образцов по восходящему ряду спиртов до ацетона (70 % — 85 % — 96 % — 96 % — 96 % : ацетон (3:1) — 96 % : ацетон (1:1) — 96 % : ацетон (1:3) — ацетон (100 %) — ацетон (100 %)) по 25 минут в каждой жидкости. Далее особи высушивали методом критической точки, размещали на предметном столике и после напыления платино-палладиевым или золото-медным сплавом изучали с помощью СЭМ в ресурсном центре МГУ и ББС МГУ (таблица 3, приложение к этой главе).

Исследования гистологии и ультратонкого строения с помощью ТЕМ. Для изготовления полутонких гистологических срезов (1 мкм толщиной) и ультратонких срезов (70-80 нм толщиной) материал после фиксации заливали в смолу. Использовалось несколько разных смол: Epon 812, SPURR, Araldit. Для заливки в блоки материал после 70 %-ного спирта проводили так же, как и для СЭМ, по восходящему ряду спиртов до ацетона, а затем перекладывали в смесь ацетона и смолы в пропорциях 3:1 — 1:1 — 1:3 — чистая смола — чистая смола. В каждой смеси с ацетоном материал держали около 10-24 часов на орбитальном шейкере при комнатной температуре. В первой чистой

смоле в открытой пробирке в термостате — при 37°C в течение 12-24 часов. Полимеризация происходила при температуре 60°C в течение 12-24 часов.

Серии полутонких и ультратонких срезов изготавливали с использованием микротомов DUPONT MT-5000, Leica EM UC6, Leica EM UC7 с помощью алмазного ножа (Diatome, Jumbo).

Полутонкие срезы были окрашены 1 %-м толуидиновым синим и 1 %-м метиленовым синим на 1 %-ой буре. Гистологические срезы изучали с помощью световых микроскопов, серии полутонких срезов фотографировали с помощью слайд-сканера Olympus BS 61 VS.

Ультратонкие срезы были окрашены 4 %-м уранилацетатом в течение 40 минут при температуре 37°C. После отмывки дистиллятом дальнейшее контрастирование 0.4 %-м цитратом свинца проходило в темноте в течение 7-9 минут. После контрастирования срезы отмывали и высушивали на воздухе при комнатной температуре. Ультратонкое строение было изучено с помощью ТЭМ в ресурсном центре МГУ и в Институте внутренних вод им. И.Д. Папанина.

Построение трёхмерных моделей методом 3D-реконструкции. Трёхмерные реконструкции по сериям гистологических срезов необходимы для понимания топографии внутренних органов, а также ориентации ультратонких срезов, которые делаются с разных мест образца. Принципы построения трёхмерной модели взяты из работы Рутенштайнера и Хесса (Ruthensteiner, Neß, 2008). После оцифровки серии срезов с определённым шагом (для крупных особей этот шаг мог составлять 4-5 мкм, для личинок — 1 мкм) стек срезов выравнивали в программе AMIRA 5.2.2. Построение трёхмерной модели проводили в программе Imaris 7.0.0, где задавался шаг по оси Z между срезами. Реконструкцию разных органов проводили путём обведения нужных структур в разных контурах. Для иллюстрации строения с моделей делали фотографии в разных ракурсах.

Исследования с помощью КЛСМ. Для изучения морфологии с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа материал фиксировали в 4 %-м параформальдегиде на 0.1 М фосфатном буфере в холодильнике в течении 2-6 часов со сменой фиксатора после одного часа в первом растворе. После фиксации материал отмывали три раза по 25 минут тем же буфером. Были исследованы радулярные мешки половозрелых особей на локализацию зоны пролиферации, а также личинки на разных стадиях.

Окраска формирующейся радулы как половозрелых особей, так и личинок осуществлялась простым флуоресцентным красителем на калькофлюоруайт (CalcofluorWhite, Fluorescent Brightener 28, Sigma F3543) (Connors et al., 2012; Hickey et al., 2004), который окрашивает сложные полисахариды, в том числе неполимеризованный хитин. Благодаря этому окрашиванию стало возможно впервые обнаружить самые мелкие личиночные радулы, которые не видны в световой

микроскоп. Параллельно с этим всегда происходило окрашивание ядер пропидиум йодидом, что давало возможность понять расположение окружающих тканей.

Для изучения зон митоза после фиксации и отмывки радулярные мешки выдерживали в блокирующем растворе (1 % BSA, 0.1 % cold fish skin gelatin, 1 % Triton X100, 0.05 % sodium azide, 0.1 M PBS) в течение 6 часов. После этого радулярные мешки инкубировали в первичных антителах (anti-phospho[Ser10]-histone3, 1:1000, Sigma-Aldrich) в течение 12 часов при 4°C и постоянном помешивании. После промывания блокирующим раствором (3 раза в течение 12 часов) радулярные мешки инкубировали во вторичных антителах (Donkey-Anti-Rabbit [Alexa 647], 1:1000, Thermo Fisher Scientific) еще 12 часов при 4°C. После чего радулярные мешки промывали блокирующим раствором (три раза в течение 6 часов), а затем окрашивали CalcofluorWhite и пропидиум йодидом (1 % маточный раствор, 1:1000, Sigma) в 0.1 M PBS в течение 1 часа при 4°C на орбитальном шейкере. После всех покрасок радулярные мешки снова трижды промывали и помещали между двумя предметными стёклами в глицерине. Препараты анализировали с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа (Nikon A1) с использованием лазеров с длиной волны 405 нм для CalcofluorWhite, 561 нм для пропидиум йодида и 638 нм для анти-фосфо(Ser10)-гистон3.

Полученные стеки анализировали в программе Nikon Nis Elements Imaris 7.0.0. и снимали необходимые фотографии для иллюстрации зоны митотических делений. Подготовка иллюстраций осуществлялась в программах Adobe Photoshop и Adobe Illustrator.

Приложение к главе 2. Материал и методы

Таблица 1. Список изученных видов (31 видов). Номерами со звездочкой (11 видов) отмечены виды, у которых было изучено развитие.

№	ВИД	п/ семейство	семейство	надсемейство	отряд
PATELLOGASTROPODA					
1*	<i>Testudinalia testudinalis</i> (O. F. Müller, 1776)		Lottiidae	Lottoidea	
2	<i>Nipponacmea moskalevi</i> Chernyshev & Chernova, 2002				
3	<i>Lottia kogamogai</i> Sasaki & Okutani, 1994				
4	<i>Lottia versicolor</i> (Moskalev in Golikov & Scarlato, 1967)				
5	<i>Erginus sybariticus</i> (Dall, 1871)				
6	<i>Lepeta caeca</i> (O. F. Müller, 1776)		Lepetidae		
7	<i>Cryptobranchia kuragiensis</i> (Yokoyama, 1920)				
8	<i>Limalepeta lima</i> Dall, 1918				
VETIGASTROPODA					
9	<i>Puncturella noachina</i> (Linnaeus, 1771)		Fissurellidae	Fissurelloidea	Lepetellida
10*	<i>Margarites helicinus</i> (Phipps, 1774)		Margaritidae	Trochoidea	Trochida
NERITIMORPHA					
11	<i>Nerita litterata</i> Gmelin, 1791		Neritidae	Neritoidea	Cycloneritida
CAENOLOGASTROPODA					
12*	<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	Littorininae	Littorinidae	Littorinoidea	Littorinimorpha
13	<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)				
14	<i>Lacuna vincta</i> Montagu, 1803	Lacuninae			
15*	<i>Lacuna pallidula</i> Gould, 1840				
16	<i>Skeneopsis planorbis</i> (O. Fabricius, 1780)		Skeneopsidae		
17	<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	Hydrobiinae	Hydrobiidae	Truncatelloidea	
18*	<i>Velutina velutina</i> (O. F. Müller, 1776)	Velutininae	Velutinidae	Velutinoidea	
19*	<i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780)	Admetinae	Cancellariidae	Volutoidea	Neogastropoda

20*	<i>Buccinum undatum</i> Linnaeus, 1758	Buccininae	Buccinidae	Buccinoidea	
21	<i>Conus pulicarius</i> Hwass in Bruguère, 1792		Conidae	Conoidea	
22	<i>Clavus maestratii</i> Kilburn, Fedosov & Kantor, 2014		Drilliidae		
23	<i>Lophiotoma acuta</i> (Perry, 1811)		Turridae		
HETEROBRANCHIA					
24	<i>Coryphella verrucosa</i> (M. Sars, 1829)		Flabellinidae	Fionoidea	Nudibranchia
25*	<i>Eubranchus rupium</i> (Møller, 1842)		Eubranchidae		
26	<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius, 1774)		Dendronotidae	Dendronotoidea	
27	<i>Vayssièrea elegans</i> (Baba, 1930)		Okadaidae	Doridoidei	
28	<i>Cadlina laevis</i> (Linnaeus, 1767)		Cadlinidae	Chromodoridoidea	
29*	<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)		Clionidae		Pteropoda
30*	<i>Limacina helicina</i> (Phipps, 1774)		Limacinidae		
31*	<i>Limapontia senestra</i> (Quatrefages, 1844)		Limapontiidae	Plakobranchoidea	Sacoglossa

Таблица 2. Список исследованных видов с указанием количества изученных особей разными методами. 3Д модели реконструировали по гистологическим полутонким срезам, изучение ультратонкого строения проводили с уже сделанных серий, поэтому количество особей, по которым были сделаны модели и ультратонкие срезы, не учитывали при подсчете общего количества изученных особей. СЭМ – сканирующая электронная микроскопия, 3Д – построение трехмерных моделей по сериям полутонких срезов, ТЕМ – трансмиссионная электронная микроскопия, КЛСМ – конфокальная лазерная сканирующая микроскопия.

№	вид	количество особей	световая, totally	СЭМ	гистология	3Д	ТЕМ	КЛСМ
1	<i>Testudinalia testudinalis</i>							
	личинки	195	15	130	5	1	3	45
	взрослые	30	7	12	6	4	4	5
2-8	<i>Patellogastropoda</i> diff.	35	-	35	-	-	-	-
9	<i>Puncturella noachina</i>	40	5	17	7	5	4	11
10	<i>Margarites helycinus</i>							
	личинки	78	15	30	5	3	3	28
	взрослые	45	5	32	5	1	2	3

11	<i>Nerita litterata</i>	4	-	2	2	2	2	-
12	<i>Littorina littorea</i>							
	личинки	7	5	-	2	2	-	-
13	<i>Littorina obtusata</i>	7	4	-	-	-	-	3
14	<i>Lacuna vincta</i>	5	2	-	-	-	-	3
15	<i>Lacuna pallidula</i>							
	личинки	154	10	129	5	3	3	10
	взрослые	25	5	6	5	2	2	9
16	<i>Skeneopsis planorbis</i>	12	3	4	1	1	-	4
17	<i>Peringia ulvae</i>	6	3	-	-	-	-	3
18	<i>Velutina velutina</i>							
	личинки	7	5	-	2	1	-	-
	взрослые	5	1	3	1	-	-	-
19	<i>Admete viridula</i>							
	личинки	28	7	12	5	4		4
	взрослые	5	2	3	-	-	-	-
20	<i>Buccinum undatum</i>							
	личинки	9	3	3	3	1	-	-
	взрослые	9	2	3	2	-	-	2
21	<i>Conus pulicarius</i>	6	-	3	3	1	2	-
22	<i>Clavus maestratii</i>	6	-	2	4	1	2	-
23	<i>Lophiotoma acuta</i>	10	-	6	4	1	2	-
24	<i>Coryphella verrucosa</i>	7	2	3	2	1	2	-
25	<i>Eubranchus rupium</i>							
	личинки	15	5	-	-	-	-	10
	взрослые	6	2	2	2	1	2	-
26	<i>Dendronotus frondosus</i>	5	2	2	1	1	1	-
27	<i>Vayssierea elegans</i>	4	-	2	2	1	1	-
28	<i>Cadlina laevis</i>	11	2	7	2	1	2	-
29	<i>Clione limacina</i>							
	личинки	7	2	2	1	1	1	2
	взрослые	17	3	5	6	2	4	3
30	<i>Limacina helicina</i>							
	личинки	6	5	-	1	1	-	-
	взрослые	8	-	7	1		-	-
31	<i>Limapontia senestra</i>							
	личинки	18	15	-	3	2	1	-
	взрослые	17	10	4	3	1	2	-
	ВСЕГО:	849	147	466	91	45	45	145

Таблица 3. Приборы и программы, используемые в исследованиях.

название	сокращение	модель	производитель	назначение
Световой стереомикроскоп		Olympus SZ51	Nikon, Япония	Прижизненные наблюдения, вскрытия
Световой микроскоп		Leica DM 2500	Leica, Германия	Изучение полутонких срезов, фотографии срезов
		Nikon eclipse C 200	Nikon, Япония	
Слайд-сканнер		Olympus BS 61 VS	Nikon, Япония	Фото серий полутонких срезов
Сканирующий электронный микроскоп	СЭМ	JSM – 6380 L	JEOL, США	Изучение общей морфологии
		Jsm 7000	JEOL, США	
		CamScan S2	Scientific Company, Англия	
		Hitachi S405A	Hitachi, Япония	
Трансмиссионный электронный микроскоп	ТЭМ	JEM 1011	JEOL, Япония	Изучение ультратонкого строения
		JEM 100B	JEOL, Япония	
		JEM 1400 Flash	JEOL, Япония	
Конфокальный лазерный сканирующий микроскоп	КЛСМ	Nikon A1	Nikon, Япония	Изучение препаратов с иммуоцитохимической окраской
Программы		Nikon Nis Elements	Nikon, Япония	Анализ стеков, полученных на КЛСМ
		AMIRA 5.2.2	Amira Visaging GmbH, Германия	Выравнивание фотографий полутонких срезов
		Imaris 7.0.0	BitplaneAG, Zurich, Швейцария	Трехмерное моделирование, анализ стеков, полученных на КЛСМ

3. ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Характеристика класса *Gastropoda*

Gastropoda — самый многочисленный класс моллюсков, отличающийся высоким морфологическим разнообразием, поэтому таксономия группы не раз подвергалась пересмотру. До середины XIX века основными таксономическими признаками служили особенности строения твёрдых структур, таких как раковина, оперкулум, радула и челюсти. С середины XIX столетия были разработаны две биологические классификации, которые основывались на строении лишь одной системы органов.

Одну, более раннюю, но менее распространённую, классификацию предложил Спенгель (Spengel, 1881), который разделял гастропод на основании строения нервной системы на две группы: *Streptoneura* и *Euthyneura*. Первая группа отличается хиастоневрией, одним из следствий торсиона, что характерно для представителей переднежаберных гастропод (*Prosobranchia*). *Euthyneura* объединяет *Opisthobranchia* и *Pulmonata* и характеризуется централизацией нервной системы и исчезновением хиастоневрии вследствие деторсии (Bieler, 1992; Ponder, Lindberg, 1997). Другая, наиболее популярная и доминирующая на протяжении всего XX века, классификация была предложена Тиле (Thiele, 1925) и основана на морфологии органов дыхания. Тиле (1925) разделил брюхоногих моллюсков на три подкласса: *Prosobranchia*, *Opisthobranchia* и *Pulmonata*. Подкласс *Prosobranchia*, или переднежаберные (около 43 % ныне живущих видов), характеризуется положением ктенидиев над головой в мантийной полости, то есть включает виды с полным торсионом. Переднежаберные моллюски были разделены на три группы: *Archaeogastropoda*, *Mesogastropoda* и *Stenoglossa* (позднее названные *Neogastropoda*). *Opisthobranchia*, или заднежаберные моллюски (около 4% видов), характеризуются редукцией раковины (а значит, и мантийным комплексом органов), частичной или полной деторсией и смещением ктенидиев ближе к заднему концу тела. Для *Pulmonata*, или лёгочных моллюсков (53% видов), характерно преобразование мантии в специализированный орган дыхания — «лёгкое». Подробные обзоры истории таксономии и филогении брюхоногих моллюсков можно найти у Билера (Bieler, 1992), а также у Пондера и Линдберга (Ponder, Lindberg, 1997). Краткое изложение классификации гастропод, а также списки видов опубликованы под руководством Буше (Bouchet, Rocroi, 2005; Bouchet et al., 2017).

Ещё в конце XIX века, во время господства систематики Тили, малакологи указывали на несоответствие ряда морфологических признаков разделению на *Prosobranchia*, *Opisthobranchia* и *Pulmonata*. Накопление морфологических данных привело к пересмотру привычной системы гастропод. Стало понятно, что одного признака недостаточно для деления на крупные таксоны.

Одной из первых крупных работ, посвящённых анализу комплекса морфологических признаков гастропод, стала работа Голикова и Старобогатова (Golikov, Starobogatov, 1975). Система, которую предложили авторы, не прижилась, но их работа стала поворотной, что способствовало формированию новой филогении гастропод. Ряд авторов представили подробный кладистический анализ морфологических признаков, который определил современные границы крупных таксонов гастропод (Миничев, Старобогатов, 1979; Haszprunar, 1988; Ponder, Lindberg, 1997; Salvini-Plawen, 1996; Salvini-Plawen, Steiner, 2014).

На основе группы морфологических признаков, таких как строение раковины, нарушение симметрии мантийного и рено-перикардального комплексов, строение нервной и половой систем, тип развития, а также на основе молекулярных данных класс *Gastropoda* делится на пять подклассов. Три подкласса (*Patellogastropoda*, *Vetigastropoda*, *Neritimorpha*) в старой системе представляют группу *Archaeogastropoda* из переднежаберных, а большая часть мезогастропод и неогастроподы из переднежаберных составляют подкласс *Caenogastropoda*. Наоборот, два бывших подкласса — заднежаберные и лёгочные — теперь составляют подкласс *Heterobranchia*, куда частично вошли также мезогастроподы (Рисунок 3.0.1).

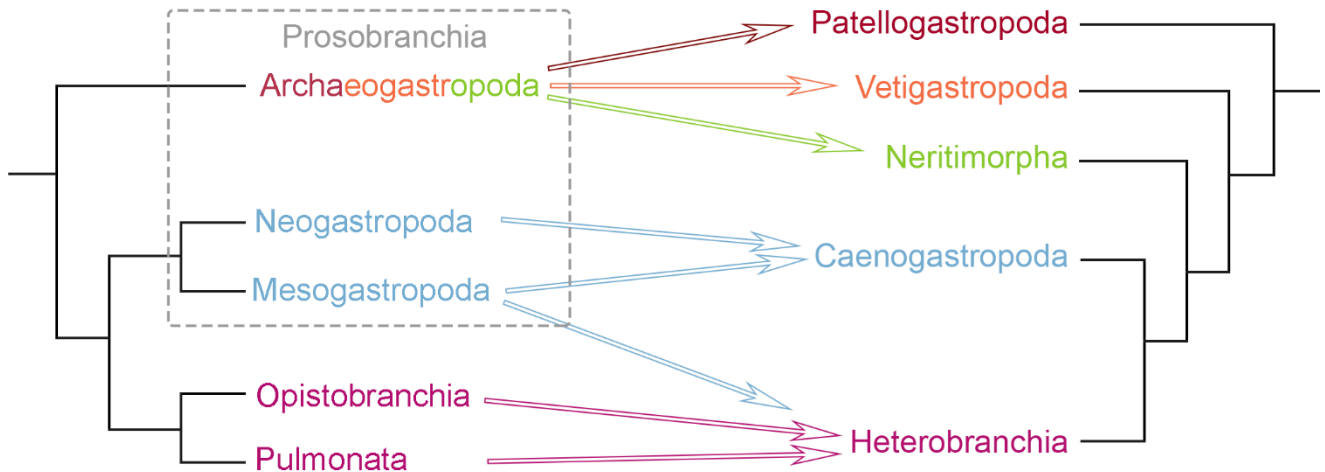


Рисунок 3.0.1. Схематическое отображение макрофилогенетических взаимоотношений в классе *Gastropoda*. Слева – система до 90-х годов, справа – современная система, филогенетическое дерево построено на основании молекулярных данных (Uribe et al., 2022).

Монофилия этих пяти подклассов на данный момент не вызывает сомнения, в то время как взаимоотношения между группами ещё не устоялись окончательно. Согласно молекулярным данным есть две версии: по одной пателлогастроподы являются базальной группой (Uribe et al., 2022) по отношению к другим гастроподам, по другой пателлогастроподы и ветигастроподы —

сестринские группы по отношению к остальным брюхоногим моллюскам (Cunha, Giribet, 2019). При этом взаимоотношения Neritimorpha, Caenogastropoda и Heterobranchia в обеих версиях совпадают.

Строение пищеводобывательного аппарата

Строению пищеводобывательной системы гастропод посвящено множество работ (Fretter, Graham, 1962; Ponder, Lindberg, 2021; Salvini-Plawen 1981, 1988). Пищеварительная система всех моллюсков начинается ротовым отверстием, расположенным антеровентрально и окружённым губами. Рот переходит в ротовую полость, которая может преобразовываться в ротовую трубку и ведёт в буккальную полость, где располагается пищеводобывательный аппарат, состоящий из радулы и челюстей (Рисунок 3.0.2).

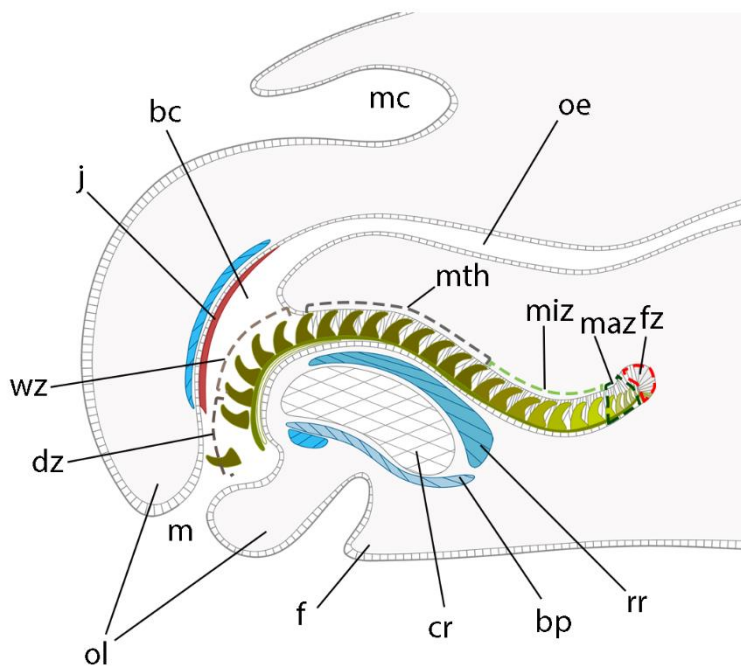


Рисунок 3.0.2. Схема сагиттального среза через буккальный комплекс. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *bp* – буккальные протракторы, *cr* – хрящи одонтофора, *dz* – зона деградации радулы, *f* – нога, *fz* – зона формирования зубов, *j* – челюсть, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *maz* – зона созревания зубов, *miz* – зона минерализации, *mth* – зона зрелых зубов, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *rr* – ретрактор радулы, *wz* – рабочий край радулы.

Радулярный аппарат является основным пищеводобывательным органом моллюсков, кроме *Bivalvia* и aberrantных форм с высокой спецификацией питания, перешедших к паразитизму или сосущему типу пищеводобывания. Радулярный аппарат состоит из радулы и одонтофора — поддерживающего органа, включающего у большинства гастропод хрящеподобные опорные структуры и мускулатуру (Рисунок 3.0.2) (Katsuno, Sasaki, 2008). Хрящи, как правило, состоят из вакуолизированных клеток, которые могут преобразовываться в мышечные валики в подклассе *Heterobranchia*. Радула представляет собой хитиновую ленту (радулярную мембрану), к которой прикреплены зубы, организованные в продольные и поперечные ряды. Полный поперечный ряд состоит из трёх типов зубов: центральный (или рахидальный) зуб располагается по центру, латеральные — по бокам от центрального, маргинальные зубы — краевые, они располагаются по

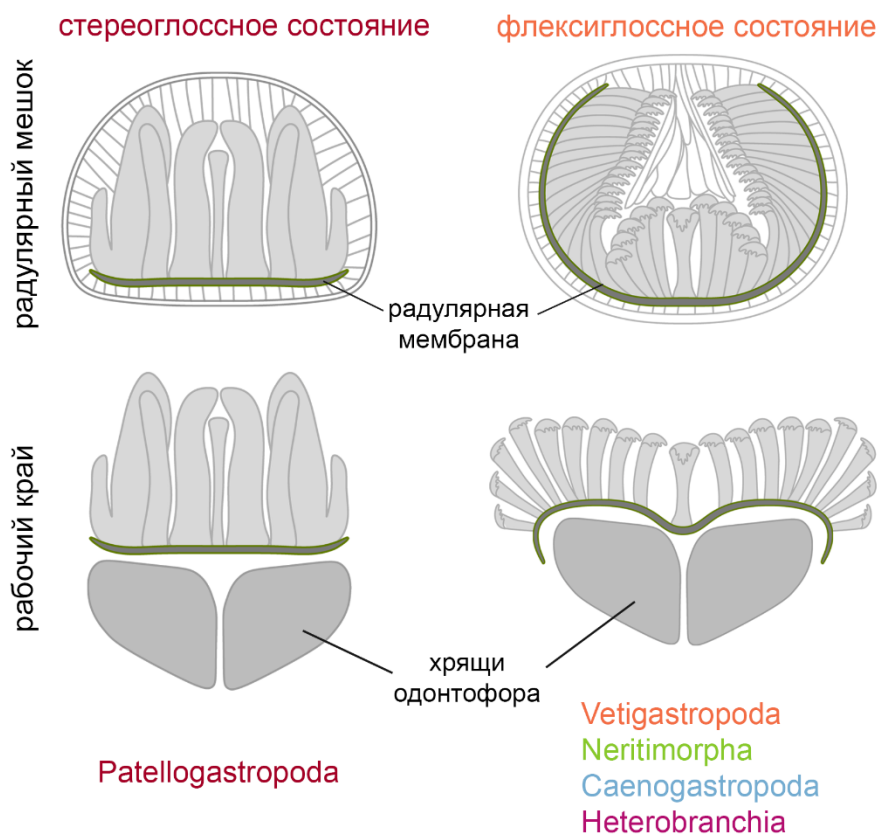


Рисунок 3.0.3. Схематическое изображение стереоглоссной и флексиглоссной состояний радулы.

Mörch, 1865; MacDonald, 1869; Ponder, Lindberg, 1997; Sars, 1878; Salwini-Plawen, 1988). Такое изобилие терминов вызвано тем, что разные авторы брали разные критерии при её описании, например, количество зубов, их подвижность, степень скрученности радулы в радулярном мешке и т. п., что и привело к возникновению синонимов.

Выделяют два основных типа радулы: стереоглоссной и флексиглоссной, которые отражают свёрнутость радулы в радулярном мешке и на рабочем крае. Если радула в поперечном сечении — без продольных сгибов как в радулярном мешке, так и на рабочем крае, то говорят о стереоглоссном состоянии радулы. Если радула в мешке сворачивается в продольном направлении, а на рабочем крае разворачивается, то говорят о флексиглоссном состоянии радулы (Рисунок 3.0.3). Первое состояние характерно только для радулы Patellogastropoda, все остальные гастроподы имеют флексиглоссные радулы, основными типами которых являются рипидоглоссная и тениоглоссная (Рисунок 3.0.4). Описание разных типов радул приведено в таблице 3.0.1 в приложении, перед главой 3.1.

бокам от латеральных. При описании радулы часто используют формулу $N \times M.L.R.L.M$, где N — это количество поперечных рядов в радуле, R — центральный зуб, M — количество маргинальных зубов, L — количество латеральных зубов. Общая морфология радулы служит важным таксономическим признаком, поэтому изучена очень хорошо. В литературе существует больше тридцати пяти терминов, обозначающих разные типы радул (Миничев, Старобогатов, 1979; Старобогатов, 1990а, 1990б; Gray, 1853; Troschel, 1856 – 1863;

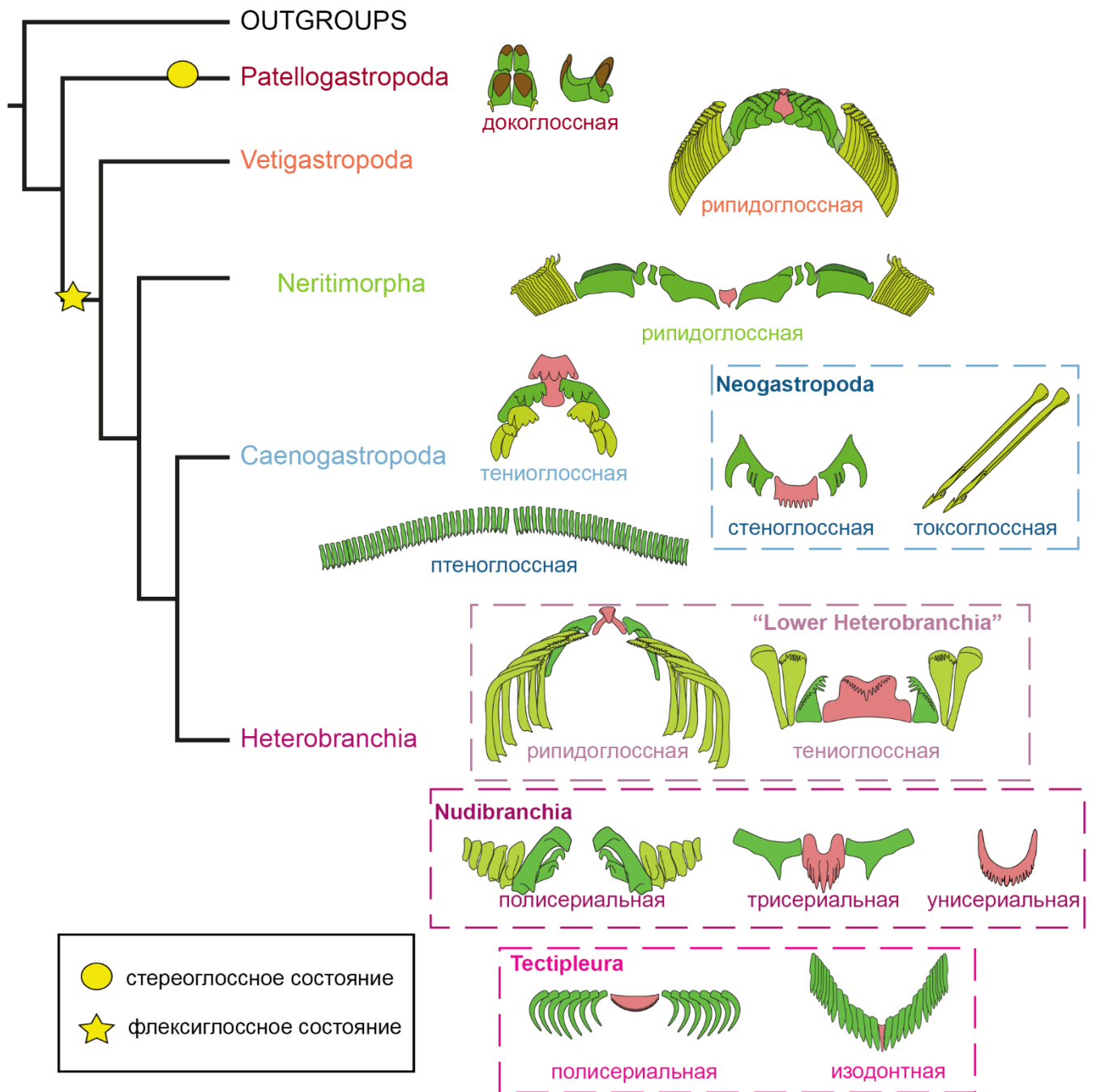


Рисунок 3.0.4. Распределение некоторых типов радул по разным группам Gastropoda. Филогенетическое дерево перерисовано из статьи Uribe et al., 2022.

Большая часть радулы располагается внутри радулярного мешка, который является инвагинацией буккального эпителия вентральной стороны буккальной полости (Рисунок 3.0.2). Рабочий край радулы вдаётся в буккальную полость и располагается на одонтофоре. Радулярная мембрана имеет расширения на одонтофоре (крыловидные придатки), которые огибают хрящ одонтофора с боков, увеличивая сцепление и упрочняя конструкцию. Радулярная мембрана и новые

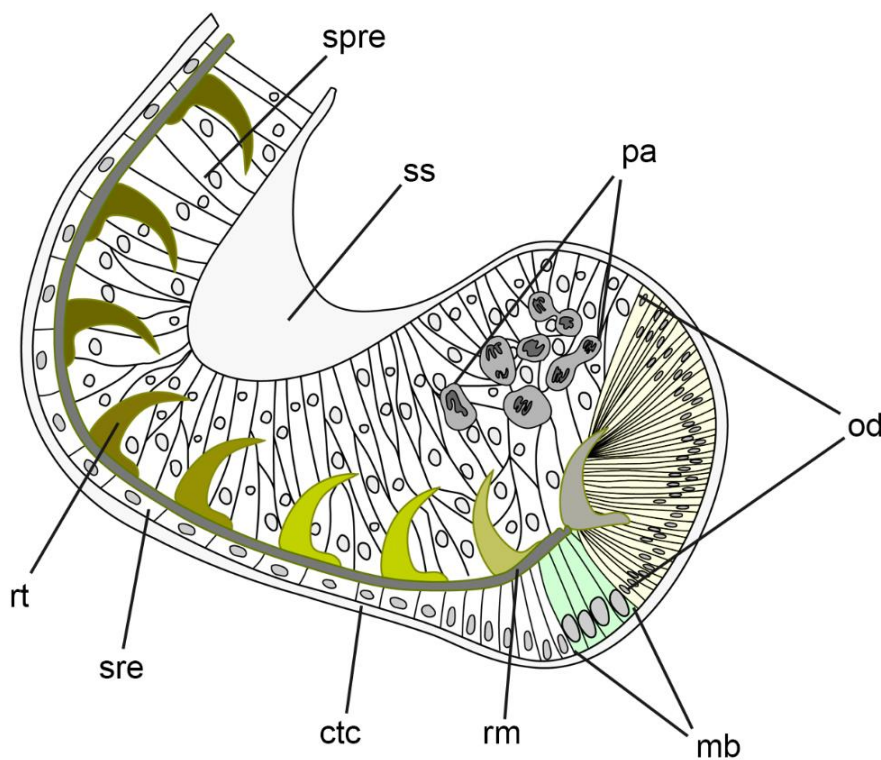


Рисунок 3.0.5. Схема продольного среза через зону формирования радулы.
Обозначения: *ctc* – соединительно-тканная оболочка радулярного мешка, *mb* – мембранобласты, *o* – одонтофор, *od* – одонтобласт, *pa* – зона пролиферации, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.

ряды зубов непрерывно синтезируются в течение всей жизни моллюска в слепом конце радулярного мешка (Рисунок 3.0.5).

Клетки эпителия зоны формирования высоко специализированы. Можно выделить одонтобласты — клетки с высокой секреторной активностью, которые участвуют в синтезе зубов, а также мембранобласты, тоже клетки с хорошо развитым синтетическим аппаратом, которые синтезируют мембрану (Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Märkel, 1984). По мере формирования и созревания зубов радула продвигается к рабочей зоне. За одонтофором (в зоне деградации) использованные зубы отваливаются (Рисунок 3.0.2) (Runham, 1963а, б; Kerth, 1983).

Вторая твёрдая структура глоточного вооружения — это хитиновые челюсти, которые располагаются в буккальной полости напротив рабочего края радулы (Рисунок 3.0.2). Они могут быть гладкими монолитными, с родлетами (палочками по краю) или ребристыми. Челюсти характерны для большинства гастропод. Наличие челюстей среди брюхоногих моллюсков не подтверждено только для представителей Neritimorpha, однако, по данным Сасаки (Sasaki, 1998), на дорсальной поверхности буккальной полости напротив рабочего края радулы есть утолщение кутикулы, которое он называет непарной челюстью. Парные челюсти развиваются у групп ветигастропод, ценогастропод и у части гетеробранхий. Непарная челюстная пластинка характерна для Patellogastropoda и для лёгочных гетеробранхий (Eupulmonata, Heterobranchia). Несмотря на то,

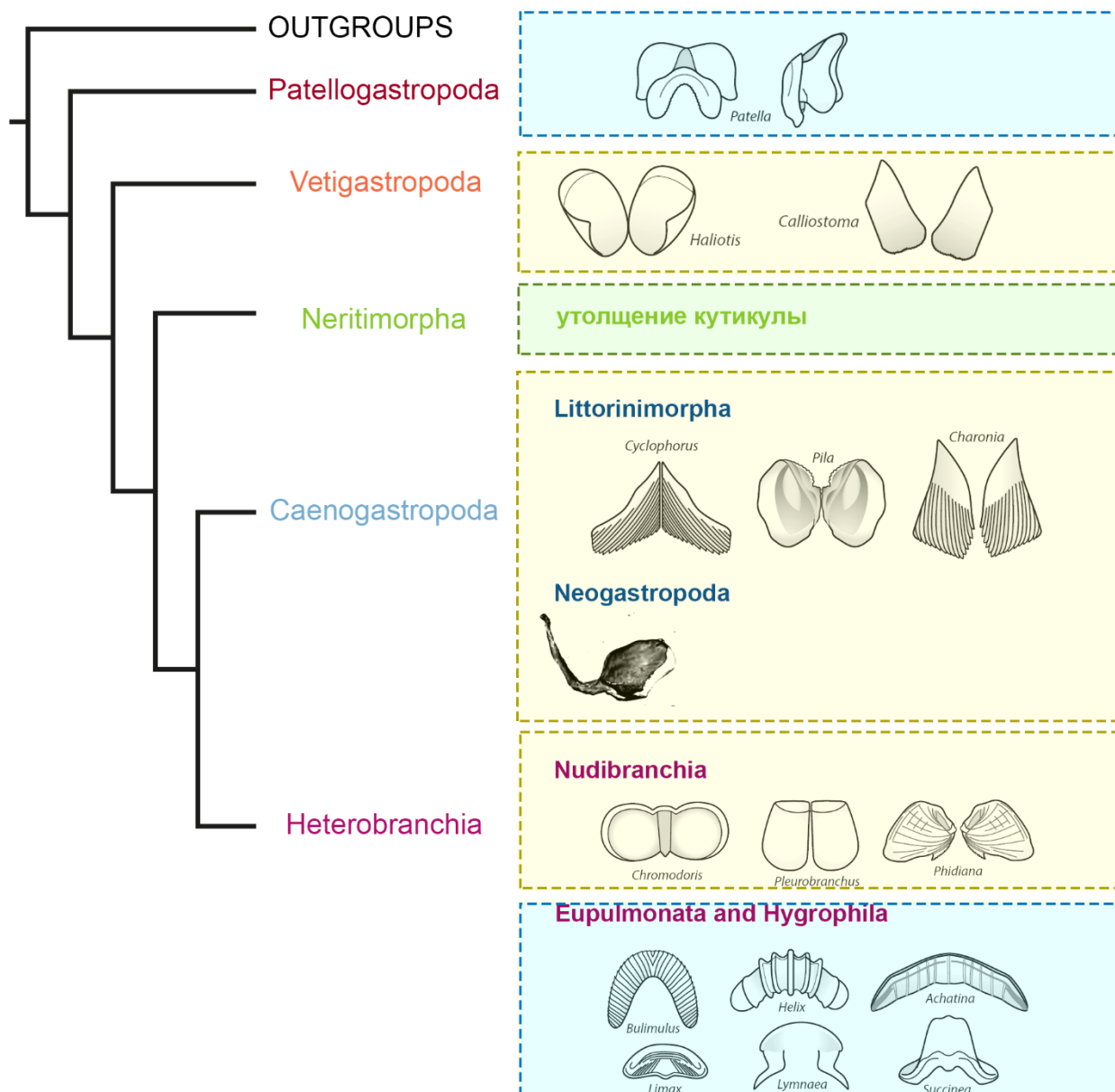


Рисунок 3.0.6. Разнообразие челюстей в основных ветвях Gastropoda (По Ponder et al., 2019).

что челюсти выполняют не менее важную роль в пищедобывании, чем радула, данных по общей морфологии челюстей гастропод существенно меньше, а процесс формирования, гистогенеза и онтогенеза подробно не описан.

Характеристика подклассов Gastropoda

Данная работа содержит обобщения по морфологии глоточного вооружения на основании литературных и оригинальных данных в разных группах гастропод. Поскольку представлять и обсуждать результаты оказалось удобнее по группам, то ниже приводится краткая характеристика основных подклассов в том порядке, в котором будут представлены результаты работы.

В подклассе **Patellogastropoda** насчитывается около 460 видов из пяти семейств (Patellidae, Nacellidae, Acmaeidae, Lottiidae и Lepetidae) (www.molluscabase.org). Это исключительно морская группа с блюдцевидной раковиной. Представители пателлогастропод населяют все зоны океана от литорали до абиссали. В основном обитают на твёрдых камнях (Branch, 1975, 1985; Lindberg, 1988), однако некоторые виды освоили и нехарактерные субстраты, такие как водоросли, затонувшая древесина, раковины других моллюсков (Carlton et al., 1991; Kirkendale, Meyer, 2004; Lindberg, 1981, 1988, 1990; Lindberg, Vermeij, 1985; Marshall, 1985; Morton, 1980; Sasaki et al., 2003).

Монофилия Patellogastropoda подтверждается рядом синапоморфных признаков, таких как: вторично колпачковидная раковина с верхушкой, смещённой над головой; докоглоссная радула стереоглоссного типа, минерализованная в основном соединениями железа (магнетитом) и кремния (Lowenstam, 1962; Rinkevich, 1993; Runham et al., 1969; Shaw et al., 2010); микроструктура раковины, представленная пятью слоями, среди которых листовидные и конические перекрёстно-пластинчатые слои; наличие мантийных жабр (Ponder, Lindberg, 1997). Мантийная полость располагается над головой моллюска, мантийный комплекс органов и сопутствующие органы асимметричны: происходит частичная редукция правой части, остаётся только левый ктенидий и одно левое предсердие. Молекулярные данные также подтверждают монофилию группы (Aktipis, Giribet, 2010; Colgan et al., 1999; Giribet et al., 2006; Harasewych, McArthur, 2000; Nakano, Ozawa, 2007; Tillier et al., 1994). Гипотеза о базальном положении пателлогастропод по отношению к другим гастроподам была высказана Голиковым и Старобогатовым (Golikov, Starobogatov, 1975) и с тех пор остаётся спорной (Haszprunar, 1988; Lindberg, 1988, 2008; McArthur, Harasewych, 2003; Nakano, Sasaki, 2011; Ponder, Lindberg, 1997; Sasaki, 1998).

В основном пателлогастроподы являются соскрёбывателями (Harasewych, McArthur, 2000; Hawkins et al., 1989; Krings et al., 2022; Nakano, Ozawa, 2007). Оплодотворение внешнее, развитие лецитотрофное со стадиями трохофорной личинки и велигера, за редким исключением проходит в толще воды (Hadfield et al., 1997; Holyoak et al., 1999; Kay, Emlet, 2002; Nakano, Sasaki, 2011; Rivera-Ingraham, García-Gómez, 2010; Smith, 1935).

Широкое распространение и доступность Patellogastropoda сделало представителей этого подкласса объектами многих направлений исследований, включая биологию развития, исследования биоминерализации и эволюционные построения.

Подкласс **Vetigastropoda** — это крупный таксон, насчитывает по разным оценкам больше 5420 видов (www.molluscabase.org), включает около 20 семейств и несколько десятков подсемейств

(Hickman, McLean, 1990; Warén, Bouchet, 2001; Bouchet, Rocroi, 2005). Ветигастроподы — исключительно морская группа, представители которой обитают по всему миру от литорали до абиссали (Geiger et al., 2008; Hickman, McLean, 1990). В эту группу входит большинство таксонов брюхоногих моллюсков, обитающих в гидротермальных источниках (Warén, Bouchet, 2001; Kase, Kano, 2002; Zapata et al., 2014), а также реликтовые виды (Knight et al., 1952). Размер раковин сильно варьирует от самых мелких до крупных, достигающих 25 см (Knight et al., 1952; Ponder, Lindberg, 1997). Раковина у большинства спиральная, но у нескольких групп (в том числе Fissurellidae, Coccuinoidea, Lepetelloidea и несколько Trochoidea) независимо приняла форму блюдечка. Раковины большинства таксонов с парными ктенидиями имеют прорези (Knight et al., 1952) или другие вторичные отверстия (как, например, отверстия у морского уха по периметру раковины), что связано с направлением тока воды в мантийной полости. У ветигастропод с парными ктенидиями вода входит в мантийную полость симметрично с двух сторон и, обмывая ктенидии, выходит из отверстий в раковине. У некоторых фиссурелид раковина может частично редуцироваться (McLean, 1984). В отличие от всех других брюхоногих моллюсков, у многих ветигастропод раковина имеет внутренний перламутровый слой (Hedegaard, 1997).

Мантийная полость располагается над головой, но, в отличие от других подклассов гастропод, у некоторых семейств (Fissurelloidea, Pleurotomarioidea и Haliotoidea) сохраняется полная симметрия мантийного комплекса, включая парные ктенидии, гипобранхиальные железы и осфрадии (Fretter, Graham, 1962; Graham, 1985; Hickman, 1984; Knight, 1952; Morton, Yonge, 1964). У большинства ветигастропод сохраняются также парные предсердия и парные почки. Апоморфными структурами являются чувствительные папиллы на голове и ноге и бурсикулы — небольшие органы чувств у основания каждого жаберного филамента (Haszprunar, 1987). Радула в основном рипидоглосного типа с большим количеством зубов в поперечном ряду, часто бывает асимметрична (Hickman, 1981). Парные челюсти располагаются в буккальной полости напротив рабочего края радулы (Haszprunar, 1987).

Большинство ветигастропод детритофаги, они собирают органику с помощью широкой рипидоглосной (веерной) радулы и парных челюстей с дополнительными родлетами (палочками) по переднему краю. Некоторые глубоководные группы (Haliotoidea и Trochoidea) питаются водорослями и морскими покрытосеменными. Питание взвесью с помощью ктенидиев развилось у нескольких таксонов, которые, как правило, зарываются в песок (Fretter, 1975; Hickman, 1996; Hickman, McLean, 1990). Для групп, обитающих в гидротермальных источниках, характерен симбиоз с бактериями. Например, представители Lepetodrilidae комбинируют фильтрацию с детритофагией и симбиотрофным питанием (Bates, 2007). Некоторые ветигастроподы

(Calliostomatidae, Pleurotomaridae и Fissurellidae) являются пастбищными животными, которые питаются не растениями, а обрастателями, такими как гидроиды, губки, мшанки и оболочники. Несмотря на такое разнообразие питания, макрохищников среди ветигастропод нет.

Большинство ветигастропод раздельнополые. Половой диморфизм довольно редок и чаще всего проявляется в отличии размеров самцов и самок (Marshall, 1993). Для большинства видов характерен вымет половых продуктов в воду и внешнее оплодотворение, за исключением моллюсков, живущих в неблагоприятных для внешнего оплодотворения условиях (большие глубины и редкая вероятность встречи, приливно-отливная зона). В этом случае происходит внутреннее оплодотворение. Копулятивным органом часто является преобразованное головное щупальце. У большинства ветигастропод мелкие яйца, развитие лецитотрофное со стадиями трохофоры и велигера. Виды с внутренним оплодотворением откладывают оплодотворённые яйца в желеобразные яичные массы, где проходит развитие (Crofts, 1937; Holyoak, 1988 Kawamura et al., 2001; Kuehl, 2020; Page, 1997, 2006; van den Biggelaar, 1993).

Подкласс **Neritimorpha** с одним отрядом и восьмью семействами состоит из 1860 видов (www.molluscabase.org) (Fukumori and Kano, 2014; Richling, 2014). Неритиморфы вместе с пателлогастроподами и ветигастроподами ранее составляли группу археогастропод (Ponder, Lindberg, 1997; Fretter, Graham, 1962). Представители неритиморф встречаются как в море, так и в пресных водоёмах (Kano et al., 2002; Lindberg, 2008; Schilthuisen et al., 2012). Морские неритиморфы обитают от литорали до глубоководья, включая гидротермальные источники (Warèn, Bouchet, 1993; Zende, Carney, 2001).

Раковины большинства неритиморф спиральные, но некоторые вторично приняли форму блюдечка (например, *Phenacolepadidae* (Yahagi et al., 2020) и некоторые пресноводные таксоны), а представители *Titiscaniidae* (Neritopsoidea) вовсе потеряли раковину (Kano et al., 2002; Lindberg, 2008). Перламутрового слоя в раковине нет. У большинства видов внешние завитки раковины накручиваются на внутренние, что видоизменяет форму тела моллюска до яйцевидного. Оперкулум, если он есть, очень мощный, известковый, выпуклый внутрь.

Неритиморфы сохраняют некоторые плезиоморфные черты, а также обладают множеством апоморфий (Fretter et al., 1981; Lindberg, 2008; Ponder et al., 2021). При сохранении симметрии мантийного комплекса органов всё же наблюдается частичная редукция правой части. Все неритиморфы сохранили парные предсердия, но имеют одну (левую) почку, а правая встраивается в половую систему. Функционирует только левый ктенидий. С правой стороны, однако, часто можно

наблюдать бугорок, который, вероятно, представляет собой рудиментарный правый ктенидий. Другие плезиоморфные черты — прохождение задней кишки сквозь сердце, рипидоглоссная радула, парные ретракторы ноги. Примеры апоморфных признаков — развитие мантийных половых структур, облегчающих внутреннее оплодотворение, и способность производить инкапсулированные яйца. Кроме того, в отличие от Vetigastropoda и Patellogastropoda, развитие происходит через стадию долгоплавающего планктотрофного велигера, как и в группах ценогастропод и гетеробранхий.

Данных по питанию неритиморф не так много: известно, что морские неритиды — в основном пастбищные моллюски, которые питаются спорами водорослей, диатомовыми водорослями и детритом (D'Souza, 1981, 1986). Однако встречается довольно много пищевых спецификаций, связанных с необычными средами обитания. Например, Phenacolepadidae живут в среде, богатой серой, и, вероятно, питаются хемосинтезирующими бактериями (Kano et al., 2002). Глубоководные и жерловые таксоны вероятнее всего являются детритофагами. *Bathynnerita naticoidea* питается бактериями и разлагающимся периостракумом раковин *Bathymodiolus*, с которым ассоциирован моллюск (Dattagupta et al., 2007). Представители гавайского вида *Smaragdia bryanae* — специализированные травоядные животные, питающиеся содержимым клеток эпидермиса (Unabia, 2011). Другие виды *Smaragdia* также встречаются на водорослях и питаются, пробивая клетки эпидермиса наружными латеральными зубцами; содержимое, вероятно, заматывается длинными тонкими буграми маргинальных зубов (Unabia, 2011). Считается, что наземные неритиморфы питаются детритом, спорами водорослей, мхом и лишайниками.

Все представители неритиморф раздельнополые с внутренним оплодотворением. У самок формируются дополнительные железы для образования оболочек яйца и кладок. У большинства морских неритиморф есть стадии трохофорной личинки внутри кладки и планктотрофного велигера. Аналогичная стратегия используется солоноводными и пресноводными таксонами, у которых велигеры имеют эстуарный или морской период, прежде чем вернуться в пресноводные ручьи и реки. У некоторых пресноводных и всех наземных видов развитие прямое — потомство вылупляется в виде молодых улиток.

Подкласс **Caenogastropoda** — одна из самых разнообразных групп брюхоногих моллюсков, в которой известно около 47000 видов (www.molluscabase.org) из 157 существующих семейств (Bouchet et al., 2017). Это около 60% всех видов гастропод, включая многие важные, с точки зрения экологии и коммерции, морские семейства. Ценогастроподы преимущественно морские виды, но некоторые семейства распространились по всему миру в пресных водоёмах и перешли к наземному

образу жизни. Подкласс можно разделить на три группы — *Archaeotenioglossa*, *Littorinimorpha* и *Neogastropoda*.

Практически все ценогастроподы имеют известковую раковину (за исключением нескольких семейств), как правило правозакрученную. Морфология раковин очень разнообразна: от высоких шипов до шаровидных утолщённых или блюдцевидных. Левозакрученными раковинами обладают представители только одного семейства (*Triphoridae*), однако в некоторых других семействах левозакрученные раковины могут встречаться спорадически (Vermeij, 1975; Robertson, 1993). У ценогастропод, в отличие от ветигастропод, мягкие части тела вне раковины относительно просто устроены. Голова имеет хорошо очерченную выступающую морду с головными щупальцами и сложно устроенными глазами, развитыми в их основании или на конце щупалец (как у неогастропод).

Плезиоморфным состоянием мантийной полости у ценогастропод является асимметрия мантийного комплекса органов. С левой стороны присутствуют: один ктенидий, осфрадий (обычно гипертрофированный, с уникальной гистологией) (Haszprunar, 1985) и гипобранхиальная железа. Сердце имеет одно (левое) предсердие, соответствующее левому ктенидию. Переход к полуназемному или наземному образу жизни приводит к атрофии ктенидия.

Плезиоморфным состоянием является семизубая тениоглоссная радула, и этот тип радулы очень консервативен по своей морфологии. Тениоглоссная радула встречается у всех *Archaeotenioglossa* и подавляющего большинства *Littorinimorpha* (Haszprunar, 1988; Jørgensen, 2001; Ponder et al., 2012, 2020). Челюсти у литториниморф, если присутствуют, — простые парные пластинки. *Neogastropoda* — это группа, перешедшая к плотоядности, с чем связаны перестройки переднего конца тела, а именно преобразование морды в мускульный хобот, что привело к вынесению пищедобывательного аппарата за пределы головы. Кроме того, произошло преобразование участка мантии в сифон, что позволило направить токи воды в мантийную полость, к хорошо развитому осфрадию, что улучшило обоняние неогастропод, необходимое при хищничестве. Радула неогастропод чрезвычайно разнообразна. Крайнее состояние радулы неогастропод — токсоглоссная радула хищных коноидей, которая состоит из отдельных зубов, похожих на гарпуны, заполняющиеся ядом. У большинства неогастропод челюсти редуцируются, однако при переходе к сосущему типу питания могут видоизменяться в прокалывающую трубочку.

Ценогастроподы крайне разнообразны по типу и объектам питания (Taylor et al., 1980). Большинство ценогастропод — универсальные микрофаги, при этом многие мелкие виды избирательно питаются мелкими органическими остатками или плёнками микроорганизмов (Norton et al., 1990; Otero-Schmit et al., 1997; Padilla et al., 1996). В разных группах параллельно возникают

такие диетические специализации (Petit, Narasewych, 1986), как плотоядность и растительность. Neogastropoda являются практически полностью плотоядной группой, за исключением редких травоядных представителей семейства Columbellidae (deMaintenon, 1999). Некоторые ценогастроподы питаются взвесью, такой способ питания был независимо приобретён в нескольких группах (Declerck, 1995). Сходные морфологические модификации, такие как удлинение жаберных лепестков, развитие эндостилия в желудке, фломирование пищевой канавки, ведущей ко рту, возникают конвергентно во всех группах, питающихся взвесью. Многие ценогастроподы — пассивные хищники, которые питаются сидячими беспозвоночными, такими как оболочники, губки и мшанки. Мелкие и очень разнообразные Eulimidae (Littorinimorpha) являются экто- или эндопаразитами иглокожих. Наземные ценогастроподы в основном питаются «водорослями» и грибами, связанными с разлагающейся ратительной пищей (Barker, 2001).

Ценогастроподы в основном раздельнополые с внутренним оплодотворением. После оплодотворения самки откладывают кладки, сильно отличающиеся по морфологии в разных таксонах (например, Creek, 1951; D'Asaro, 1970; Fretter, Graham, 1962; Moran et al., 2019; Page, 2005, 1988; Page, Pedersen, 1998; Thorson, 1946). У всех ценогастропод стадия трохофоры подавлена или проходит внутри кладки, а велигер — свободноплавающая личиночная форма. Планктонные велигеры могут быть планктотрофными и лецитотрофными.

Подкласс **Heterobranchia** — крупная (насчитывается 16 отрядов и около 37330 видов (www.molluscabase.org)) и важная группа брюхоногих моллюсков — демонстрирует наибольшее морфологическое разнообразие среди подклассов брюхоногих моллюсков (Hanzprunar, 1998; Ponder et al., 2020). К гетеробранхиям относятся голожаберные моллюски (Nudibranchia) (по старой системе — заднежаберные), большинство наземных гастропод с раковиной и без, а также некоторые пресноводные группы. По размеру гетеробранхии варьируют от миллиметровых червеобразных интерстициальных безраковинных форм до крупных наземных легочных моллюсков, такие как ахатины (*Lissachatina fulica*). Отдельные виды гетеробранхий (например, *Aplysia* и *Lymnaea*) послужили модельными объектами для изучения функционирования нервной системы и основ памяти.

Описать разнообразие внешней и внутренней морфологии довольно непросто — столь оно велико. Раковины также приобретают самые разные формы и часто независимо редуцируются в связи с переходом в специфические биотопы, как, например, у планктонных Gymnosomata или интерстициальных видов. Личиночные раковины левозакрученные, в отличие от велигеров ценогастропод и гетеробранхий.

У *Heterobranchia* наблюдается тенденция к деторсионным процессам, редукции мантийной полости и разнесению мантийного комплекса в пространстве. Первоначально мантийная полость гетеробранхий содержала те же структуры, что и у других брюхоногих моллюсков. Благодаря деторсии произошла реорганизация тела независимо в нескольких линиях гетеробранхий. При перемещении мантийной полости по правому боку и связанном с этим процессом уменьшении мантийной полости у более апоморфных гетеробранхий голова и нога уже не могут втягиваться в мантийную полость (Haszprunar, 1988).

Глоточное вооружение представлено радулой и челюстями, которые могут быть парными (у голожаберных моллюсков) (Haszprunar, 1988; Ponder, Lindberg, 1997) и видоизменёнными непарными (как у *Eupulmonata*) (Barker, 2001; Barker, Efford, 2002; Runcham, 1975). Радула отличается невероятным разнообразием — от унисериальной до полисериальной, что отражает спецификации пищеводобывательных стратегий. Несколько раз независимо в разных группах подкласса радула исчезала в связи с переходом к сосущему типу пищеводобывания.

Морские гетеробранхии, за исключением травоядных *Aplysiidae* и *Sacoglossa* и питающихся суспензией *Thecosomata*, — это в основном специализированные хищники (Haszprunar, 1985b; Rudman, Willan, 1998; Cimino, Ghiselin, 1999; Mikkelsen, 1996). В отдельных случаях было показано, что некоторые морские гетеробранхии, ассоциированные с кишечнополостными или губками, питаются не тканями хозяина, а их симбиотическими организмами (например, Rudman, 1991a; Vecerro et al., 2003). В отличие от большинства морских гетеробранхий, *Eupulmonata* питаются преимущественно разлагающимися растительными остатками, грибами или являются настоящими травоядными, а морские таксоны соскребают водоросли с поверхности скал или питаются илистыми поверхностными отложениями (*Amphiboliidea*, *Ellobioidea*, *Onchidiidae*).

Все гетеробранхии — гермафродиты с усложнённой половой системой и плотными многослойными яйцевыми оболочками и кладками (Goddard, 1992; Rivest, 1978; Tardy, 1970; Thompson, 1958, 1962, 1967). Оплодотворение часто перекрёстное. В группе наблюдается тенденция к редукции трохофорной личинки и переходу к прямому развитию, хотя для многих видов характерна долгоплавающая питающаяся личинка — велигер.

Приложение к главе 3.

Таблица 3.0.1. Список наиболее часто используемых терминов, характеризующие разные радулы Gastropoda.

	Тип радулы	Описание	Группы
1	докогlossная	Поперечный ряд состоит из немногочисленных (до 13) зубов. Зубы расположены вдоль радулы, прилегая к ней всей поверхностью в основании; апикальная часть латеральных зубов, как правило минерализована, поэтому зубы приобретает коричневую окраску.	Patellogastropoda
2	рипидогlossная	Каждый ряд состоит из центрального зуба и, с каждой стороны несколько (3-5) латеральных зубов, самый крайний латеральный зуб бывает увеличен. Маргинальные зубы крайне многочисленны (до 70 с каждой стороны от латеральных) и очень вытянутые.	Vetigastropoda, Neritimorpha, «lower» Heterobranchia
4	тениогlossная	Поперечный ряд содержит 7 зубов. Центральный обычно зубчатый, по бокам от центрального зуба располагаются по одному латеральному и пере маргинальных зубов.	Caenogastropoda: Littorinimorpha, «lower» Heterobranchia
5	дактилогlossная	Вариация тениогlossной радулы. Центральный зуб треугольной формы, загнут назад, трёхзубчатый латеральный и маргинальные зубы. Внутренний латеральный зуб конический, загнутый назад, наружные латеральные зубы широкие, яйцевидные с многочисленными длинными, узкими, одинаковыми, изогнутыми пальчатыми выростами по верхнему краю.	Caenogastropoda: Ovulidae
7	рахигlossная (стеногlossная)	Один или три зуба в ряду, встречается у Muricoidea. Каждый стреловидный ряд имеет центральный зуб и часто по одному латеральному зубу с каждой стороны. Некоторые семейства (например, Marginellidae и большинство Volutidae) имеют только центральные зубы.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Volutidae, Volutomitridae, Marginellidae и Cystiscidae
6	нематогlossная	Модификация стеногlossной радулы, состоит из одного ряда очень длинных центральных зубов, обычно с тремя дистальными бугорками. При питании эти зубы выступают через трубчатую челюсть, используя зубы радулы для прокалывания добычи.	Cancellariidae
8	одонтогlossная	Три зуба в поперечном ряду: центральный зуб загнут назад, зубчатый по краю, латеральные зубы неподвижны	Caenogastropoda: Neogastropoda: Fasciolaridae, Mitridae, Lagenidae и Turbinellidae

9	гамиглоссная	Три зуба в поперечном ряду: широким центральным и подвижными латеральными.	Neogastropoda: Muricidae, Buccinidae, Cassidulidae, Olividae, Velutinidae
10	риниглоссная	Подтип гимиглоссной радулы с более мелкими и однородными зубами.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Triphoridae
11	первичная токсоглоссная	Пять зубов в поперечном ряду, присутствует центральный зуб, который, несмотря на крупные размеры, чаще всего, тонкий и слабый, латеральные зубы широкие, гребенчатые, маргинальные зубы не полые.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Conoidea
12	нетипичная токсоглоссная	Центральный и латеральные зубы отсутствуют, маргинальные зубы не полые, имеют вид листовидной пластинки с заостренной вершиной.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Conoidea
13	токсоглоссная	Центральный зуб отсутствует, два маргинальных зуба в ряду. Зубы шиловидные, свернутые, полые внутри.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Conoidea
14	птеноглоссная	Многочисленные, одинаковые зубы, организованные в большое количество продольных рядов.	Epitoniidae, Cassidae, Acteonidae.
15	гимноглоссная	Зубы рудиментарны или отсутствуют.	Caenogastropoda: Neogastropoda: Terebridae, Nassariidae, Omalaxidae, Architectonicidae и Cancellariidae
16	сакоглоссная	Один зуб в заростренной верхушкой для прокалывания в ряду, отработанные зуба скапливаются в кармане под радулой.	Heterobranchia: Sacoglossa
17	изодонтная	Многочисленные, одинаковые мелкие зубы в попересном ряду.	Heterobranchia: Eupulmonata

3.1 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА PATELLOGASTROPODA

Пателлогастроподы — очень компактная по морфологическим признакам и экологии группа. Из-за особенностей строения, в том числе и глоточного вооружения, этот таксон долгое время воспринимался как наиболее «примитивный» из ныне живущих брюхоногих моллюсков и считался сестринской группой всех других гастропод (Colgan et al., 1999; Narasewych et al., 1997; Haszprunar, 1988; Nakano, Ozawa, 2004, 2007; Ponder, Lindberg, 1997). Современные представления, основанные на молекулярных данных, расходятся, и Patellogastropoda помещают как в базальное положение гастропод (Uribe et al., 2022), так и сближают с Vetigastropoda (Cunha, Giribet, 2019).

Строение глоточного вооружения, включая докоглосную радулу и непарную челюсть, — один из характерных признаков группы. Докоглосная радула сохраняет признаки стереоглосности, поскольку как на рабочем крае, так и в радулярном мешке она не сгибается в продольном направлении. Такое же состояние отмечено у радул моллюсков из классов Monoplacophora, Polyplacophora и Scaphopoda, и это наводило малакологов на мысль о том, что такая радула является исходной для всех брюхоногих моллюсков.

Важная черта радул пателлогастропод — минерализация латеральных зубов соединениями железа и кремния, что вполне закономерно, учитывая соскрёбывающий тип питания. Тем не менее из всех брюхоногих моллюсков только представители Patellogastropoda минерализуют зубы гётитом (Hua, Li, 2007; Liddiard et al., 2004; Rinkevich, 1993; Runham et al., 1969) — второй по прочности изоморфой оксида железа после магнетита, который найден в зубах хитонов (Macey, Brooker, 1996; Wealthall et al., 2005). Пателлогастроподы, как и хитоны, соскрёбывают биоплёнку с твёрдых камней, для чего необходимы зубы повышенной твёрдости. Этот тип питания приводит также к удлинению радулы, которая по длине превышает длину раковины.

Кроме минерализации, основной тенденцией модификаций пищевого аппарата группы можно назвать редукцию зубов в поперечном ряду (уменьшение или исчезновение центрального и маргинальных зубов) (Sasaki, 1998). Маргинальные зубы могут быть полностью редуцированы или присутствовать в количестве до трёх пар, латеральных бывает от двух до шести пар. Центральный зуб или мелкий, или полностью исчезает. В отличие от радулы, челюсть невероятно консервативна по морфологии. У всех исследованных видов пателлогастропод она представляет собой непарную двухслойную дорсо-латеральную структуру, задние крылья которой соединены мускулатурой с хрящами одонтофора (Sasaki, 1998).

Формирование радулы половозрелых животных известно только по одному виду и крайне фрагментарно (Peters, 1979). Как формируются и синтезируются челюсти, неизвестно вовсе.

Закладка радулы в онтогенезе выяснена только для нескольких видов, но без цитологических особенностей.

Все пателлогастроподы размножаются, вымётывая половые продукты в толщу воды, где происходит оплодотворение. Развитие лецитотрофное с планктонными трохофорными личинками (Holyoak et al., 1999; Kay, Emlet, 2002; Nakano, Sasaki, 2011; Smith, 1935) и непитающимися велигерами (Hadfield et al., 1997), за исключением представителей рода *Erginus*, у которых развитие проходит в мантийной полости. Раннее развитие описано очень подробно для нескольких видов (Козин и др., 2013; Crofts, 1955; Holyoak et al., 1999; Kay, Emlet, 2002; Kessel, 1964; Kristof et al., 2016; Nakano, Sasaki, 2011; Smith, 1935; Rivera-Ingraham, García-Gómez 2010; Wanninger et al., 1999, 2000).

Развитие радулы было описано для двух родов пателлогастропод. Для *Erginus* sp. предполагается переход от пяти (1.1.1.1.1) и семи (1.2.1.2.1) зубов в ряду у личинок и молоди велигеров соответственно к шести зубам в ряду (0.3.0.3.0) у взрослых особей (Чернышев, 2018). Смит (Smith, 1935) описал трансформацию радулы во время развития *Patella vulgata*. Формула радулы изменяется от 0.1.1.1.0 у велигеров до 1.2.1.2.1 у ювенильных особей, а затем до 3.1.2.0.2.1.3 у поздней молоди с неповреждённой велигерной раковиной.

Никаких дополнительных данных по формированию велигерной радулы нет, в том числе по гистологическому и тем более ультратонкому строению.

В этой главе представлены оригинальные данные по формированию и росту челюстей разных представителей пателлогастропод, детальное описание формирования радулы и челюстей на ультраструктурном уровне у одного вида — *Testudinalia testudinalis*. Изучено раннее развитие *T. testudinalis* с целью выявления общей морфологии велигерной радулы, времени её закладки и ультратонкого строения радулярного мешка. Объектом для изучения морфологии, формирования и закладки глоточного вооружения в онтогенезе стал беломорский вид пателлогастропод *Testudinalia testudinalis*, обычный обитатель каменистой литорали ближайших окрестностей ББС МГУ. Всего было изучено 195 личинок на разных стадиях и 30 взрослых особей разными методами микроскопии (Таблица 2, Приложение к главе 2). Материалом для изучения строения челюстей пателлогастропод послужило 35 особей семи видов из Японского и Белого морей, изученных с помощью СЭМ.

Результаты

Строение буккального комплекса *Testudinalia testudinalis*

Тело *Testudinalia testudinalis* покрыто блюдечковидной раковиной (Рисунок 3.1.1 а). Голова не выходит за раковину (Рисунок 3.1.1 а, б). Ротовое отверстие *T. testudinalis* открывается с вентральной стороны и окружено внешними губами, по форме напоминающими подкову (Рисунок 3.1.1 в). Ротовое отверстие ведёт в буккальную полость, с вентральной стороны буккальной полости

отходит узкий пищевод (Рисунок 3.1.2 а, б), который расширяется в два латеральных кармана (Рисунок 3.1.2 б, в). В пищевод открываются слюнные железы.

Глоточное вооружение *T. testudinalis* состоит из челюсти и радулы (Рисунок 3.1.2, 3.1.3). Челюсть непарная (Рисунок 3.1.4), занимает дорсо-латеральное положение в буккальной полости напротив рабочего края радулы (Рисунок 3.1.2 а б; 3.1.3 а). Можно выделить две части челюсти: свободные края (передние и задние крылья) и срединную пластинку, которая соединяет крылья (Рисунок 3.1.3 б, в; 3.1.4). Передние крылья свободно лежат в буккальной полости и покрывают большую её часть (Рисунок 3.1.2 в). Задние крылья полностью погружены в эпителий (Рисунок 3.1.2 в, г). Куполообразная срединная пластинка покрывает большую дорсо-латеральную часть буккальной полости напротив рабочего края радулы. Верхняя часть пластинки также погружена в эпителий (Рисунок 3.1.2 а, б; 3.1.3 а, б; 3.1.5 в). Челюсть и радула соединены в единый пищедобывательный комплекс мускулатурой, которая пространственно сложно организована (Рисунок 3.1.5 а, б). Две пары протракторов радулы лежат ниже хряща одонтофора (Рисунок 3.1.5 а, б). Более крупная мышца идёт от одонтофора к задним крыльям (Рисунок 3.1.5 в, г), а менее крупная вентральная — к передним крыльям (Рисунок 3.1.5 в, д).

Радула *T. testudinalis*, как и всех пателлогастропод, относится к докоглоссному типу (Рисунок 3.1.6). Радула самой крупной исследованной особи (длина раковины 2.1 см) достигает 2.3 см в длину и содержит до 110 поперечных рядов. Большая часть радулы расположена в радулярном мешке, который делает петли в висцеральном мешке. Основываясь на строении зубов, в радуле можно выделить шесть зон: зона формирования — с 1-го по 5-й ряд зубов (Рисунок 3.1.6 а; 3.1.7 а, б), зона созревания — с 5-го по 21–36-й ряд (Рисунок 3.1.6 г, д, з), зона минерализации (36–45 ряды) (Рисунок 3.1.7 в-з), зона зрелых зубов (87–91 ряды) (Рисунок 3.1.6 б, в; 3.1.7 и-о), рабочая зона (или рабочий край) — от 87–91-го до 90–100-го рядов (Рисунок 3.1.6 е) и зона деградации (последние 7-10 рядов зубов) (Рисунок 3.1.6 е). Размер зубов, их плотность и состав зависят от зоны: более мягкие в зоне формирования, по мере продвижения от слепого конца радулярного мешка к просвету буккальной полости зубы становятся более твёрдыми (Рисунок 3.1.6).

Зона формирования радулы расположена в слепом конце радулярного мешка и подворачивается под радулу (Рисунок 3.1.7 а, б). Новые зубы достигают в высоту 50–60 мкм (Рисунок 3.1.6 д, ж), а зрелые — 150 мкм (Рисунок 3.1.6 б, в, е). Вновь синтезированные зубы мягкие, прозрачные под световым микроскопом (Рисунок 3.1.7 б). В зоне созревания зубы становятся более плотными, но ещё не приобретают финальную форму зрелых зубов (Рисунок 3.1.6 г-д). Зона минерализации отличается оранжевым или коричневым цветом эпителия (Рисунок 3.1.7 в, д, ж). Окраска, маркирующая неполимеризованный хитин показала, что в зоне созревания и в начале зоны

минерализации вся радула имеет равномерный сигнал (Рисунок 3.1.7 в, г). По мере минерализации верхушки зубов теряют сигнал (Рисунок 3.1.7 д-з). Когда зубы достигают зрелости, сигнал от красителя отмечается только в основании зубов (Рисунок 3.1.7 ж, з). Зона зрелых зубов составляет большую часть радулы, сквозь эпителий просвечиваются зубы с интенсивно окрашенными коричневыми коронками (Рисунок 3.1.7 и, л, н). Неполимеризованный хитин встречается только вокруг основания этих зубов, как и в конце зоны минерализации (Рисунок 3.1.7 и-м). Рабочий край радулы *T. testudinalis* лежит на одонтофоре (Рисунок 3.1.2 а, б; 3.1.3 а), который состоит из двух пар хрящей и межхрящевой мускулатуры (Рисунок 3.1.2 б, г; 3.1.5). В районе одонтофора формируются крыловидные придатки радулярной мембраны, которые огибают одонтофор, укрепляя соединение радулы с ним (Рисунок 3.1.6 е). Под радулярной мембраной располагается субрадулярная мембрана — дополнительная прослойка между одонтофором и радулой, которая обеспечивает лучшее скольжение рабочего края вдоль одонтофора.

Поперечный ряд радулы состоит из четырёх зубов: двух внутренних, сближенных друг с другом и отнесённых вперёд, и двух внешних латеральных — более широко расставленных и отнесённых назад (формула 0-2-0-2-0). Внутренний зуб имеет длинное основание, немного заходящее под основание внешнего зуба (Рисунок 3.1.6 б, в). Наружные зубы имеют небольшие латеральные лопасти (Рисунок 3.1.6 б, в). Ширина радулярной мембраны постоянна по всей длине радулы. Радулярная мембрана разделена на сегменты, каждый из которых соответствует поперечному ряду (Рисунок 3.1.6 б, г, е, з).

Строение радулярного мешка

Радулярный мешок представляет собой инвагинацию буккального эпителия. Радула подстилается субрадулярным (нижним) эпителием и окружена сверху и с боков супрарадулярным (верхним) эпителием. Зона формирования располагается в слепом конце радулярного мешка и представляет собой расширение овальной формы (Рисунок 3.1.7 а, б) шириной 640–670 мкм и толщиной 390–420 мкм (Рисунок 3.1.7 а, б). Четыре группы одонтобластов расположены в терминальной части (Рисунок 3.1.7 б; 3.1.8 а; 3.1.9). Каждая группа одонтобластов синтезирует один зуб (Рисунок 3.1.9 д, е). Новообразованные зубы занимают вертикальное положение в радулярном мешке (Рисунок 3.1.9 а, б, д, е; 3.1.10 а-в). В этой зоне могут быть обнаружены зубы на разных стадиях формирования, таким образом наблюдается асинхронность в формировании зубов одного ряда (Рисунок 3.1.8 д, е). В первых четырёх рядах новосформированные зубы располагаются хаотично, не формируя правильной конфигурации (Рисунок 3.1.8 а, б; 3.1.9 а, б, г). Регулярность появляется только к пятому ряду.

Радулярная мембрана у исследованных особей формируется на некотором удалении от одонтобластов, на месте перегиба зоны формирования (Рисунок 3.1.8 а, б; 3.1.9 а-г; 3.1.10 а; 3.1.11 в, е). Группы мембранобластов располагаются в конце зоны формирования отдельно от одонтобластов (Рисунок 3.1.10 а, е; 3.1.11 е). Пространство между одонто- и мембранобластами занято многочисленными складками эпителия радулярного мешка (Рисунок 3.1.10 а-б, г-д; 3.1.11 г-д).

Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая состоит из коллагенового матрикса и отдельных мышечных клеток (Рисунок 3.1.12). Эта оболочка имеет постоянную толщину 1 мкм по всей длине радулы, за исключением тех мест, где мешок радулы изгибается. На изгибе с вентральной и дорсальной сторон оболочка разрастается (толщина достигает 15 мкм) и образует опорную структуру (Рисунок 3.1.8 а; 3.1.10 а, е; 3.1.11 в-ж). Расположение мышечных волокон в оболочке и опорной структуре разное: кольцевые волокна в оболочке (Рисунок 3.1.12 а, б) и продольно ориентированные миофиламенты в опорной структуре (Рисунок 3.1.12 а, в-д).

Ультратонкое строение буккального комплекса *Testudinalia testudinalis*

Буккальный эпителий. Буккальная полость выстлана однослойным эпителием, состоящим из цилиндрических клеток, которые соединены адгезивными контактами в апикальной части (Рисунок 3.1.13-3.1.14). Основные различия касаются высоты клеток, степени развития эндоплазматического ретикулума, толщины и структуры кутикулы. Высота клеток варьирует от 15 мкм на границе между пищеводом и ротовой полостью (Рисунок 3.1.13 б) до 19 мкм ближе к эпителию рта (Рисунок 3.1.13 г). Эпителиальные клетки подстилаются тонкой электронно-плотной базальной пластинкой (0.07–0.14 мкм) (Рисунок 3.1.13 б, г, е; 3.1.14 а, б). Овальные ядра расположены в основании эпителия. Шероховатый эндоплазматический ретикулум хорошо развит в базальной части всех эпителиальных клеток буккальной полости (Рисунок 3.1.13 г, е; 3.1.14 а, б). Цитоплазма включает множество сферических везикул (диаметром около 0.6–1 мкм) с электронно-плотным материалом (Рисунок 3.1.13 б, г, е; 3.1.14 а, б). Электронно-прозрачные везикулы неправильной формы сосредоточены в апикальной части клеток в пограничной области между пищеводом и ротовой полостью и в эпителии внутренней губы в области, близкой к переднему краю челюсти (Рисунок 3.1.13 б). Тонофиламенты проходят в апико-базальном направлении, заходят в микровилли и крепятся полудесмосомами к кутикуле (Рисунок 3.1.13 б, г, е; 3.1.14 а, б, стрелки) во всех частях буккального эпителия. Эпителий покрыт кутикулой, толщина которой варьирует в разных частях буккальной полости. На границе пищевода кутикула достигает 3.5 мкм. Всю толщину кутикулы пронизывают микровилли. В кутикуле можно выделить два слоя: внешний (толщиной

около 1 мкм), содержащий электронно-плотные сферические гранулы (диаметром 0.05–0.07 мкм), и внутренний, более электронно-прозрачный слой без гранул (Рисунок 3.1.13 б, в). Эпителий напротив рабочего края радулы покрыт толстой однородной кутикулой (толщина до 9 мкм). В этой области микровиллы доходят только до половины толщины кутикулы и не достигают внешнего слоя. Электронно-плотные коллагеновые волокна и сферические гранулы (0.12 мкм в диаметре) многочисленны по всей толщине кутикулы (Рисунок 3.1.13 г-е). Клетки эпителия, выстилающего внутренние губы, вытянутой формы с электронно-плотной цитоплазмой и тонофиламенатами, пронизывающими их от базальной пластинки до кутикулы (Рисунок 3.1.14 а, б). Кутикула внутренних губ в районе ротового отверстия сильно видоизменена: на полутонких срезах видно, что она зубчатая. Один зубец соответствует одной клетке, лежащей под ним (Рисунок 3.1.14 а). Высота зубчиков достигает 20 мкм. Многочисленные микровиллы пронизывают всю толщину кутикулы (Рисунок 3.1.14 а, б). Электронно-плотные волокна и сферические гранулы (диаметром 0.1–0.17 мкм) также расположены по всей толщине кутикулы (Рисунок 3.1.14 а, б, г, д).

Челюсти и гнатоэпителий. Челюсть представляет собой модификацию кутикулы и синтезируется специализированным эпителием (гнатоэпителием). Можно выделить три зоны роста челюсти: одна расположена в апикальной части передних крыльев (Рисунок 3.1.15 б), другая окружает задние крылья в местах погружения и третья подстилает среднюю часть челюсти (Рисунок 3.1.17). Передние крылья свободно лежат в буккальной полости (Рисунок 3.1.3 в, г; 3.1.2 а-в; 3.1.15 а) и формируются складкой гнатоэпителия (Рисунок 3.1.15 б, в). Эта часть челюсти представляет собой неоднородную структуру с многочисленными электронно-плотными стержневидными элементами (максимальная длина 0.7 мкм), хаотично распределёнными по всей толщине пластины (Рисунок 3.1.15 в). Микровиллы гнатоэпителия в средней части челюсти развиты слабо (Рисунок 3.1.15 в), пронизывают челюсть изнутри в апикальной части. Микровиллы заходят в пластину челюсти примерно на 10 мкм, но не проникают через всю челюсть (Рисунок 3.1.15 б, г). Задние крылья представляют собой толстую (максимальная толщина 20 мкм) однослойную пластинку. Складка гнатоэпителия, формирующего задние крылья, заходит с боков головы далеко назад (Рисунок 3.1.2 в, г). Срединная пластинка двухслойная, формируется двумя складками гнатоэпителия (Рисунок 3.1.15 а). Внешний (первый) слой челюсти волокнистый с многочисленными электронно-плотными гранулами (диаметром 0.05–0.07 мкм) (Рисунок 3.1.16 б-д). Этот слой покрывает базальный (второй) слой челюсти (Рисунок 3.1.16 а; 3.1.17 г, д; 3.1.18 а). Максимальная толщина первого слоя в середине передней части челюсти составляет 2–2.5 мкм (Рисунок 3.1.17 д; 3.1.18 а). Базальный слой челюсти (Рисунок 3.1.18 а) имеет однородную структуру

без везикул; микровилли немногочисленные и довольно короткие (Рисунок 3.1.18 а-в). Тонофиламенты заходят в микровилли (Рисунок 3.1.17 б, в).

Гнатоэпителий по форме и строению существенно отличается от эпителия, покрывающего остальную часть буккальной полости. Гнатоэпителий состоит из высоких клеток, которые удлиняются в апикальной области складок (Рисунок 3.1.15 б, в; 3.1.18 а). Ядра овальной формы расположены в базальной части клеток. Цитоплазма содержит электронно-плотные вакуоли (максимальный диаметр 0.75 мкм) и хорошо развитый гранулированный эндоплазматический ретикулум (ЭПР). Микровилли первой эпителиальной складки средней части челюсти немногочисленны (Рисунок 3.1.16 в, д). В средней части челюсти микровилли неглубоко проходят в челюстную пластинку (Рисунок 3.1.17 д, е), что может свидетельствовать о слабой секреторной активности. Пространство между эпителием и челюстью (максимум 1 мкм) заполнено электронно-прозрачным матриксом (Рисунок 3.1.17 ф). Складка гнатоэпителия, формирующего базальную часть срединной челюстной пластинки, состоит из вытянутых клеток с хорошо развитыми микровиллиями, глубоко проникающими в челюсть (Рисунок 3.1.18 а-г), что служит показателем постоянного синтеза челюсти.

Эпителий зоны формирования радулы состоит из высокоспециализированных клеток, синтезирующих зубы (одонтобласты) и мембрану (мембранобласты). Выделяют также субрадулярный эпителий, подстилающий мембрану, и супрарадулярный, который располагается сверху радулы и заходит между зубами.

Одонтобласты и зубы. Один зуб формируется группой одонтобластов, которая содержит тысячи клеток (Рисунок 3.1.11 а, б). Группы одонтобластов отделены друг от друга (Рисунок 3.1.11 г, д) удлинёнными вставочными клетками. Узкий (2.5–3 мкм) и очень высокий (до 170 мкм) одонтобласт можно условно разделить на две части (Рисунок 3.1.19 а, б, в, д): базальную, которая содержит ядро, эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи (Рисунок 3.1.19 д, ж; 3.1.20 б, в), и апикальную с многочисленными митохондриями и электронно-плотными гранулами (Рисунок 3.1.19 в, г; 3.1.20 а). Электронно-плотная базальная пластинка до 0.4 мкм толщиной подстилает одонтобласты (Рисунок 3.1.19 ж). Овальные ядра (2×13 мкм) расположены на разных уровнях, создавая впечатление стратифицированного эпителия (Рисунок 3.1.19 б, д). Синтетический аппарат расположен в апикальной и средней частях одонтобластов (Рисунок 3.1.20 б-д). Микротрубочки тянутся от базальной мембраны до апикальной части вдоль всего одонтобласта (Рисунок 3.1.20 г). Клеточные контакты соединяют одонтобласты в апикальной части. Адгезивные контакты формируют ярко выраженный пояс адгезии (Рисунок 3.1.20 а, е, з). Базальные тела располагаются в

апикальной части клеток под зоной адгезии (Рисунок 3.1.20 а, з). Клетки-разделители отличаются от одонтобластов более плотной цитоплазмой (Рисунок 3.1.20 з).

Новообразованный зуб состоит из многочисленных электронно-прозрачных пузырьков (Рисунок 3.1.20 ж). Во время созревания количество пузырьков, составляющих зуб, уменьшается, возможно из-за их слияния (Рисунок 3.1.21 в, г.). В центральной и апикальной частях зуба появляются короткие и тонкие электронно-плотные волокна (Рисунок 3.1.21 д, е). Эти волокна образуют толстые фибриллы (Рисунок 3.1.21 ж-и). Новообразованный зуб имеет форму зрелого зуба и состоит из однородного материала с толстыми продольно ориентированными фибриллами (Рисунок 3.1.21 ж, и). Дальнейшие стадии созревания происходят в складках суб- и супрадулярного эпителиев (Рисунок 3.1.10 д, е; 3.1.11 д) до места прикрепления к мембране (Рисунок 3.1.21 ж, з; 3.1.22 б, в).

На срезах была обнаружена зона деградации одонтобластов, расположенная в средней их части (Рисунок 3.1.19 б). Деградация, вероятно, происходит на последних стадиях формирования зуба. Во время деградации одонтобластов можно наблюдать пикнотические ядра, в цитоплазме появляются многочисленные вакуоли различной электронной плотности (Рисунок 3.1.19 е, з), клеточные мембраны разрушаются (Рисунок 3.1.19 е).

Мембранобласты и мембрана. Зона мембранобластов расположена в конце зоны формирования радулы в месте изгиба радулярного мешка (Рисунок 3.1.10 а, е). Мембранобласты отличаются от одонтобластов по размеру, они так же вытянуты, но немного шире (Рисунок 3.1.22 а, б; 3.1.23 а, в). Так же как и у одонтобластов, у мембранобластов хорошо развит синтетический аппарат, состоящий из шероховатого эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи (Рисунок 3.1.22 б; 3.1.23 б). Цитоплазма апикальной части электронно-прозрачная и содержит многочисленные микротрубочки (Рисунок 3.1.23 в). Подобно зубам, новообразованная мембрана состоит из крупных везикул (Рисунок 3.1.23 г, д), которые частично сливаются во время созревания, образуя электронно-плотную мембрану с остатками везикул (Рисунок 3.1.23 е-ж). Место прикрепления зуба также электронно-плотное (Рисунок 3.1.23 з). Радулярная мембрана в рабочей зоне довольно толстая (до 25 мкм) и монолитная (Рисунок 3.1.24 б). В этой зоне имеются три слоя мембраны: продольный волокнистый слой (ширина до 17 мкм), электронно-плотный зернистый средний слой (ширина до 10 мкм) и внешний слой (до 0.7 мкм), менее плотный, чем средний (Рисунок 3.1.23 г). Крыловидные придатки радулярной мембраны имеют толщину 3 мкм и состоят из трёх слоев: однородного базального средней электронной плотности, среднего волокнистого и внешнего электронно-плотного (Рисунок 3.1.24 б). На месте прикрепления зуба формируется дополнительный слой с волокнами и сферическими электронно-плотными гранулами (Рисунок

3.1.23 в, ж). Радулярная мембрана в этом месте состоит из вертикально ориентированных электронно-плотных волокон (Рисунок 3.1.24 в). В её основе лежит слой электронно-плотных гранул (Рисунок 3.1.24 д-ж). Субрадулярная мембрана расположена под радулярной мембраной в рабочей зоне и представляет собой электронно-прозрачный матрикс, в котором расположены три-четыре тонких более электронно-плотных слоя (Рисунок 3.1.24 г, д).

Субрадулярный и супрарадулярный эпителии. Между группами одонтобластов и мембранобластов располагается зона эпителиальных складок суб- и супрарадулярного эпителиев (Рисунок 3.1.10 а, г). Эпителий обоих слоёв в этой части состоит из крупных клеток (2–2.5 мкм в ширину) с электронно-прозрачной цитоплазмой, содержащей хорошо развитый синтетический аппарат (эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи; Рисунок 3.1.25 б, в). Многочисленные длинные микровилли покрывают апикальную часть клеток (Рисунок 3.1.25 а). Зубы в этой зоне представляют собой слияния пузырьков (Рисунок 3.1.25 а). Супрарадулярный эпителий участвует в минерализации и становится оранжевым в соответствующей зоне. Субрадулярный и супрарадулярный эпителии уплощаются в середине радулы.

Зона пролиферации. Митотические деления были выявлены с помощью иммуноцитохимического метода окрашивания гистонов (anti-phospho(Ser10)-histone3). Для зоны формирования радулы *T. testudinalis* характерна высокая митотическая активность. Наибольшая концентрация митотических ядер наблюдалась в дорсо-латеральных частях зоны формирования в супрарадулярном эпителии. Митотические ядра отмечены также в субрадулярном эпителии (Рисунок 3.1.26 а-г).

Формирование радулы *Testudinalia testudinalis* на личиночных стадиях онтогенеза

Для изучения закладки и формирования радулы было довольно подробно изучено развитие *T. testudinalis* (Рисунок 3.1.27 — 3.1.28). Оплодотворение происходит в толще воды, развитие типичное для пателлогастропод с прохождением планктонных стадий трохофорной личинки и велигера. Дробление гомоквадрантное спиральное, ранняя трохофора развивается через 18 часов после оплодотворения. Личинки на этой стадии сферической формы с разбросанными ресничными пучками. Через 22 часа после оплодотворения происходит удлинение личинки, трохобласты образуют неправильный ряд вдоль личиночной экваториальной линии между эпи- и гипосферой. На этой стадии уже можно проследить раковинную железу в виде небольшого впячивания клеток. На этом этапе личинки начинают активно плавать. Через 36 часов после оплодотворения трохофора имеет хорошо сформированный прототрох и дополнительные ряды ресничных пучков над раковинной железой. Теменной султанчик хорошо развит на анимальном полюсе эписферы, а телотрох, который представлен единственной ресничной клеткой, формируется на терминальной

части гипосферы. Под прототрохом с противоположной стороны от раковинной железы формируется ротовое отверстие. Раковинная железа ещё больше инвагинирует в тело личинки. Все цилиарные структуры, включая велум, теменной султанчик, апикальные ресничные пучки и терминально расположенный телотрох, полностью развиты к стадии велигера (57 часов после оплодотворения). Раковинная железа на этой стадии начинает выгибаться наружу, а раковина велигера занимает большую часть дорсальной поверхности гипосферы. На этой стадии начинается формирование нога в виде бугорка на вентральной стороне подо рта. Через 69 часов после оплодотворения раковина разрастается с дорсальной стороны и начинает наползать на вентральную сторону, смещая телотрох под ногу. Раковина окружена двумя рядами мантийных клеток с вентральной и латеральной сторон. Теменной султанчик редуцируется через 81 час после оплодотворения. Торсион проходит через 105–112 часов после оплодотворения. Постторсионные велигеры плавают в толще воды ещё несколько дней и начинают оседать примерно на 10-й день после оплодотворения. Сначала личинки касаются дна и стенок посуды, затем всплывают. Это может продолжаться несколько дней. На этой стадии хорошо развиты велум, нога, головные щупальца, оперкулум, а протоконх становится менее прозрачным. Оседание велигеров происходит при наличии в аквариуме подходящего субстрата, а именно чистых камней без обрастаний. В момент оседания протоконх становится белесым, его устье расширяется (около 8 дней после оплодотворения), а головные щупальца удлиняются (10 дней после оплодотворения). Оперкулум остаётся до 11-го дня после оплодотворения. В конце метаморфоза (13–14 дней после оплодотворения) оперкулум сбрасывается, а реснички прототроха исчезают. Голова ювенильных особей приобретает взрослые черты и несёт хорошо развитые щупальца и глаза. Протоконх начинает расти на этой стадии, образуя край взрослой раковины, и отчётливо идентифицируется через 20 дней после оплодотворения. Наблюдения за осевшими личинками велись до 52-х дней после оплодотворения. На этой стадии раковина достигает 2 мм в длину, ювенильные особи полностью утрачивают ларвальные черты (дополнительные тяжи и пучки ресничек), мантийная полость становится обширной, и молодь прочно присасывается к субстрату, откуда её так же трудно оторвать не повредив, как и взрослых животных.

Велигерную радулу *T. testudinalis* на ранней стадии развития с помощью световой микроскопии довольно трудно обнаружить, поскольку радула (длиной менее 20 мкм) окружена преломляющим свет желтком, содержащимся в личинках. Ранние стадии развития радулы можно наблюдать, окрашивая личинки тотально красителем CalcofluorWhite, который маркирует неполяризованный хитин. Благодаря этому методу была детектирована радула на стадии преторсионного велигера, через 90 часов после оплодотворения (Рисунок 3.1.29 а). Личиночная

радула состоит из девяти рядов зубов, по три зуба (центральный и пара латеральных, формула 0-1-1-1-0) в каждом поперечном ряду, и имеет длину менее 20 мкм (Рисунок 3.1.29 б). Количество рядов постепенно увеличивается и на момент активного поиска места для оседания (на 7-й день после оплодотворения) радула содержит 13 поперечных рядов. К восьмому дню после оплодотворения радула удлиняется и содержит около 16 рядов (Рисунок 3.1.29 в), а у осевшего велигера — 20–25 рядов. Буккальный аппарат активно ползающей молодежи на 23-й день после оплодотворения уже состоит из полноценной радулы с крыловидными придатками радулярной мембраны и непарной челюсти (Рисунок 3.1.29 г). Радула на 27-й день после оплодотворения состоит из центрального, пары хорошо дифференцированных латеральных и зачатков второй пары латеральных зубов (формула 0-2-1-2-0) (Рисунок 3.1.29 д). Радула молодежи на 52-й день после оплодотворения, когда раковина достигает около 2 мм в длину, содержит 82–84 поперечных ряда зубов, по пять зубцов в каждом ряду, включая один хорошо развитый центральный зуб и две пары латеральных зубцов (формула 0-2-1-2-0) (Рисунок 3.1.29 д). Это последняя стадия, которую удалось наблюдать от момента оплодотворения. В феврале 2020 г. были собраны из типового местообитания ювенильные особи с раковиной около 2 мм. Все изученные экземпляры обладали двумя парами латеральных зубов, крючковидными маргинальными зубами, а центральный зуб был редуцирован (формула 1-2-0-2-1) (Рисунок 3.1.29 и, к). Наружный латеральный зуб состоял из двух частей, которые были одинакового размера у небольших образцов (Рисунок 3.1.29 и). У взрослых особей маргинальные зубы полностью редуцируются и остаётся всего две пары зубов (см. следующую главу) (Рисунок 3.1.29 л-н). Таким образом, для *T. testudinalis* характерны три генерации радулы: ларвальная (0-1-1-1-0, а потом 0-2-1-2-0), ювенильная (1-2-0-2-1) и взрослая (0-2-0-2-0).

Ультратонкое строение личиночной радулы. Перед тем как выбрать стадию для детального изучения ультратонкого строения личиночной радулы, под световым микроскопом было исследовано более 100 личинок на разных стадиях в виде тотальных препаратов. В результате чего была выявлена оптимальная стадия для изучения гистогенеза радулярного мешка — велигер через 150 часов после оплодотворения. Для выяснения общей топологии радулярного мешка и пищеварительной системы была изготовлена серия срезов, по которой создана трёхмерная модель (Рисунок 3.1.30 а, б). На этой стадии хорошо развита передняя кишка, а задняя кишка ещё не сформировалась. Радулярный мешок представляет собой слепо замкнутую инвагинацию, отходящую от вентральной стороны передней кишки (Рисунок 3.1.30 а, б). В личиночном радулярном мешке можно выделить три группы клеток (одонтобласты, субрадулярный и супрарадулярный эпителии) (Рисунок 3.1.30 г). Каждый зуб синтезируется несколькими прямоугольными одонтобластами, расположенными терминально в слепом конце радулярного

мешка (Рисунок 3.1.30 г). Одонтобласты достигают 8 мкм в высоту и содержат электронно-прозрачную цитоплазму и овальное ядро в основании (Рисунок 3.1.30 г). Клетки в апикальной части соединены адгезивными контактами, формирующими *zonula adhaerens*. Вдоль апико-базальной оси клеток в цитоплазме содержатся многочисленные микротрубочки (Рисунок 3.1.30 г, ж). В апикальной части клеток под мембраной обнаружены базальные тельца (Рисунок 3.1.30 ж). Микровилли проникают в формирующийся зуб (Рисунок 3.1.30 ж). Клетки субрадулярного эпителия уплощённые, в их электронно-прозрачной цитоплазме содержатся органеллы, участвующие в процессах синтеза (шероховатый эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи) (Рисунок 3.1.30 е). Зубы радулы сверху окружают удлинённые клетки супрарадулярного эпителия, по своему строению похожие на клетки субрадулярного эпителия в зоне формирования (Рисунок 3.1.30 д, е).

Общая морфология строения челюстей у других *Patellogastropoda*

Общая морфология челюстей пателлогастропод дополнительно была исследована у семи видов (*Lepeta caeca*, *Lepeta (Cryptobranchia) kuragiensis*, *Limalepeta lima*, *Erginus sybariticus*, *Nipponacmea moskalevi*, *Lottia kogamogai*, *Lottia versicolor*) по продольным срезам головы с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Челюсть у всех изученных видов представляет собой непарную пластинку, занимающую дорсо-латеральное положение в буккальной полости. Челюсть, также как и у *Testudinalia testudinalis*, синтезируется гнатоэпителием, формирующим две складки. Отличие между челюстями разных видов заключается в толщине и форме челюстной пластинки на апикальном крае. Челюстная пластинка *Erginus sybariticus* (Рисунок 3.1.31 а, д) и *Nipponacmea moskalevi* (Рисунок 3.1.31 б) наиболее слабо развита. Передний край челюсти тонкий. Толщина фронтального края у обоих видов составляет 35 мкм. Челюстная пластинка сформирована одной складкой (Рисунок 3.1.33 а). Челюсть у *Lepeta caeca* (Рисунок 3.1.31 в, е) и *Limalepeta lima* (Рисунок 3.1.31 г, ж) формируется гнатоэпителием, образующим две слабовыраженные складки.

Форма фронтального края лопатовидная (Рисунок 3.1.33 б). Толщина и ширина фронтального края у *L. caeca* 50 и 180 мкм соответственно (Рисунок 3.1.31 в, е). Толщина и ширина фронтального края *L. lima* соответственно 70 и 170 мкм (Рисунок 3.1.31 г, ж). У видов *Lepeta (Cryptobranchia) kuragiensis* (Рисунок 13а, б), *Lottia kogamogai* (Рисунок 3.1.32 д, в) и *Lottia versicolor* (Рисунок 3.1.32 е, г) челюстная пластинка состоит из двух слоёв: верхнего (первого) и базального (второго), которые образованы соответственно двумя гнатоэпителиальными складками (Рисунок 3.1.33 в). Толщина и длина переднего края составляют 40 и 100 мкм для *L. Kuragiensis* (Рисунок 3.1.32 а, б), 50 и 130 мкм для *L. kogamogai* (Рисунок 3.1.32 д, в) и 80 и 220 мкм для *L. versicolor* (Рисунок 3.1.32 е, г).

Обсуждение

В результате изучения глоточного вооружения Patellogastropoda были впервые получены данные по формированию и росту челюстей 8 видов. Общая морфология челюсти как непарной пластинки, характерной для всех представителей Patellogastropoda, была описана ранее (Sasaki, 1998), но данных по ультратонкому строению и закладке на личиночных стадиях не было. В этой работе впервые представлены данные по ультратонкому строению, закладке и формированию личиночного радулярного аппарата, впервые дано подробное описание и детализация строения и формирования радулы взрослых стадий на примере *Testudinalia testudinalis*.

Формирование и синтез челюсти

Челюсти всех исследованных видов (две группы Patellogastropoda: Lottiidae (*Lottia kogamogai*, *L. versicolor*, *Erginus sybaritica*, *Nipponacmaea moskalevi* и *Testudinalia testudinalis*) и Lepetidae (*Lepeta caeca*, *Limalepeta lima*, *Cryptobranchia karagiensis*)), как и других видов пателлогастропод, имеют схожую общую морфологию и состоят из центральной пластинки и двух пар крыльев. Основные отличия проявляются в форме и толщине свободного фронтального края челюстной пластинки, которая обращена в буккальную полость. Фронтальная часть челюстей у *T. testudinalis*, *C. karagiensis* и двух видов *Lottia* равномерно утолщена и удлинена (толщина меньше длины) (Рисунок 3.1.33). Форма фронтального края у *L. lima* и *L. caeca* различна (длина меньше толщины). Виды двух других исследованных родов (*E. sybaritica* и *N. moskalevi*) характеризуются очень тонкой челюстью, сформированной только одной складкой гнатоэпителия (Рисунок 3.1.33). Все исследованные виды относятся к эпибентосным моллюскам, обитающим на поверхности скал и камней, и питаются, соскребывая микрообрастания с твёрдых субстратов. Одной из вероятных функций челюстей может быть защита выстилки буккальной полости от воздействия очень твёрдых зубов, другой — участие в пищедобывании, на что указывает повреждение переднего края челюсти. Челюсть связана с одонтофором многочисленными одиночными мышцами, идущими от задней стороны челюсти к периферии головы и координирующими совместную работу челюсти с радулой. При соскребывании радулы и челюсти должны дополнять друг друга, и это лучше всего прослеживается у *L. lima*. Радула *L. lima* характеризуется широким развитым центральным зубом, полной редукцией латеральных зубов и уменьшенными маргинальными зубами (формула радулы 2.0.1.0.2) (Sasaki, 1998). Таким образом, широкий фронтальный край челюсти *L. lima* комплементарен широкому зубу радулы, обеспечивая наиболее эффективное соскребывание. Другим примером является мощная вытянутая средняя пластинка челюстей *Testudinalia*, *Lepeta* (*Cryptobranchia*) и двух видов *Lottia*, которая, предположительно, служит опорой для радулы при соскабливании. Таким образом, морфология челюстей коррелирует со строением радулы.

Другое отличие челюстей изученных видов — степень развития складок гнатоэпителия, которые представляют собой места активного роста (утолщения) челюсти. Толщина и форма складки определяют форму фронтального края челюстной пластинки. Для *E. sybaritica* и *N. moskalevi* с тонкой челюстной пластинкой формирование происходит одной складкой, массивный край *L. lima* и *L. saesa* формируется широкой второй складкой, а толстая челюсть остальных видов формируется благодаря активности гнатоэпителия двух складок.

Исследования ультратонкого строения челюсти *Testudinalia testudinalis* показали, что толщина челюсти зависит от длины и плотности микровиллей, а также от того, насколько глубоко они проникают в челюстную пластинку. Определяющий фактор в формообразовании самой челюсти — трёхмерная организация гнатоэпителия. В случае с пателлогастроподами можно отметить несколько зон секреции челюсти: формирование срединной пластинки происходит благодаря синтетической активности двойной или одиночной складки гнатоэпителия, задние и передние крылья формируются в латеральных частях буккальной полости — двух глубоких карманах эпителия. По мере стёсывания челюсти с фронтального края происходит её перманентное нарастание благодаря синтетической активности складки гнатоэпителия, подстилающего челюсть в этом месте.

Формирование и синтез радулы

Формирование радулы взрослых особей. *Testudinalia testudinalis* принадлежит к семейству Lottiidae, для которого характерна радула с тремя парами латеральных зубов и редуцированным центральным зубом (Lindberg, 1990). Изначально для *T. testudinalis* была описана радула с тремя парами латеральных зубов (Чернышев, Чернова, 2005). Однако, согласно ультраструктурным данным, основная часть и боковая доля внешнего латерального зуба образованы одной группой одонтобластов, что свидетельствует о том, что это один зуб, который, мог образовался в результате слияния двух латеральных зубов.

Радулярный мешок пателлогастропод очень длинный, зачастую его длина превышает длину раковины. Впервые для брюхоногих моллюсков было показано, что размер зубов может меняться в процессе созревания (продвижения радулы от зоны формирования к зоне рабочего края), поскольку самые новые зубы *T. testudinalis* меньше, чем зрелые. В то время как новообразованные и зрелые зубы других брюхоногих моллюсков (например, *Helix pomatia* Linnaeus, 1758), насколько известно, имеют одинаковый размер (Kerth, 1983; Wiesel, Peters, 1978). Увеличивающийся размер зубов у *T. testudinalis* можно объяснить длинной радулой, имеющей более 110 рядов, в отличие от 20-30 рядов у Heterobranchia (Kerth, 1979a). Увеличение длины радулы влечёт за собой и увеличение зоны созревания, где зубы увеличиваются и утолщаются благодаря секреторной активности

супрадулярного эпителия. Также удлиняется зона зрелых зубов, что позволяет осуществлять быструю замену истёршихся во время питания зубов на новые (Kerth, 1983). Корреляция между количеством зрелых зубов и скоростью выпадения старых ранее не была документирована (Isarankura, Runham, 1968; Padilla et al., 1996), но корреляцию между диетой, длиной радулы и скоростью выпадения предполагал ещё Андервуд (Underwood, 1984). Другие отличительные черты радулы моллюсков со скребущим типом питания, кроме удлинения, — это формирование крыловидных придатков радулярной мембраны, покрывающих одонтофор и увеличивающих поверхность сцепления с ним радулы, а также субрадулярная мембрана, которая повышает маневренность радулы относительно одонтофора (Mischor, Märkel, 1984). Скребущий тип питания наиболее эффективен благодаря твёрдой радуле с плотно сросшимися минерализованными зубами и челюстями на дорсальной стороне ротовой полости.

Зубы в процессе созревания меняются по химическому составу от мягких хитиновых в зоне созревания до твёрдых минерализованных в зоне зрелых зубов. Зона минерализации *T. testudinalis* характеризуется оранжево-коричневым эпителием и уменьшением количества неполимеризованного хитина в зубах по мере продвижения к рабочему краю, что говорит об активных процессах биоминерализации в этой зоне, как показано и для других гастропод (Lowenstam, 1962; Runham, Thornton, 1967; Mann et al., 1986; Ehrlich, 2010).

Ультратонкое строение зоны формирования радулы. Важным результатом работы стало впервые сделанное детальное описание ультратонкого строения зоны формирования радулы и выявление следующих закономерностей:

1) Подушки одонтобластов локализуются в субтерминальной части зоны формирования. Количество групп одонтобластов соответствует количеству зубов в поперечном ряду. Зубы образуются благодаря апокриновой секреции, впервые показанной для Patellostropoda. Зубы *Patella pellucida* Linnaeus, 1758 (Peters, 1979) также формируются высокими многочисленными одонтобластиами, но, в отличие от *T. testudinalis*, секреция происходит благодаря микровиллярной активности.

2) Мембранобласты *T. testudinalis* удалены от одонтобластов. Такое положение необычно для формирования радуг других гастропод. Пространство между мембрано- и одонтобластиами у *T. testudinalis* заполнено эпителиальными складками. У всех остальных исследованных видов с радулярной мембраной, в том числе и у — *P. pellucida*, мембранобласты располагаются вблизи одонтобластов, а новообразованные зубы прикрепляются к мембране по мере их синтеза.

3) Зубы *T. testudinalis* синтезируются асинхронно, что, вероятно, является ещё одним следствием пространственного разделения мембрано- и одонтобластов.

4) Синтетический аппарат одонтобластов появляется в центральной части клеток, а цитоплазма пронизана многочисленными микротрубочками, которые могут участвовать в транспорте везикул к апикальной части одонтобласта. В апикальной части этих клеток обнаружены базальные тельца, что, по мнению Петерса (Peters, 1979), может свидетельствовать о железистой природе радулярного мешка. С другой стороны, радулярный мешок развит как инвагинация цилиарного эпителия ротовой полости. В этом случае базальные тельца можно рассматривать всего лишь как остаточное явление, связанное с эпителиальным происхождением одонтобластов (Ghose, 1962).

5) Наличие некротических участков, расположенных в верхней зоне базальной части одонтобластов новообразованных зубов, косвенно свидетельствует о частом обновлении одонтобластов. Наши результаты свидетельствуют о наличии митотических клеток в латеральных частях слепого конца радулярного мешка, подобно тому, что было описано для другого вида гастропод (Mackenstedt, Märkel, 1987). Эти клетки представляют собой популяцию пролиферирующих клеток, которые участвуют в обновлении одонтобластов и других радулярных эпителиев.

6) Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая состоит из коллагенового матрикса и одиночных мышечных волокон. Эта оболочка разрастается в опорную структуру, которая располагается на сгибе зоны формирования. Вероятной функцией этой структуры может быть поддержка мягкой зоны формирования зубов, кроме того она может участвовать в перемещении новообразованных зубов от одонтобластов к мембране.

Формирование ларвальной радулы. Эмбриональное и личиночное развитие *Testudinalia testudinalis* соответствует развитию других пателлогастропод (Козин и др., 2013; Kessel, 1964; Kristof et al., 2016; Koppen et al., 1996; Rivera-Ingraham, García-Gómez, 2010; Smith, 1935; van den Biggelaar, 1977). Развитие протекает в планктоне с формированием лецитотрофных трохофорных личинок и велигеров. Поскольку личинки до оседания не питаются и не используют радулу, то её закладку на стадии раннего преторсионного велигера можно охарактеризовать как процесс гетерохронии. Дело в том, что радула — сложный орган, который невозможно сформировать моментально, поэтому образование радулы, необходимой на взрослых стадиях, смещается на более ранние стадии онтогенеза.

Patellogastropoda демонстрируют единообразие личиночных радул, которые далее модифицируются в онтогенезе согласно видовой спецификации. Личиночная радула *T. testudinalis* и *Patella vulgate* состоит из трёх зубов. Для *Erginus* sp. описана пятизубая первичная радула

(Чернышев, Чернова, 2005), но поскольку переход от трехзубой радулы к пятизубой у *T. testudinalis* происходит очень быстро, а заметить его без дополнительных окрасок крайне сложно, то мы допускаем, что у *Erginus* sp. первичная радула также могла быть трехзубой. В любом случае для личиночной радулы характерен центральный зуб, который редуцируется в радуле половозрелых особей (формула радулы *T. testudinalis* 0.2.0.2.0; *P. vulgata* — 3.1.2.0.2.1.3; *Erginus* s—P. — 0.3.0.3.0). Этот факт может свидетельствовать в пользу того, что наличие центрального зуба — исходное состояние для докоглосной радулы.

Формирование личиночной радулы на ультратонком уровне описано впервые для гастропод. Радулярный мешок *T. testudinalis* формируется как вентральная инвагинация буккальной полости, что характерно для всех брюхоногих моллюсков. Велигерная радула формируется в слепом конце радулярного мешка, когда передняя кишка уже соединяется с пищеварительной железой, а задняя кишка ещё не развита. Радулярный мешок выстлан более или менее однородными клетками, заметной клеточной дифференцировки не наблюдается. Один зуб велигерной радулы образован несколькими одонтобластиками с микровиллярной секрецией. Такой тип формирования радулы существенно отличается от формирования взрослой радулы *T. testudinalis*, одонтобласти которой сильно вытянуты, а один зуб синтезируется группой из более чем тысячи одонтобластов (Рисунок 3.1.34).

3.2 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА VETIGASTROPODA

Vetigastropoda — это довольно большая монофилетическая группа морских гастропод, которая имеет множество плезиоморфных признаков. Строение радулы — одна из таких черт. Радула рипидоглоссного типа характеризуется центральным зубом, чаще всего пятью парами латеральных зубов (иногда один доминирующий) и многочисленными (более 10-12 пар) длинными маргинальными зубами в каждом поперечном ряду (Hickman, 1980, 1984). Vetigastropoda в первую очередь микрофаги, и их длинные маргинальные зубы действуют как метла или щётка, подметая поверхность, а не соскабливая пищу с неё, как это делают пателлогастроподы (Hickman, 1984). Ветигастроподы демонстрируют довольно широкий спектр питания: от детритофагии до питания взвесью и обрастателями (губками и книдариями) (Fretter, 1955, 1975; Nisbet, 1973; Salvini-Plawen, Haszprunar, 1987). Скоординированная работа парных латеральных челюстей с родлетами по рабочему краю и многозубой радулы обеспечивает сбор органических частиц (Scheel et al., 2020).

Глоточное вооружение двух глубоководных групп (Cocculinoidea и Neomphaloidea) претерпело существенное изменение. Cocculinoidea — небольшие ветигастроподы с блюдцевидной раковиной, которые обитают на древесине и других биогенных субстратах. Одна из тенденций преобразования рипидоглоссной радулы в этой группе — редукция зубов (в большей степени маргинальных), особенно у таксонов, которые не питаются древесиной. Радула может редуцироваться до 7 зубов в ряду и приближаться по морфологии к тениоглоссной радуле Caenogastropoda. Челюстная пластинка представителей Cocculinoidea занимает дорсальное положение, в отличие от других ветигастропод. Такое изменение морфологии глоточного вооружения связано с переходом к специализированному типу питания, в данном случае к соскрёбыванию с костей (Dantart, Luoue, 1994). Существенная редукция зубов в поперечном ряду наблюдается у представителей семейства Seguenzioidea (Quinn, 1983, 1991).

Радула, как и у других моллюсков, формируется в слепом конце радулярного мешка и, как у всех ветигастропод, расщеплена на две половины (Sasaki, 1998). Других данных по особенностям гистологического строения и формирования радулы и челюстей нет.

Раннее развитие ветигастропод изучено для нескольких видов из разных отрядов (Crofts, 1937; Manly, 1976; van den Biggelaar, 1993). Радулярный мешок *Haliothis* закладывается в виде вентральной инвагинации у преторсионного велигера, через 40 часов после оплодотворения. На 7-й день секретировается радула, которая состоит из центрального и трёх латеральных зубов с каждой стороны (0.3.1.3.0). На стадии трёхнедельного велигера радула состоит из девяти крупных зубов центрального поля и пяти мелких маргинальных с каждой стороны от центрального поля (5.4.1.4.5).

Через два месяца после оплодотворения число зубов увеличивается и становится почти таким, как у взрослой радулы (Crofts, 1937). Для представителей надсемейства Trochoidea (Warén, 1990) описана ювенильная конфигурация радулы n-2-1-2-n и отмечено увеличение латеральных и маргинальных зубов по внешнему краю латерального и маргинального полей соответственно. Тем не менее, у *Margarites* этот автор не обнаружил существенных изменений между ювенильной и взрослой радулами (Warén, 1990). Детальных данных по ультратонкому строению формирования личиночной радулы нет.

В этой главе будут описаны морфология, возобновление и закладка в раннем онтогенезе твёрдых образований пищедобывательного аппарата двух видов ветигастропод. Были выбраны представители двух филогенетически далёких семейств Fissurellidae (*Puncturella noachina*) и Margaritidae (*Margarites helycinus*), обитающие в окрестностях ББС МГУ. Разными методами морфологических исследований, включая световую и электронную микроскопии, было изучено 40 половозрелых особей *P. noachina*. Для исследования строения и формирования радулы половозрелых особей второго вида, *M. helycinus*, было собрано 45 особей. Развитие радулы также было изучено у вида *M. helycinus*. Для выявления тайминга раннего развития в кладке были собраны как отдельные кладки, так и половозрелые особи, которые откладывали кладки в лабораторных условиях. Всего было изучено 78 личинок *M. helycinus* (Таблица 2, Приложение к главе 2).

Результаты

Общая морфология буккального комплекса

Раковина *Puncturella noachina* колпачковидная с щелевидным отверстием на верхушке (Рисунок 3.2.1). Голова не выходит за края раковины. Ротовое отверстие *P. noachina* расположено вентрально и окружено губами (Рисунок 3.2.1 в-д). Ротовое отверстие ведёт в небольшую буккальную полость, в которой располагаются парные челюстные пластинки и рабочий край радулы (Рисунок 3.2.3 а-б; 3.2.4 а, в). В расслабленном состоянии радула занимает практически всё пространство буккальной полости (Рисунок 3.2.2 а-б; 3.2.4 а, в). Парная челюсть располагается дорсо-латерально в буккальной полости напротив рабочего края радулы (Рисунок 3.2.3 в; 3.2.5). Пищевод отходит от дорсальной стенки буккальной полости (Рисунок 3.2.4 а, в; 3.2.5 а-в). В сжатом состоянии пищевод частично заходит в переднюю часть головы, так что церебральная комиссура располагается между пищеводом и верхней стенкой буккальной полости (Рисунок 3.2.5). В расслабленном состоянии пищевод не заходит в голову (Рисунок 3.2.4). Пара небольших слюнных желёз открывается в карманы пищевода над буккальной полостью (Рисунок 3.2.5 а-в).

Каждая челюстная пластинка имеет треугольную форму, вытянута до 310 мкм в длину, сужена на заднем конце (до 100 мкм в ширину) и расширена на переднем (до 220 мкм в ширину)

(Рисунок 3.2.6 а, б). Согласно данным сканирующей микроскопии, большая поверхность пластинки монолитная, с несколькими рядами палочек (родлетов) по переднему краю (Рисунок 3.2.6 а-б). Однако на гистологических срезах (Рисунок 3.2.6 е) и продольных срезах, изученных на СЭМ (Рисунок 3.2.6 в-д), видно, что пластинка состоит из внутреннего слоя родлетов, который покрыт кутикулой. Каждый родлет достигает 70 мкм в длину. Челюсти почти полностью прикреплены к эпителию — свободны только передний и внешние латеральные края (Рисунок 3.2.6 в-д).

Радула *P. noachina* состоит из 45–48 поперечных рядов зубов. Каждый поперечный ряд радулы содержит 59–63 зуба (формула 12-15.1.5.1.5.1.12-15), включая центральный и пять пар латеральных (Рисунок 3.2.7 а-ж), из которых пятый, крючковидный с дополнительным внешним бугорком, является самым крупным (Рисунок 3.2.7 б, г, ж). Центральный и латеральные зубы составляют центральное поле. Между центральным полем и маргинальными зубами расположена латеро-маргинальная пластинка (Рисунок 3.2.7 б, в). Маргинальные зубы многочисленные (Рисунок 3.2.7 д-ж); внутренние маргинальные зубы загнуты в апикальной части и несут зубчики по краю (Рисунок 3.2.7 д), которые отсутствуют на внешних маргинальных зубах (Рисунок 3.2.7 е). Радула явно асимметрична, левая половина поперечного ряда смещена вперёд (Рисунок 3.2.7 б). Такая асимметрия характерна для представителей семейства Fissurellidae, радула которых характеризуется крупным пятым латеральным зубом. Считается, что такая асимметрия в поперечном ряду позволяет широкой рипидоглоссной радуле с крупным пятым латеральным зубом складываться более компактно. При этом латеральные зубы в сложенном состоянии располагаются в радулярном мешке друг за другом, как зубцы в закрытой молнии, а маргинальные покрывают центральное поле (Рисунок 3.2.7 ж).

Раковина *Margarites helycinus* турбоспиральная, голова может выступать за границы раковины (Рисунок 3.2.2). Так же, как и у *P. noachina*, ротовое отверстие расположено на вентральной стороне и окружено губами. Ротовое отверстие ведёт в буккальную полость, в которой располагаются парные челюсти и рабочий край радулы (Рисунок 3.2.8, 3.2.9 г).

Парные челюсти треугольной формы (Рисунок 3.2.9 б, г), расположены напротив рабочей зоны радулы (Рисунок 3.2.9 г). Так же, как и у *P. noachina*, несут несколько рядов родлетов по внешнему краю (Рисунок 3.2.9 б-г). Гомогенный поверхностный слой покрывает внутренний слой с родлетами (Рисунок 3.2.9 г).

Радула взрослого *M. helycinus* состоит из 35-40 поперечных рядов. Каждый поперечный ряд радулы содержит 59–63 зуба (формула 22-27.1.5.1.5.1.22-27), включая один центральный, пять пар латеральных, одну пару латеро-маргинальных пластинок и 22–27 пар маргинальных зубов (Рисунок 3.2.9 д). Центральный зуб треугольной формы с зазубренной верхушкой (Рисунок 3.2.9 е).

Центральный зуб с пятью парами латеральных составляет центральное поле радулы (Рисунок 3.2.9 д, е). Латеральные зубы имеют схожую форму: расширенное с боков основание и зубчатая верхушка; размер зубов незначительно увеличивается от первого до пятого (Рисунок 3.2.9 ж). Между маргинальными зубами и центральным полем радулы имеется треугольная латеро-маргинальная пластинка с коротким латеральным зубцом (Рисунок 3.2.9 д). Маргинальные зубы имеют удлинённую форму с зазубренной загнутой апикальной частью (Рисунок 3.2.9 з). Все экземпляры с диаметром раковины 2–5 мм, собранные в типичных местообитаниях, имеют сходную формулу радулы и морфологию зубов. Асимметрия, которая хорошо прослеживается в радуле у *P. noachina*, отсутствует.

Строение радулярного мешка

Радулу обоих видов можно разделить на три зоны: зона формирования радулы, которая располагается в слепом конце радулярного мешка, зона созревания и рабочий край, который выступает в буккальную полость (Рисунок 3.2.7 з, и; 3.2.8; 3.2.9 а).

Рабочий край радулы лежит на одонтофоре, который состоит из хрящей и мускулатуры (Рисунок 3.2.4, 3.2.8). Радулярная мембрана расширяется на рабочем крае до крыловидных придатков, которые огибают хрящи одонтофора, что увеличивает поверхность сцепления радулы с одонтофором (Рисунок 3.2.9 а).

Для обоих видов характерно разделение радулярного мешка в зоне формирования на две части («рога») (Рисунок 3.2.7 з-и; 3.2.9 а). Поскольку общая морфология зоны формирования у *Puncturella noachina* и *Margarites helycinus* не имеет принципиальных отличий, то описание даётся совместно.

Разделение на два «рога» осуществляется опорной соединительнотканной структурой (Рисунок 3.2.10), которая представляет собой разрастание соединительнотканной оболочки радулярного мешка. Опорная структура разрастается на дорсальной стороне радулярного мешка и заходит между «рогами» на вентральную сторону (Рисунок 3.2.10). Поддерживающая структура образуется разрастанием оболочки и состоит из коллагеновых волокон, миоцитов и клеточных элементов с хорошо развитым синтетическим аппаратом (Рисунок 3.2.11).

Зона синтеза маргинальных зубов и радулярной мембраны, к которой они крепятся, расположена в «рогах» (Рисунок 3.2.12; 3.2.13; 3.2.14). Внутри каждого «рога» лежат как минимум три ряда уже сформированных маргинальных зубов (Рисунок 3.2.12 в-г). Расположение одонтобластов маргинальных зубов немного отличается у двух видов. У *P. noachina* одонтобласты располагаются на внутренней поверхности «рогов», обращённой друг к другу (Рисунок 3.2.12 а), а у *M. helycinus* — с внешней стороны на терминальных концах «рогов» (Рисунок 3.2.13 б) и на

внутренней части ближе к месту слияния «рогов» (Рисунок 3.2.13 в-г). Ядра одонтобластов, образующих маргинальные зубы, расположены вертикально вдоль каждого зуба. Можно чётко видеть, что одна группа одонтобластов соответствует одному маргинальному зубу. Центральный и латеральные зубы, а также часть радулярной мембраны, к которой они прикреплены, синтезируются в месте слияния двух «рогов» (Рисунок 3.2.14; 3.2.15). Одонтобласты центрального и латеральных зубов собраны в группы, соответствующие зубам центрального поля (Рисунки 3.2.14; 3.2.15 г, ж).

Ультратонкое строение буккального комплекса

Ультратонкое строение выстилки буккальной полости, а также челюстей и гнатоэпителия было подробно изучено у *Puncturella noachina*. Организация радулярного мешка и ультратонкое строение эпителиев радулярного мешка были изучены у обоих видов (*P. noachina* и *Margarites helycinus*).

Буккальный эпителий. Буккальная полость *P. noachina* выстлана высоким однослойным эпителием, клетки вытянутые, достигают 13 мкм в высоту. Ядра овальной формы (Рисунок 3.2.6 е; 3.2.16 б) занимают центральное или базальное положение. Цитоплазма разной электронной плотности содержит эндоплазматический ретикулум и округлые электронно-плотные гранулы разного диаметра (до 0.2–0.33 мкм), расположенные в апикальной части клетки (Рисунок 3.2.16 а). Эпителий подстилает базальная пластинка толщиной до 0.7 мкм (Рисунок 3.2.16 б). Тонофиламенты пронизывают всю клетку в апико-базальном направлении и входят в микровилли (Рисунок 3.2.16 б). Между этими основными клетками буккального эпителия могут встречаться железистые клетки с хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом и секреторными пузырьками. Эпителий нижней губы состоит из вытянутых клеток, достигающих 20 мкм в высоту. Ядра овальной формы располагаются на разных уровнях (Рисунок 3.2.16 а). Толщина кутикулы буккального эпителия меняется: самая тонкая кутикула видна на границе с пищеводом (до 4.4 мкм), она постепенно утолщается к челюсти (до 9.6 мкм) и между пластинами челюстей, достигая 17 мкм в толщину на нижней губе. Кутикула практически электронно-прозрачная и содержит многочисленные беспорядочно расположенные электронно-плотные палочки (Рисунок 3.2.16 в-г), которые синтезируются в цитоплазме и выделяются в кутикулу. Количество волокон в кутикуле между пластинами челюсти и перед ними больше, чем в буккальном эпителии верхней губы.

Челюсти и гнатоэпителий. Основываясь на гистологическом строении, можно выделить четыре зоны челюсти *P. noachina*: 1) зона синтеза покрывающей кутикулы, 2) зона формирования родлетов, 3) зона сформированных родлетов, 4) рабочий край челюсти (Рисунок 3.2.17).

В первой зоне эпителий, подстилающий челюсть, синтезирует внешний слой кутикулы, покрывающей слой родлетов (Рисунок 3.2.18 б). В кутикулярном поверхностном слое челюсти во всех зонах можно выделить бази- и эпикутикулу (Рисунок 3.2.18 г; 3.2.20 а, б; 3.2.21 а; 3.2.22 а). Базикутикула состоит из электронно-прозрачного матрикса с электронно-плотными гранулами (диаметром до 0.1 мкм), которые более плотно заполняют эпикутикулу. По всей толщине кутикулы обнаруживаются многочисленные короткие электронно-плотные палочки, концентрация которых больше в основании кутикулы, чем под поверхностью. Эпикутикула электронно-плотная и тонкая (до 0.1 мкм) (Рисунок 3.2.17 г; 3.2.20 а, б; 3.2.21 а; 3.2.22 а), она может отделяться от базикутикулы (Рисунок 3.2.20 б), особенно на переднем крае челюсти. Родлеты встроены в электронно-прозрачную матрицу, расстояние между ними может достигать 500 нм (Рисунок 3.2.20 в). Кутикула третьей зоны более чётко разделена на слои. Базикутикула практически не содержит сферических гранул (Рисунок 3.2.21 а, б; 3.2.22 д).

Эпителий первой зоны имеет схожее строение с эпителием губы. Клетки этой зоны имеют вытянутую форму, до 18 мкм в высоту и 6 мкм в ширину (Рисунок 3.2.18 б). В базальной части эпителий подстилает электронно-плотная базальная пластинка до 0.7 мкм, которая может меандрировать. Ядра овальной формы занимают центральное или базальное положение. В апикальной части клетки располагаются округлые электронно-плотные гранулы разного диаметра (0.2–0.3 мкм). Пучки тонофиламентов проходят от базальной пластинки к кутикуле через всю цитоплазму клеток, проникают в микровилли. Микровилли пронизывают кутикулу на половину толщины, до 7 мкм (Рисунок 3.2.18 а, б). Толщина кутикулы неоднородна в этой зоне и увеличивается от 6.5 до 15 мкм. Кутикула содержит большое количество коротких (до 250 нм в длину) нерегулярно расположенных волокон (Рисунок 3.2.18 в).

Вторая зона — это место синтеза родлетов (Рисунок 3.2.18 г; 3.2.19). Площадь этой зоны примерно 100x100 мкм. Один родлет формируется одной клеткой гнатоэпителия. Родлеты могут иметь различную форму в поперечном сечении: прямоугольную, треугольную или неправильную (Рисунок 3.2.18 г; 3.2.19; 3.2.20). Они представляют собой электронно-плотные стержневидные образования, пронизанные микровиллиями. Во время роста родлет немного изгибается и меняет положение, ориентируясь продольно относительно челюстной пластинки (Рисунок 3.2.22 а, г). Родлеты, которые синтезируются в задней части второй зоны, постепенно смещаются по направлению к переднему краю челюстной пластинки, при этом смещении они передвигаются ближе к покровному слою кутикулы, тогда как вновь сформированные родлеты образуют нижний слой. Таким образом, в середине челюстной пластинки (третьей зоне челюсти) родлеты лежат в 2-3 ряда под кутикулярным слоем (Рисунок 3.2.22 е), а ближе к переднему рабочему краю (четвёртой

зоне челюсти) — располагаются в 3-4 ряда (Рисунок 3.2.22 г). В этой зоне формирующиеся родлеты уже могут быть обнаружены внутри кутикулы.

Гнатоэпителий в зоне формирования родлетов (второй зоне) представлен однородными цилиндрическими клетками до 12 мкм высотой. Толщина базальной пластинки достигает 0.2 мкм. Ядра имеют неправильную овальную форму и могут располагаться как в базальной, так и в апикальной частях клеток (Рисунок 3.2.20 а, б). Цитоплазма клеток варьирует от электронно-прозрачной до электронно-плотной, с хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом и высоким содержанием митохондрий (Рисунок 3.2.20 а, б). Электронно-плотные включения (диаметром до 0.3 мкм) немногочисленны и расположены в апикальной части. Каждая клетка гнатоэпителия образует один родлет. Микровиллы гнатобласта проникают в родлет на треть его длины. Дегенерирующих клеток в этой зоне не наблюдалось (Рисунок 3.2.21 а). Состояние клеток гнатоэпителия говорит о том, что гнатобласты не погибают после образования родлетов, а продолжают активное функционирование. На микрофотографиях этой части эпителия (Рисунок 3.2.21 в) видно, что небольшая часть гнатобластов, помимо родлетов, секретирует кутикулярный матрикс, который по своей структуре не отличается от матрикса, заполняющего пространство между родлетами.

Третья зона (сформированной челюсти) включает среднюю и самую большую часть пластинки (Рисунок 3.2.22 а). В этой зоне чётко выражены три слоя. Внутренний слой челюсти состоит из кутикулярного матрикса, секретируемого буккальным эпителием. Эта кутикула типична для буккального эпителия: электронно-прозрачная, с хаотично расположенными короткими палочками (до 2 нм длиной). Средний слой состоит из трёх рядов родлетов, сформированных во второй зоне, толщина ряда достигает 62 мкм. Родлеты электронно-плотные, с отверстиями от микровилл (Рисунок 3.2.22 б). Внешний слой пластинки челюсти является продолжением внешнего кутикулярного слоя — эпикутикулы (Рисунок 3.2.22 г).

Четвёртая зона (или рабочий край) челюсти — это свободная часть челюстной пластины. Слой кутикулы, покрывающий основную часть челюстной пластинки, не заходит на рабочую зону, что хорошо видно на фотографиях, сделанных с помощью СЭМ. Родлеты основаниями прикрепляются к кутикуле (Рисунок 3.2.22 в, г). Эпителий, подстилающий челюсть, синтезирует довольно толстый слой кутикулы под челюстью, что обеспечивает подвижность рабочего края. Эта кутикула разделена на внутренний слой, характерный для кутикулы буккального эпителия, и внешний, более электронно-плотный слой с большим содержанием коротких палочек.

Эпителии радулярного мешка.

Одонтобласты маргинальных зубов значительно отличаются от одонтобластов центрального и латеральных зубов. Это клетки неправильной формы, расположенные вертикальными рядами вдоль маргинального зуба. Каждый маргинальный зуб формируется группой одонтобластов, которая вытянута вдоль него (Рисунок 3.2.12 в; 3.2.12 б-г; 3.2.14 г). По сериям срезов не удалось обнаружить связь одонтобластов с базальной пластинкой (Рисунок 3.2.23 а-б). Одонтобласты округлой или овальной формы располагаются один над другим, формируя многослойный эпителий (Рисунок 3.2.23 б). Формирование зубов происходит благодаря микровиллярной и везикулярной секреции (Рисунок 3.2.23 б-г; 3.2.24). Адгезивные контакты соединяют клетки в их апикальных частях (Рисунок 3.2.23 б-г; 3.2.24 б). Под мембраной в апикальных частях одонтобластов были обнаружены базальные тельца (Рисунок 3.2.23 в, г). Растущий зуб пронизан микровиллями (Рисунок 3.2.23 б-г), более зрелые зубы имеют волокнистую структуру (Рисунок 3.2.24 а, б). Пространство между сформированными зубами заполнено электронно-прозрачным матриксом (Рисунок 3.2.23 г; 3.2.24 а).

В отличие от одонтобластов маргинальных зубов одонтобласты центрального и латеральных зубов располагаются в один ряд на стыке «рогов» радулярного мешка (Рисунок 3.2.14 д, е; 3.2.15 г, ж). Удлиненные одонтобласты (Рисунок 3.2.25-3.2.28) расположены в один ряд. Число групп одонтобластов соответствует количеству зубов центрального поля. Группы разделены высокими клетками с более электронно-плотной цитоплазмой и без апикальных микровиллей (Рисунок 3.2.25 а; 3.2.26 а). Одонтобласты *P. noachina* достигают высоты 60 мкм. Овальные ядра в группах одонтобластов центрального и латеральных зубов располагаются на разных уровнях, формируя псевдостратифицированный эпителий (Рисунок 3.2.25 а), а в маргинальных зубах — в один ряд, формируя многорядный эпителий (Рисунок 3.2.27). Одонтобласты *M. helycinus* достигают 30 мкм в высоту, то есть самые высокие клетки в два раза ниже, чем у *P. noachina*. Овальные ядра одонтобластов *M. helycinus* располагаются в один ряд (Рисунок 3.2.28 а). Такая разница в расположении ядер, вероятно, связана с тем, что на один зуб у *P. noachina* приходится больше одонтобластов, чем у *M. helycinus*, и для более плотной компоновки ядра распределяются на разных уровнях клеток. Одонтобласты соединены в апикальной части адгезивными контактами, формируя *zonula adhaerens*. Базальные тельца локализируются под *zonula adhaerens* (Рисунок 3.2.25 б, в; 3.2.28 а, в). Микровилли хорошо развиты (Рисунок 3.2.25 б; 3.2.28 в), в клетках может наблюдаться везикулярный транспорт (Рисунок 3.2.27). Цитоплазма включает секреторные структуры, представленные аппаратом Гольджи и эндоплазматическим ретикулумом (Рисунок 3.2.25 г).

Чем дальше от зоны формирования, тем более гомогенными и плотными становятся зубы радулы (Рисунок 3.2.29 а, в; 3.2.30 а). На рабочем крае зубы плотные и твёрдые, поэтому часто сминаются при приготовлении ультратонких срезов (Рисунок 3.2.30 б).

Мембранобласты практически неотличимы по ультратонкому строению от одонтобластов. Это удлинённые клетки с электронно-плотной цитоплазмой, крупными овальными ядрами и хорошо развитым синтетическим аппаратом (Рисунок 3.2.26 б-в; 3.2.28 б, г). Мембранобласты, синтезирующие мембрану маргинальных зубов, располагаются в «рогах» зоны формирования вентральнее одонтобластов. Мембранобласты, синтезирующие радулярную мембрану центрального поля, располагаются вентрально в месте слияния «рогов», сразу за одонтобластиами. Адгезивные контакты соединяют апикальные части клеток. Базальные тельца в апикальной части найдены не во всех клетках (Рисунок 3.2.26 б; 3.2.28 б). Микровилли проникают в мембрану довольно глубоко (Рисунок 3.2.26 б-в; 3.2.28 б, г).

Радулярная мембрана синтезируется в виде гомогенного матрикса средней электронной плотности, пронизанного живыми микровиллиями мембранобластов (Рисунок 3.2.26 б; 3.2.28 б). В средней части радулы (зоне зрелых зубов) радулярная мембрана становится более электронно-прозрачной (Рисунок 3.2.29 б, в), микровилли уже не проникают в неё. В рабочей зоне и на рабочем крае радулы мембрана электронно-прозрачна (Рисунок 3.2.30 а, б), микровилли так же в неё не проникают (Рисунок 3.2.20 в).

На рабочем крае развиваются две дополнительные структуры: субрадулярная мембрана и крыловидные придатки радулярной мембраны. Субрадулярная мембрана располагается между радулярной мембраной и субрадулярным эпителием и представляет собой электронно-прозрачный аморфный матрикс (Рисунок 3.2.30 б). Крыловидные придатки — это дополнительные разрастания, по сути продолжение радулярной мембраны (Рисунок 3.2.9 а), которые охватывают одонтофор (Рисунок 3.2.31 а, в) в рабочей зоне для лучшего скрепления с ним. Крыловидные придатки синтезируются столбчатым однорядным эпителием (до 13 мкм в высоту) (Рисунок 3.2.31 б), располагающимся в латеральных частях выстилки буккальной полости в районе одонтофора. На гистологических срезах видна неоднородная структура крыловидных придатков (Рисунок 3.2.31 в), что подтверждается на ультратонком уровне (Рисунок 3.2.31 г). Внешний тонкий (до 0.7 мкм) слой более электронно-плотный, заполненный мелкими электронно-плотными сферическими гранулами; средний слой (около 2 мкм толщиной) содержит крупные (до 1 мкм в длину) аморфные электронно-плотные гранулы, погруженные в аморфный матрикс, из которого состоит внутренний слой (до 3 мкм толщиной). Микровилли практически не проникают в субрадулярную мембрану (Рисунок 3.2.31 г).

Субрадулярный эпителий существенно меняется в зависимости от зоны радулы. Рядом с зоной формирования радулы в латеральных частях радулярного мешка эпителий образован высокими клетками с ядрами, расположенными в несколько слоев, образующих псевдостратифицированную структуру. Их цитоплазма содержит мощные пучки тонофиламентов (Рисунок 3.2.32 а, б), лежащих в апико-базальном направлении в центральной части клетки, вблизи ядра. Цитоплазма заполнена митохондриями и хорошо развитым синтетическим аппаратом (Рисунок 3.2.32 б). Кпереди (ближе к зоне созревания) субрадулярный эпителий состоит из более уплощённых клеток с шероховатым эндоплазматическим ретикулумом в цитоплазме (Рисунок 3.2.32 в). Короткие апикальные микровилли проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.2.32 в). Там, где радула становится полностью сформированной, субрадулярный эпителий высокий, сильно вакуолизованный, с электронно-прозрачной цитоплазмой (Рисунок 3.2.32 г; 3.2.33 а, в). В зоне зрелых зубов клетки субрадулярного эпителия сильно уплощаются и несут отростки, заходящие друг на друга в апикальной части, на что указывают горизонтально расположенные мембраны клеток с адгезивными контактами (Рисунок 3.2.29 в). Овальные ядра располагаются горизонтально. Микровилли не проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.2.29 в). Клетки субрадулярного эпителия в рабочей части радулы также уплощены (Рисунок 3.2.30 а). Ближе к зоне деградации, где хорошо развита субрадулярная мембрана (Рисунок 3.2.30 б, в), и под крыловидными придатками (Рисунок 3.2.31 г) клетки меняют форму на квадратную, а в зоне деградации они вытянутые (Рисунок 3.2.30 б).

Клетки *супрарадулярного эпителия* неправильной формы и располагаются между зубами (Рисунок 3.2.33 а, б, г; 3.2.34). Часто невозможно проследить контакт клетки с базальной пластинкой. Цитоплазма средней электронной плотности, с хорошо развитым синтетическим аппаратом (Рисунок 3.2.33 б; 3.2.34). Базальные тельца иногда присутствуют в апикальных областях клеток (Рисунок 3.2.34 б). Секреторная активность супрарадулярного эпителия наблюдается в зонах формирования и созревания зубов (Рисунок 3.2.33 д; 3.2.34 б, г, д).

Зона пролиферации. Клеточные деления не были отслежены по сериям гистологических срезов. Для выяснения зон митотических делений изолированные радулярные мешки обоих видов были зафиксированы в 4%-ном ПФА и после отмывки инкубированы в антителах на гистон-3 (anti-phospho[Ser10]-histone3). Мечение гистона-3 выявило присутствие митотических ядер в супрарадулярном эпителии в латеральных зонах «рогов» (Рисунок 3.2.35).

Формирование радулы в развитии *Margarites helacinus*

Для изучения раннего онтогенеза рипидоглоссной радулы ветигастропод было довольно подробно изучено раннее развитие *M. helacinus*. Размножение *M. helacinus* в окрестностях ББС МГУ

начинается в июне, когда температура воды достигает 7–8°C, и продолжается до конца июля. Самки откладывают слизистые ленты шириной 5–6 ооцитов, которые объединяются в единую массу (Рисунок 3.2.36 а). Сферические желеобразные прозрачные яйцевые массы (Рисунок 3.2.36 б) чаще всего прикрепляются к ламинарии и фукусу. Оплодотворённые ооциты заключены в прозрачную оболочку, поэтому дробление можно наблюдать, не извлекая яйца из кладки. Дробление спиральное гомоквадрантное. Первые три дробления проходят каждые 2.5–3 часа. Микромеры и макромеры третьего деления сильно различаются по размеру (Рисунок 3.2.36). Овальная гастрюла с хорошо выраженным бластопором развивается примерно через 2.5 дня после оплодотворения (Рисунок 3.2.36 в-л). Трохофорная личинка развивается через 3.5 дня, а ещё через сутки велигер с прозрачным протоконхом и велумом (Рисунок 3.2.36 м-н) начинает вращаться внутри инкапсулирующей оболочки. Велигер с хорошо сформированным протоконхом и оперкулумом занимает почти весь объём яйца на 8-е сутки после оплодотворения (Рисунок 3.2.36 о), а на 14-й день личинки с чёрными глазами и щупальцами (Рисунок 3.2.36 п) активно перемещаются внутри яйца. Ползающая молодь покидает кладку на 16-й день после оплодотворения.

Радулу на ранних стадиях довольно сложно обнаружить у видов с лецитотрофным типом развития. Поскольку радула маленькая и прозрачная, то на тотальных препаратах она плохо различима на фоне желточных гранул, поэтому для определения самой ранней стадии, на которой синтезируется радула, были проведены исследования 28 личинок на разных стадиях развития с помощью окраски, маркирующей неполимеризованный хитин, с последующим изучением на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе. В результате этих предварительных исследований первые радулы были обнаружены у велигеров с чёрными глазами и хорошо развитой пищеварительной железой, видимой через прозрачный протоконх, на 10-12-й день после оплодотворения. Радула довольно быстро перерастает из 3–4-рядной в 7–8-рядную (Рисунок 3.2.37). Самый первый ряд располагается ближе всего к ротовому отверстию. Такая радула обнаружена на стадии постторсионного велигера с мантийной полостью, смещённой над головой, и хорошо развитыми щупальцами и глазами (Рисунок 3.2.28 а-в). Передняя кишка уже хорошо развита, радулярный мешок закладывается как вентральная инвагинация (Рисунок 3.2.28 г).

Радулы ювенильных особей, готовых к выходу из яйцевой массы (Рисунок 3.2.39 а), изучались с помощью СЭМ. Радула особей в момент выхода из кладки достигает около 150 мкм в длину и содержит 28-30 поперечных рядов, радулярная мембрана с хорошо развитыми крыловидными придатками. Самые старые ряды в рабочей зоне (а значит, самые первые, которые сформировались у велигера) состоят из семи зубов, формула 1.2.1.2.1 (центральное число обозначает единственный центральный зуб, числа с обеих сторон от него отражают количество латеральных, а

самые крайние — маргинальных зубов) (Рисунок 3.2.39 в). На этой стадии трудно различить латеральные и маргинальные зубы, поскольку форма их похожа. Тем не менее, два латеральных зуба с каждой стороны от центрального приближены к нему, а два маргинальных зуба немного отделены и смещены относительно центрального поля радулы (Рисунок 3.2.39 б, в). По мере роста ювенилей количество латеральных и маргинальных зубов увеличивается, и ближе к зоне формирования радулы (где располагаются более молодые зубы) поперечный ряд состоит из 11 зубцов (3.2.1.2.3; Рисунок 3.2.39 г). У молоди примерно через 30 дней после вылупления радула также содержит 11 зубов в поперечном ряду.

*Ультратонкое строение личиночной радулы *Margarites helacinus**

Радулярный мешок возникает как короткая инвагинация на вентральной стороне стомодеума на стадии раннего преторсионного или только что прошедшего торсион велигера. Это простой мешок без бифуркации в зоне формирования (Рисунок 3.2.28 в, г). Зона формирования радулы расположена в слепом конце мешка (Рисунок 3.2.28 г; 3.2.40 а). Одонтобласты удлинённой формы (до 26 мкм в высоту), с круглыми или овальными ядрами (максимум 6 x 8.5 мкм), расположенными в базальной части клетки (Рисунок 3.2.40 б). В апикальной части клетки соединены адгезивными контактами (Рисунок 3.2.40 в, г), цитоплазма электронно-прозрачная, с хорошо развитым синтетическим аппаратом, включая эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи (Рисунок 3.2.40 в). Базальные тельца расположены в апикальной части клеток под мембраной (Рисунок 3.2.40 в, г). Суб- и супрарадулярный эпителий имеют сходную ультраструктуру, за исключением формы клеток: они не такие высокие, как одонтобласты, и достигают 3.5 мкм в высоту (Рисунок 3.2.40 д). Мембрана радулы и зубы формируются путём микровиллярной секреции (Рисунок 3.2.40 в, е).

Обсуждение

В результате исследований морфологии *Puncturella noachina* и *Margarites helacinus* впервые для ветигастропод были получены данные по ультратонкому строению челюстей и радулы и онтогенезу глоточного вооружения.

Формирование и синтез челюсти

Челюсти всех ветигастропод, кроме двух глубоководных семейств Pleurotomariidae и Cossulinidae, представляют собой парные пластинки, располагающиеся как правило латерально в буккальной полости напротив рабочего края радулы. Чаще всего рабочий край челюстной пластинки несёт родлеты (Haliotidae, Fissurellidae, Lepetodrilidae), но может быть и гладким (Trochidae, Lepetodrilidae). Pleurotomariidae — реликтовая группа ветигастропод, представители которой в мезозое обитали на мелководье, а потом ушли на глубину (Lee et al., 2016). Для видов семейства Pleurotomariidae челюсть представляет собой мясистую пластинку с гладким краем (Harasewych,

Askew, 1993). Челюсть, внутренние и внешние губы сливаются в непрерывный склеропротеиновый участок (Harasewych, Askew, 1993). Фактически внутренняя и внешняя губы, челюсти и роговые сосочки связаны между собой хитиновой выстилкой, которая защищает ротовую полость от воздействия радулы, приспособленной к питанию губками (Harasewych, 2002), и от крупных кусков абразивной пищи, которой питаются представители этого семейства. Такое преобразование челюсти Pleurotomariidae связано с переходом к специализированному питанию губками.

Более обычным для видов-детритофагов является парная челюстная пластинка, как у изученных видов, *Puncturella noachina* и *Margarites helcinus*, можно сказать классическая для ветигастропод. Это парные пластинки, расположенные дорсо-латерально в буккальной полости, с родлетами по рабочему краю. Литературных данных по ультратонкому строению челюстей ветигастропод нет. Полученные данные показали, что основу челюсти составляет кутикулярная пластинка, синтезированная с помощью микровиллярного аппарата гнатоэпителия, подстилающего челюсти. Передний соскребающий край челюсти обоих изученных видов образован двумя слоями: внешний представляет собой хитиновый матрикс, а внутренний сформирован короткими родлетами, расположенными в несколько рядов. Аналогичное гистологическое строение описано для пресноводной ценогастроподы *Marisa cornuarietis* (Lutfy, Demian, 1967). Характерной особенностью является то, что один родлет синтезируется одной клеткой гнатоэпителия.

Как показано в предыдущей главе, у *T. testudinalis* эрозия рабочего края челюсти компенсируется более активной секрецией челюсти складкой гнатоэпителия. У — *P. noachina* механизм замещения эродированного переднего отдела челюсти сложнее из-за многослойности и наличия дискретных родлетов. Обновление рабочего края челюсти происходит с помощью четырёх морфологически различных эпителиальных зон, начиная с самой задней (первой) зоны, где происходит утолщение и нарастание внешней однородной пластинки (Рисунок 3.2.41). Родлеты формируются в зоне 2, где одна клетка гнатоэпителия синтезирует один родлет. При достижении нужной длины родлета синтетическая активность гнатобласта останавливается, а родлет вместе с окружающими его соседними родлетами и верхней гомогенной пластинкой продвигается вперёд (в зону 3). Признаков формирования родлетов в третьей зоне не обнаружено, и это, вероятно, свидетельствует о том, что весь слой кутикулярного матрикса продвигается вперёд вместе с эпикутикулярным слоем. Поскольку в подстилающей челюсть гнатоэпителии не было обнаружено дегенерирующих клеток с признаками апоптоза, то гнатобласт, вероятно, может неоднократно синтезировать родлет, то есть период синтеза сменяется периодом покоя. Все клетки второй зоны челюсти достаточно однородны, цитоплазма заполнена плотным зернистым эндоплазматическим ретикулумом, богатым разнообразными включениями и митохондриями. Это позволяет

предположить, что после образования родлета гнатоэпителиальная клетка продолжает секретировать «нормальный», менее электронно-плотный кутикулярный матрикс, а затем снова начинает формировать очередной родлет (Рисунок 3.2.41 в). Приблизительная оценка числа клеток в этой зоне (на основе анализа серий полутонких срезов) показывает, что гнатобластов как минимум в 4 раза меньше, чем родлетов, то есть каждая клетка должна была образовать не менее трёх-четырёх родлетов.

Предположенный в данной работе механизм возобновления такой челюсти по некоторым параметрам напоминает механизм синтеза радулы. В обеих структурах есть группы клеток, которые способны неоднократно переключаться с фазы активного синтеза на фазу покоя. Кроме того, есть группа клеток, постоянно синтезирующих внеклеточный матрикс.

Формирование взрослой радулы

В работе впервые представлены данные по ультратонкому строению радулы ветигастропод. Зона формирования радулы у изученных видов, как и у всех известных видов ветигастропод, расщеплена на две половины (Sasaki, 1998). Поскольку общая морфология радулы и зоны формирования схожи у многих ветигастропод, то можно предположить и схожие типы формирования радул у всех ветигастропод с полной рипидоглоссной радулой.

Зона формирования радулы характеризуется следующими особенностями. 1) Разделение зоны формирования на две половины. Такое разделение связано с необходимостью увеличения секретирующей поверхности одонтобластов, для того чтобы было возможно сформировать многочисленные и крайне удлинённые маргинальные зубы. В одном «роге» располагаются группы одонтобластов, собранные в вертикальные ряды, которые одновременно синтезируют до 30-50 длинных зубов, что сложно представить для зоны формирования простой булавоподобной формы. 2) Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая в зоне формирования зубов разрастается в поддерживающую структуру. Трёхмерная организация поддерживающей структуры обеспечивает расщепление зоны формирования на два «рога». 3) Одонтобласты маргинальных зубов формируют многорядный эпителий, который стал необходим для формирования таких длинных зубов. Такая компактизация позволяет увеличить количество групп одонтобластов. 4) Одонтобласты более коротких зубов центрального поля собраны в группы, количество которых соответствует количеству центрального и латеральных зубов. Одонтобласты имеют вытянутую форму с овальным ядром, хорошо развитым синтетическим аппаратом и базальными тельцами. Отмечена как микровиллярная, так и мерокриновая секреция. 5) По ультратонкому строению мембранобласты принципиально не отличаются от одонтобластов. Согласно трёхмерной реконструкции мембрана появляется в том же месте, что и зубы, чётких морфологических отличий обнаружить не удалось. 6)

Субрадулярный эпителий в зоне формирования можно разделить на три группы: а) клетки, располагающиеся сразу за зоной прикрепления зубов к мембране, они содержат пучки тонофиламентов; б) сильно вакуолизированные высокие клетки, которые располагаются под радулой в зоне минерализации; в) клетки субрадулярного эпителия, они уплощаются в месте сгиба и сохраняют такую морфологию по всей длине радулярного мешка. Это разнообразие цитологических особенностей клеток субрадулярного эпителия связано с поддерживающей функцией.

Формирование личиночной радулы

Радула *M. helycinus* из Белого моря формируется на стадии постторсионного велигера, так как радула впервые обнаружена у личинок с хорошо развитой раковиной и пищеварительной железой, просвечивающей сквозь прозрачный протоконх. Количество зубов в поперечном ряду и формула (1.2.1.2.1) согласуются с более ранними исследованиями (Kawamura et al., 2001; Kuehl, 2020). Однако Крофтс (Crofts, 1937) описала личиночную радулу у *Haliotis* как имеющую центральный зуб и по три латеральных зуба с каждой стороны (формула 3.1.3). Поскольку Крофтс (Crofts, 1937) не приводит никаких иллюстраций личиночных зубов, и с учётом сходства латеральных и маргинальных зубов на этой стадии, вполне вероятно, что она приняла маргинальный зуб за внешний латеральный. Мы согласны с другими авторами (Kawamura et al., 2001; Kuehl, 2020), что личиночная радула всех изученных видов ветигастропод состоит из центрального, двух латеральных и маргинального зубов. То есть хотя личиночная радула отличается от взрослой по количеству зубов, но у неё присутствует полный набор типов зубов с самых ранних стадий. Как показал также Варен (Warén, 1990), количество латеральных и маргинальных зубов увеличивается с ростом, а у экземпляров *M. helycinus*, размер раковины которых достигает 2 мм, уже имеется полный набор зубов, характерный для взрослых особей. Кишечник у исследованных личинок был пуст, кроме того внутри инкапсулированного яйца отсутствовали дополнительные питательные вещества. Поэтому личинки во время развития внутри яйца не питаются; тем не менее к моменту вылупления из яичной массы они должны быть готовы к активному использованию радулы при питании.

Ультраструктурные исследования *M. helycinus* показывают, что зоны формирования радулы личинок и взрослых особей существенно различаются (Рисунок 3.2.42). Личиночная радула образуется в радулярном мешке без задней бифуркации, благодаря секреции микровиллей крупными и однородными одонтобластами с электронно-прозрачной цитоплазмой, тогда как взрослая радула формируется множеством удлинённых клеток, расположенных группами. Такие же существенные отличия в формировании личиночной и взрослой радул были отмечены для пателлогастроподы *Testudinalia testudinalis* в предыдущей главе. Хотя личиночные радулы *T.*

testudinalis и *M. helycinus* различаются по количеству и форме зубов, ультраструктурные признаки зоны формирования сходны, что позволяет предположить, что эти признаки могут быть общими для личиночных радул всех гастропод. Дальнейшая специализация зоны формирования радулы зависит от таксона и/или типа радулы. Ярким примером служат радулы ветигастропод, для которых характерно увеличение числа зубов в поперечном ряду и удлинение маргинальных зубов, что приводит к модификации формы одонтобластов и изменению формы зоны формирования.

3.3 СТРОЕНИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА NERITIMORPHA

Neritimorpha — широко распространённая группа морских, пресноводных и наземных брюхоногих моллюсков, сохраняющих некоторые плезиоморфные признаки. Одним из таких признаков является рипидоглоссная радула (Baker, 1923; Unabia, 1995), которая также встречается у ветигастропод и «нижних» гетеробранхий (Haszprunar et al., 2011). Рипидоглоссная радула неритиморф, так же как и ветигастропод, характеризуется наличием многочисленных зубов в поперечном ряду: центрального, нескольких латеральных и множества удлинённых маргинальных (Krings et al., 2021; Macey et al., 1997; Ponder, Lindberg, 1997). Несмотря на общие с рипидоглоссной радулой ветигастропод черты, радула неритиморф отличается морфологией зубов центрального поля. Латеральные зубы более массивные, разнородные и крупные, чем у ветигастропод (Sasaki, 1998). Внешнее разделение слепого конца на две половины, как у ветигастропод, отсутствует. Наличие челюстей остаётся под вопросом. Одни авторы указывают слабообразованные приросшие к эпителию одиночные челюстные пластинки, расположенные напротив рабочего края радулы в буккальной полости и похожие, скорее, на утолщение кутикулы (Sasaki, 1998). Другие авторы не признают их за челюсти (Ponder et al., 2019). Литературные данные по строению зоны формирования радулы этого подкласса отсутствуют.

Виды Neritimorpha не обитают в северных морях, поэтому оказались практически недоступны для изучения. В работе было исследовано ультратонкое строение зоны формирования радулы одного вида *Nerita litterata* из Новой Каледонии. Всего было изучено 4 радулярных мешка. К сожалению, материала для изучения развития нет. Ниже приводятся результаты исследования общей морфологии и ультратонкого строения радулы *Nerita litterata*.

Результаты

У особей *N. litterata* с диаметром раковины около 1.5 см радула 4.3 мм длиной и шириной 2.0 мм в средней части. Она состоит из 140 поперечных рядов зубов. Каждый поперечный ряд состоит, в свою очередь, из маленького треугольного центрального зуба с четырьмя латеральными зубцами и более чем тридцатью вытянутыми и тонкими маргинальными зубами с каждой стороны (Рисунок 3.3.1). Первый латеральный зубец очень широкий и уплощённый, трапециевидной формы, с загнутым антеролатеральным углом, образующим косой бугорок. Четвёртый (крупный) латеральный зуб массивный, с выступающим лопатообразным бугорком и почти прямой режущей кромкой. За своим наружным краем этот зуб имеет дополнительную боковую пластинку (стрелки на Рисунке 3.3.1 б), которая первоначально формируется как отдельный зуб, но затем срастается с основным зубом (Baker, 1923). Промежуточные — вторые и третьи — латеральные зубы намного меньше и уже первого и четвёртого. Количество удлинённых и уплощённых маргинальных зубов

может достигать 30 с каждой стороны (Рисунок 3.3.1 б). Верхняя часть маргинальных зубов тонкая, изогнута назад и притуплена на конце.

Строение радулярного мешка

Формирование зубов происходит в слепом конце радулярного мешка. Зона формирования относительно крупная, достигает 2 мм в длину и 1 мм в диаметре. Внешне слепой конец без видимого разделения, но на гистологических срезах (Рисунок 3.3.2 а; 3.3.3а, в-е) видно, что зона формирования отчётливо разделена на две половины вертикальной уплощённой соединительнотканной опорной структурой, расположенной вдоль радулярного мешка (Рисунок 3.3.2д, е, ж, и; 3.3.3 г-е). Радулярный мешок покрыт слоем соединительной оболочки (Рисунок 3.3.3 а, б, е). Помимо внутренней соединительнотканной поддерживающей структуры, расположенной внутри радулярного мешка, отмечены дополнительные стержни жёсткости, прилегающие изнутри к основаниям одонтобластов (Рисунок 3.3.4 а-г). Эти структуры состоят из вакуолизированных клеток (Рисунок 3.3.4 в). Соединительная оболочка, покрывающая радулярный мешок, состоит из коллагеновых волокон и миоцитов (Рисунок 3.3.4 д-е).

В организации зоны формирования необычно то, что одонтобласты маргинальных зубов и мембранобласты образуют складку в продольной плоскости, как бы подворачиваются под радулярный мешок на вентральную сторону (Рисунок 3.3.2 б; 3.3.3 б, г). В разделённых половинах зоны формирования *N. litterata*, аналогичных «рогам» зоны формирования радулы ветигастропод, происходит синтез маргинальных зубов (Рисунок 3.3.2 г, ж; 3.3.3 б). Зона формирования, так же как и у других моллюсков, состоит из одонтобластов, мембранобластов, суб- и супрарадулярного эпителиев. Одонтобласты представлены двумя типами: одонтобласты маргинальных зубов и одонтобласты латеральных и центрального зубов. Первая группа расположена в двух половинах, а вторая — в месте их слияния. Одонтобласты маргинальных зубов значительно отличаются по форме от одонтобластов второй группы. Одонтобласты, секретирующие каждый маргинальный зуб, располагаются рядами, расположенными вдоль него (Рисунок 3.3.5). Базальная пластинка между этими клетками отсутствует, поэтому одонтобласты маргинального зуба, вероятно, не контактируют с базальной пластинкой и образуют многорядный эпителий. Адгезивные контакты соединяют апикальные части клеток. В апикальной части располагаются базальные тельца. Здесь же можно видеть и большое количество микровиллей, проникающих в зуб, а также вакуоли разного диаметра (Рисунок 3.3.5 а, г). Одонтобласты центральных и латеральных зубов располагаются группами, соответствующими числу зубов, хотя границы между этими группами клеток чётко не определены (Рисунок 3.3.6 а). Одонтобласты удлинённые, с ядрами, расположенными на разных уровнях (Рисунок 3.3.7 а, б). Как и в одонтобластах маргинального зуба, клетки соединены адгезивными

контактами в апикальной части. Микровилли отходят от апикальной поверхности, базальные тельца располагаются под мембраной (Рисунок 3.3.6 б, г). Зубы центрального поля формируются благодаря микровиллярной (Рисунок 3.3.6 б, в) и мерокриновой секреции (Рисунок 3.3.6 б, г). Радулярная мембрана, подстилающая маргинальные зубы, синтезируется в половинах зоны формирования (Рисунок 3.3.2 е-г; 3.3.3 а, с) и сразу за одонтобластиками латеральных зубов (Рисунок 3.3.2 г, е, стрелки). Мембранобласты сходны с одонтобластиками центральных зубов. Это удлинённые клетки с ядрами, расположенными на разных уровнях, (Рисунок 3.3.7 а) и многочисленными митохондриями в базальной части (Рисунок 3.3.7 е). Радулярная мембрана, так же как и зубы, секретирется благодаря мерокриновой и микровиллярной секреции (Рисунок 3.3.6 в, д).

Обсуждение

Несмотря на то, что радула *N. litterata*, также как и у ветигастропод, считается рипидоглоссной, общая морфология этих радул отличается. Центральная зона радулы *N. litterata* относительно шире, чем у ветигастропод, в частности за счёт широкого первого латерального зуба. Крупный четвёртый латеральный зуб имеет ложкообразную форму и играет основную роль в пищедобывании (Nickman, 1981). Асимметрия поперечного радулярного ряда не выражена, как у Fissurellidae (Nickman, 1981, 1984) с крупным пятым латеральным зубом — вероятно потому, что первый латеральный зуб обеспечивает достаточно пространства для укладки крупного четвёртого зуба *N. litterata*, и не возникает необходимости в смещении правого ряда относительно левого для компактной укладки радулы в радулярном мешке.

В результате проведённых исследований были впервые получены данные по формированию рипидоглоссной радулы неритиморф. Общая морфология радулы *N. litterata* и радул, описанных для рода (Baker, 1923; Sasaki, 1998; Unabia, 1995), совпадает. Поскольку зона формирования радулы неритиморф внешне не разделена на две половины (Sasaki, 1998), как у ветигастропод, то ожидалось, что маргинальные длинные зубы неритиморф тоже формируются иначе чем радула ветигастропод. Гистологические исследования показали ряд морфологических особенностей в зоне формирования, которые обеспечивают увеличение площади секретируемой поверхности одонтобластов, что позволяет синтезировать множество удлинённых маргинальных зубов одновременно. Задача увеличения площади секретируемой поверхности для возможности синтезировать одновременно длинные многочисленные маргинальные зубы у неритиморф разрешилась так же, как и у ветигастропод — расщеплением зоны формирования на две половины, но у неритиморф, в отличие от ветигастропод, для этого служат дополнительные внутренние, а не внешние, структуры. Радулярный мешок *N. litterata* покрыт соединительнотканной оболочкой, которая разрастается внутри радулярного мешка, образуя уплощённую пластинку, разделяющую зону образования на две

половинки, заметную только на гистологических срезах. Разрастание соединительнотканной оболочки разной формы отмечено нами для всех радул, по всех вероятности она выполняет поддерживающие функции. Зона формирования радулы довольно крупная, в связи с чем у *N. litterata* появляются дополнительные опорные стержни, состоящие из сильно вакуолизированных клеток, располагающихся на внутренней поверхности зоны формирования маргинальных зубов. Это дополнительное усиление, вероятно, необходимо при увеличении размера радулы. Ещё одной интересной чертой, которая предположительно связана с увеличением размера радулы, является загиб формирующего её эпителия на вентральную сторону в зоне формирования. Подобный загиб не встречается ни у одного исследуемого вида.

Несмотря на эти различия, внутренняя организация зоны формирования радулы сходна у *N. litterata* и *Vetigastropoda*. Слепой конец радулярного мешка разделён на две части, где синтезируются маргинальные зубы, что определяет сильно дугообразную форму каждого поперечного ряда зубов. Одонтобласты маргинальных зубов многорядные и располагаются вдоль них. Одонтобласты центральных и латеральных зубов располагаются группами в зоне слияния между половинками («рогами»). Все эти особенности, вероятно, связаны с увеличением ширины радулы, что, в свою очередь, служит эффективным способом увеличить площадь секретирующей поверхности для образования многочисленных длинных зубов.

3.4 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА CAENOGASTROPODA

Caenogastropoda — самый многочисленный подкласс гастропод, отличающийся разнообразными типами пищедобывания — от соскрёбывания и детритофагии до высокоспециализированного хищничества. Ценогастропод условно можно разделить на три группы: Architaenioglossa, Littorinimorpha и Neogastropoda (Ponder et al., 2020). Плезиоморфные признаки глоточного вооружения — наличие парной челюсти и тениоглосной радулы, содержащей 7 зубов в каждом ряду. Челюсти расположены латерально в буккальной полости и обычно состоят из парных пластинок с родлетами (Strong, 2003). Особенно хорошо челюсти развиты у травоядных пресноводных архитениоглосс семейства Ampullariidae (Paoulayan, Remigio, 1992) и морских Campaniloidea, а также у некоторых, преимущественно плотоядных, литториниморф, таких как Tonnoidea и Cypraeoidea (Ponder et al., 2008). Челюсти были утрачены в нескольких линиях: Pomatiidae, почти все Littorinidae, некоторые Assimineidae и Neogastropoda. У аберрантных форм неогастропод присутствует необычная челюсть в виде трубочки или воронки, как у Volutomitridae (Kantor, Harasewich, 1992) и Cancellariidae (Harasewich, Petit, 1986).

Радулярный мешок у большинства ценогастропод довольно короткий. У пасущихся видов гастропод радула удлиняется, а радулярный мешок компактизуется, закручиваясь в спираль, например у видов Littorinidae, многие из которых питаются путем соскрёбывания обрастаний с разных поверхностей (Fretter, Graham, 1962). Как и в случае с другими подклассами брюхоногих моллюсков, радула оказалась важной для систематики и таксономии ценогастропод на всех уровнях и легла в основу таких названий, как Architaenioglossa, Taenioglossa, Stenoglossa, Rachiglossa и Ptenoglossa.

Тениоглосная радула очень консервативна и встречается у представителей всех Architaenioglossa и подавляющего большинства Littorinimorpha (Jørgensen, 2001). Основной морфологической особенностью Neogastropoda является хобот — удлинённый участок морды, который способен к сильному растяжению (Kantor, 1991). Хобот расположен в полости специального эпителиального кармана — ринхоцеля. Другая особенность пищеварительной системы неогастропод, связанная с появлением хобота, — это клапан Леблейна. Радула неогастропод отличается тем, что стебелька зуба, возвышающего верхушку над радулярной мембраной, почти нет. Для неогастропод характерны разные радулы, которые отличаются уменьшенным количеством зубов в ряду. Основные типы радул — рахиглосный (от одного до трёх зубов в ряду) и токсоглосный (только у Conoidea — от одного до пяти зубов). Крайней модификацией токсоглосной радулы является редукция радулярной мембраны и развитие полых

«гарпунных» зубов (Taylor et al., 1993; Kantor, Taylor, 1991, 2000; Castelin et al., 2012). Необычный, очень удлинённый тип зубов, связанный с переходом к гематофагии, обнаружен у представителей семейства Cancellarioidea (Harasewych, Petit, 1982; Taylor, Morris, 1988). Такой тип радулы называется нематоглоссным. Эти зубы служат для прокалывания кожи хозяина (например, скатов, двустворчатых моллюсков) с целью высасывания их крови. Челюсть, сформированная в длинном тонком хоботе, сливается в трубочку, которая направляет острый зуб. В радулах некоторых неогастропод, например у семейства Eritoniidae, может происходить редукция центрального зуба и формирование многочисленных однотипных зубов (птеноглоссная радула).

Несмотря на изобилие данных по общей морфологии радул ценогастропод, а также их функционированию и адаптивным трансформациям, данные по формированию радулы практически отсутствуют. Одна подробная работа, посвящённая изучению ультратонкого строения и формированию радулы архитениоглоссной ценогастроподы *Pomacea bridgesii*, была опубликована в 1984 году (Mischor, Märkel, 1984). Это одна из главных работ, которые легли в основу современных представлений о формировании радулы у всех гастропод, где описаны особенности ультратонкого строения радулы и сформулированы основные положения о её формировании и движении.

Развитие ценогастропод достаточно хорошо описано. Существует ряд работ Пейдж (Buckland–Nicks et al., 1973; Harms et al., 2019; Page, 2002; Page, 2009; Page, Ferguson, 2013; Page, 2000), посвящённых формированию переднего отдела пищеварительной системы в развитии ценогастропод. Начало постметаморфным структурам переднего отдела пищеварительной системы дают участки нересничных клеток, расположенных на вентральной стороне дистального отдела передней кишки личинок. Эти клетки занимают одинаковое положение, имеют схожую ультраструктуру на ранних стадиях развития и сходный паттерн раннего морфогенеза. Этот зачаток преобразуется во взрослые структуры, и его развитие задерживается по сравнению с клетками, функционирующими на начальных личиночных стадиях (Page, 2000). Описания развития передней кишки у других видов ценогастропод с планктотрофной личинкой (Werner, 1955; D'Asaro, 1965; Ball, 2002; Fretter, 1969) и у гетеробранхий с питающейся личинкой (Kriegstein, 1977; Bickell, Chia, 1979; Little et al., 1985) также показывают, что передний отдел пищеварительной системы взрослых особей развивается из вентральной стенки дистального отдела передней кишки личинки.

Для ценогастропод описано два сценария развития переднего отдела пищеварительной системы. У всех, кроме неогастропод, из вентральной инвагинации формируется радулярный аппарат, а рот и буккальная полость личинки преобразуются в аналогичные взрослые структуры. Для неогастропод с планктотрофным велигером из вентральной инвагинации формируется хобот. Он развивается задолго до того, как велигер оседает, при этом личинка активно питается. При

оседании сформированный хобот прорывается вентральнее личиночного рта, дистальный отдел передней кишки личинок полностью разрушается, а личиночный рот затягивается. Параллельная закладка хобота при функционирующей личиночной пищеварительной системе позволила сложно устроенной передней кишке хищных неогастропод возникнуть на личиночной стадии без ущерба для питания личинок.

В основу этой работы легли результаты исследований двух групп (Littorinimorpha и Neogastropoda), которые будут рассматриваться отдельно.

Глоточное вооружение LITTORINIMORPHA

Глоточное вооружение было исследовано у семи видов Littorinimorpha (Таблица 2, приложение к главе 2). Для изучения зоны формирования радулы был подробно исследован один вид *Lacuna pallidula* с типичной тениоглосной радулой. Всего был исследован 21 экземпляр *L. pallidula*. Для выявления корреляции размера зубов радулы и конфигурации и состава одонтобластов дополнительно, но менее подробно, были изучены зоны формирования ещё четырёх видов: *Skeneopsis planorbis* (12 экземпляров), *Lacuna vincta* (5 экземпляров), *Littorina obtusata* (7 экземпляров), *Peringia ulvae* (6 экземпляров). Формирование челюстей было изучено у одного вида (*Skeneopsis planorbis*). Формирование глоточного вооружения в раннем онтогенезе было подробно изучено у *Lacuna pallidula* с лецитотрофным развитием в кладке, для чего было исследовано развитие этого вида. Основой послужили личинки на разных стадиях (148 особей). Для сравнения закладки глоточного вооружения у видов с планктотрофным типом развития дополнительно были изучены взрослые особи и питающиеся велигеры двух видов: *Littorina littorea* (7 велигеров) и *Velutina velutina* (7 велигеров и 5 взрослых). Весь материал был собран в окрестностях ББС МГУ.

Результаты

Общее строение, формирование и онтогенез радулы были наиболее подробно изучены на примере одного вида — *Lacuna pallidula* (Littorinoidea: Littorinidae). Дополнительные исследования разных аспектов строения радулы были проведены ещё для трёх видов из того же семейства (*Lacuna vincta* Montagu, 1803, *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) и *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758)), одного вида того же надсемейства, но другого семейства (*Skeneopsis planorbis* (O. Fabricius, 1780) (Littorinoidea: Skeneopsidae)) и двух видов из других надсемейств (*Peringia ulvae* (Pennant, 1777) (Truncatelloidea: Hydrobiidae) и *Velutina velutina* (O. F. Müller, 1776) (Velutinoidea: Velutinidae)). Все изученные виды обладают тениоглосной радулой, отличающейся размером и морфологией зубов. *Skeneopsis planorbis*, *Peringia ulvae* и *Velutina velutina* несут челюстные пластинки.

Lacuna pallidula — это некрупный моллюск со слабо приподнятой верхушкой, раковины самок достигают 4 мм в высоту. *L. pallidula* обитает на границе литорали и сублиторали, ползает по

бурым водорослям (чаще всего ламинариям и фукусам). Голова несильно выступает за края раковины (Рисунок 3.4.1 а). Во время ползания передняя часть ноги часто выдаётся за передний край раковины (Рисунок 3.4.1 б). Ротовое отверстие располагается на вентральной стороне морды (Рисунок 3.4.1 в).

Lacuna vincta — близкий родственник *L. pallidula* — обладает башенковидной раковинкой с характерным полосатым окрасом; в окрестностях ББС высота раковины достигает 5-6 мм (Рисунок 3.4.1 г-д). *L. vincta* обитает в том же биотопе, что и *L. pallidula*. Голова несильно выступает за передний край раковины, ротовое отверстие располагается на вентральной стороне морды (Рисунок 3.4.1 г). Считается, что оба вида лакун питаются бурыми водорослями (Smith, 1973).

Littorina littorea — один из самых крупных среди всех изученных представителей Littorinimorpha. Овально-коническая раковина с приподнятым завитком (Рисунок 3.4.2 а) достигает 20 мм в высоту. *L. littorea* чаще всего ползает по камням и редко выходит за границу нижней литорали. Голова может довольно сильно выступать за край раковины (Рисунок 3.4.2 б). *L. littorea* питается мелкими обрастателями (путём соскрёбывания с твёрдых субстратов) и частичками детрита.

Littorina obtusata немного меньше *L. littorea*. Раковина овально-шаровидной формы (Рисунок 3.4.2 в) достигает 12 мм в высоту. *L. obtusata* обитает на средней литорали, как правило ползает по фукусам и камням. Ротовое отверстие, так же как и у других литториниморф, располагается на вентральной стороне морды (Рисунок 3.4.2 г). Питается *L. obtusata*, согласно литературным данным, бурыми водорослями и детритом.

Skeneopsis planorbis — самый мелкий представитель литториниморф с практически планоспиральной раковинкой (Рисунок 3.4.2 д). Диаметр самых крупных особей не достигает 2 мм. Обитает на литорали и верхней сублиторали на донных осадках среди ризоидов ламинарий и других водорослей. Также может быть найден в литоральных ваннах. Ротовое отверстие располагается вентрально. Питается *S. planorbis*, счищая диатомовые водоросли и клетки водорослей с твёрдых поверхностей (Fretter, 1948).

Peringia ulvae — также некрупный моллюск с башенковидной раковинкой (Рисунок 3.4.2 е), которая редко превышает 3 мм в высоту. — *P. ulvae* обитает в ближайших окрестностях ББС МГУ. Обитает в литоральных ваннах средней литорали. Питается водорослями и бактериальной плёнкой.

Velutina velutina — довольно крупный моллюск с уховидной раковинкой, которая может достигать 13-14 мм. Представители этого вида обитают на смешанных каменисто-илистых грунтах. Специализируются на асцидиях или питаются гидроидными полипами и мшанками.

Закономерности закладки радулы в онтогенезе были подробно описаны на примере одного вида с лецитотрофным развитием в кладке (*L. pallidula*) и двух видов с планктотрофным велигером (*L. littorea* и *V. velutina*). Выбор видов с планктотрофным развитием обусловлен простотой лова велигеров этих видов в планктоне.

Строение буккального комплекса

Ротовое отверстие *Lacuna pallidula* открывается с вентральной стороны морды (Рисунок 3.4.3 а, б). Рот окружён губами и ведёт в небольшую буккальную полость. Пищевод отходит от дорсальной стороны буккальной полости и расширяется с латеральных сторон (Рисунок 3.4.3 а, б). Глоточное вооружение представлено радулой, челюстей у *L. pallidula* нет. С вентральной стороны в буккальную полость вдаётся рабочий край радулы, расположенный на одонтофоре (Рисунок 3.4.3 в, г). Одонтофор состоит из пары крупных хрящей (Рисунок 3.4.3 в), налегающих друг на друга (Рисунок 3.4.3 д), и радулярной мускулатуры.

Радула половозрелых особей *L. pallidula* состоит из 78-80 поперечных рядов по 7 зубов в каждом (Рисунок 3.4.4). Центральный зуб с пятью одинаковыми зубчиками расширен в апикальной части. Пара латеральных и две пары маргинальных зубов располагаются друг за другом. Латеральные зубы также с четырьмя-пятью зубчиками по апикальному краю (Рисунок 3.4.4 б, в). Внутренние маргинальные зубы соизмеримы с латеральными и также несут 4-5 зубчиков. Внешние маргинальные зубы уже внутренних и всего с тремя зубцами (Рисунок 3.4.4 б, в). Ближе к зоне формирования зубы радулы дальше отстоят друг от друга и имеют немного другую форму, чем на рабочем крае (Рисунок 3.4.4 в). По мере продвижения от зоны формирования к рабочему краю конфигурация поперечного ряда меняется.

Большая часть радулы располагается в радулярном мешке, который отходит от вентральной стенки буккальной полости, проходит под пищеводом и окологлоточным коннективом и делает двойную петлю в висцеральном мешке (Рисунок 3.4.3 б). В зависимости от состояния зубов в радуле можно выделить несколько зон: зону формирования радулы, расположенную в слепом конце радулярного мешка, зону созревания, зону зрелых зубов и рабочий край (рабочую зону), вдающийся в буккальную полость. Крыловидные придатки мембраны на рабочем крае хорошо развиты, они огибают одонтофор для лучшего сцепления (Рисунок 3.4.4 а). Зона формирования радулы располагается в расширенном слепом конце радулярного мешка, между двумя петлями радулы (Рисунок 3.4.5 а, б, г). Дополнительная опорная структура (Рисунок 3.4.5 а, б), по гистологическому строению очень похожая на хрящи одонтофора, укрепляет петли радулярного мешка (Рисунок 3.4.5 в).

Зона формирования загибается таким образом, что радулярная мембрана проходит по внешнему краю изгиба (Рисунок 3.4.5 г; 3.4.6 а). Прочность загиба обеспечивается соединительнотканной опорной структурой (Рисунок 3.4.5 г; 3.4.6 а). Одонтобласты локализованы в терминальной части слепого конца, мембранобласты — сразу за одонтобластами. Одонтобласты по гистологическому строению отличаются от мембранобластов (Рисунок 3.4.6 г, д) и представляют собой вытянутые клетки с некрупным ядром, собранные в группы. Ядра располагаются на разных уровнях. Мембранобласты — более крупные клетки с ядром в основании и неокрашенной цитоплазмой (Рисунок 3.4.6). Зона митотически делящихся клеток была исследована путём окраски иммуноцитохимическим методом с последующим изучением на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе. Исследования показали, что пролиферирующие ядра располагаются в дорсо-латеральных частях зоны формирования (Рисунок 3.4.7). То есть основной пул делящихся клеток находится в супрарадулярном эпителии. Такое расположение митотически делящихся клеток подтверждается и при изучении гистологических и ультратонких срезов.

Округлое ротовое отверстие *Skeneopsis planorbis* располагается на вентральной стороне морды и окружено губами. Буккальная полость *S. planorbis* небольшая. Глоточное вооружение представлено радулой и парными челюстями (Рисунок 3.4.9). Челюсти располагаются в буккальной полости латерально напротив рабочего края радулы (Рисунок 3.4.8 б-в; 3.4.9 а, в) и соединяются на вентральной стороне толстой кутикулой (Рисунок 3.4.9 б). Челюсть двухслойная, нижний слой сформирован родлетами, верхний — гомогенный (Рисунок 3.4.9 б). Рабочий край радулы лежит на паре хрящей одонтофора, которые заходят друг на друга (Рисунок 3.4.8 б; 3.4.9 в). Радулярный мешок проходит под пищеводом и немного загибается на спинную сторону. Зона формирования располагается в расширенном слепом конце радулярного мешка (Рисунок 3.4.8 б-в). Радула мелкая, около 60 рядов, 80 мкм в ширину на рабочем крае (Рисунок 3.4.10). Крыловидные придатки мембраны хорошо развиты (Рисунок 3.4.10 а-б). Поперечный ряд состоит из семи зубов. У центрального зуба широкое основание, три зубчика на верхушке и дополнительный зубец в основании с каждой стороны (Рисунок 3.4.10 в-г). Латеральные зубы вытянутые, с центральным зубцом и двумя-тремя зубцами с каждой стороны. Внутренний маргинальный зуб также с зубчиками, а внешний вытянутый и без зубцов (Рисунок 3.4.10 г).

Зона формирования радулы у *S. planorbis* расширенная (до 210 мкм), одонтобласты, видимо, не разделены на группы, а если и есть разделение, то очень нечёткое (Рисунок 3.4.11 б). Зона формирования не такая многоклеточная, как у *L. pallidula* (Рисунок 3.4.11 г, д). Несколько пролиферирующих ядер было обнаружено над самыми новыми зубами.

Глоточное вооружение *Lacuna vincta*, так же как и других представителей семейства Littorinidae, представлено только радулой. Челюсти отсутствуют. Радула соизмерима с высотой раковины, может достигать 3.5 мм в длину (Рисунок 3.4.12 а). Радулярный мешок заканчивается расширяющейся зоной формирования в слепом конце (Рисунок 3.4.12 б), которая загибается таким образом, что зубы радулы смотрят наружу (Рисунок 3.4.12 в), в отличие от *L. pallidula*, у которых радулярная мембрана идёт по внешнему краю загиба (Рисунок 3.4.7 а). Центральный зуб характеризуется расширенной апикальной частью с тремя зубчиками, латеральные и внутренние маргинальные соизмеримы с центральным и также несут зубцы, у внешних маргинальных зубчики уже менее выражены (Рисунок 3.4.12 г). Данные, полученные с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа, показали, что в зоне формирования терминально располагаются одонтобласты, собранные в 7 групп (рисунок 3.4.13 а). Митотические ядра, окрашенные иммуноцитохимическим методом, располагаются в супрарадулярном эпителии в латеральных частях радулярного мешка (Рисунок 3.4.13 в-е).

Глоточное вооружение *Littorina obtusata*, как и других Littorinidae, представлено радулой. Челюсти отсутствуют. Радула длинная, может достигать 7 мм в длину, превышая длину раковины. Упаковывается она, закручиваясь в плоский диск (Рисунок 3.4.14 а, б). На последнем обороте соединительнотканная оболочка радулярного мешка разрастается в дополнительную опорную структуру, которая и держит последний оборот (Рисунок 3.4.14 б). Центральный зуб отличается широким основанием и тремя зубцами на апикальном крае, латеральные — широким апикальным краем и дополнительными широкими зубцами по внешнему краю. Внутренний маргинальный повторяет по форме латеральный. Внешний — без видимых зубцов (Рисунок 3.4.14 в). Зона формирования расширена. Ширина ряда в районе одонтофора 200 мкм. Радулярный мешок *L. obtusata* был изучен с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа, который показал, что в зоне формирования присутствуют одонтобласты в количестве, исчисляемом сотнями. Зона пролиферации располагается выше самых новых зубов (Рисунок 3.4.14 г, д).

Глоточное вооружение *Peringia ulvae* состоит из радулы и челюстей. Челюсти мелкие с родлетами по внешнему краю, которые хорошо детектируются красителем, маркирующим неполимеризованный хитин (Рисунок 3.4.15 а-в). Радула недлинная (0.5 мм) и заканчивается расширяющейся зоной формирования (Рисунок 3.4.15 а, г). Ширина радулы до 80 мкм, количество рядов 60-62. Центральный зуб — с широким основанием (Рисунок 3.4.15 в). Челюсти парные, каждая прямоугольной формы (150x200 мкм) с родлетами, расположенными в три ряда (Рисунок 3.4.15 б, г, д). Зона формирования немного утолщена, её ширина около 160 мкм, толщина — 80 мкм (Рисунок 3.4.15 е). Разделение одонтобластов на группы если и есть, то нечёткое. На одном оптическом срезе

через одонтобласты, полученном с помощью конфокального микроскопа, было насчитано около 40-50 ядер одонтобластов. Зона пролиферации отмечена в латеральных частях радулярного мешка в супрадулярном эпителии (Рисунок 3.4.15 ж-к).

Вооружение *Velutina velutina* представлено парными мощными челюстями (Рисунок 3.4.16 а, б), достигающими в длину 800 мкм, в ширину 450 мкм и покрытыми родлетами или, скорее, зубчиками (Рисунок 3.4.16 б, в), которые формируют правильные продольные ряды. Челюсти располагаются латерально, вентрально соединены тонкой кутикулой (Рисунок 3.4.16 б). Общей покрывающей пластинки, как у *S. planorbis*, обнаружено не было (Рисунок 3.4.16). Радула до 1.2 мм в длину, в ширину около 90 мкм. Крыловидные придатки мембраны на рабочем крае хорошо развиты (Рисунок 3.4.16 д). Центральный зуб широкий с мощным центральным зубцом и четырьмя-пятью латеральными зубчиками с каждой стороны. Латеральные зубы также с терминальным зубцом и более мелкими зубчиками по краю. Маргинальные одинаковые: серповидные, без зубцов (Рисунок 3.4.16 е).

Ультратонкое строение буккального комплекса

В слепом конце радулярного мешка *Lacuna pallidula* располагаются одонтобласты и мембранобласты, которые незначительно различаются по ультратонкому строению. Одонтобласты — высокие клетки (до 90 мкм в высоту и 5–6 мкм в ширину) с крупными ядрами, расположенными на разных уровнях (Рисунок 3.4.17 а, г). Одонтобласты соединены адгезивными контактами в апикальной части, под ними располагаются септированные контакты (Рисунок 3.4.17 б, в). Длинные микровиллы, отходящие от одонтобластов, проникают в зуб на 3-4 мкм (Рисунок 3.4.17 б, в). Цитоплазма электронно-прозрачная, с многочисленными митохондриями, микротрубочками и везикулами. В апикальной части клеток встречаются базальные тельца (Рисунок 3.4.17 б). Мембранобласты ниже одонтобластов (высотой до 50 мкм), цитоплазма различной электронной плотности (Рисунок 3.4.18 а). Их ядра того же размера, что и ядра одонтобластов, располагаются в базальной части клеток на одном уровне (Рисунок 3.4.18 а). Адгезивные контакты соединяют апикальные части клеток, а микровиллы длиной до 2 мкм проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.4.18 б, в). Цитоплазма мембранобластов электронно-прозрачная, содержит множество микротрубочек (Рисунок 3.4.18 в) и хорошо развитый синтетический аппарат (эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи) (Рисунок 3.4.18 г).

Делящиеся клетки располагаются между клетками супрадулярного эпителия. Это недифференцированные клетки округлой формы, потерявшие связь с базальной пластинкой (Рисунок 3.4.19). Цитоплазма делящихся клеток зернистая, средней электронной плотности (Рисунок 3.4.19 а, б). Ядерных оболочек нет, хромосомы крупные, занимают разное положение в

зависимости от стадии деления. В одном месте были обнаружены клетки на разных стадиях деления (Рисунок 3.4.19).

Клетки субрадулярного эпителия имеют разную форму в зависимости от расположения. Сразу после зоны формирования клетки вытянуты. Чем дальше от зоны деления, тем сильнее они уплощены (8 мкм в высоту и 16 мкм в ширину) (Рисунок 3.4.20 а). Адгезивные контакты расположены в апикальной части клеток и ярко не выражены. Короткие микровилли не проникают в электронно-плотную гомогенную радулярную мембрану (Рисунок 3.4.20 а). Цитоплазма электронно-прозрачная, содержит горизонтально расположенное овальное ядро и хорошо развитый синтетический аппарат (Рисунок 3.4.20 а). Базальная пластинка развита слабо. Субрадулярный эпителий заходит также на латеральные части радулярного мешка (Рисунок 3.4.20 б). В этом месте отмечена зона синтеза радулярной мембраны. Форма клеток субрадулярного эпителия не меняется, но микровилли глубоко входят в радулярную мембрану, которая в этих местах содержит большое количество крупных электронно-плотных гранул (Рисунок 3.4.20 б, в). Многочисленные хитосомы (вакуоли с хитином) присутствуют в апикальной цитоплазме и сливаются в более плотные гранулы (Рисунок 3.4.20 в). Такая синтетическая активность субрадулярного эпителия не характерна для исследованных ранее радул.

В латеральных частях радулярного мешка субрадулярный эпителий переходит в верхний (супрарадулярный), который окружает зубы радулы (Рисунок 3.4.20 б). В зоне формирования его клетки имеют удлинённую форму и занимают всё пространство между зубцами, а их ядра располагаются в несколько рядов (Рисунок 3.4.21 а). Цитоплазма варьирует по плотности и, как правило, содержит хорошо развитый синтетический аппарат (Рисунок 3.4.21 в). Вокруг электронно-плотных зубов формируется внеклеточная зона меньшей плотности, пронизанная микровиллиями супрарадулярного эпителия разной толщины (Рисунок 3.4.21 б, г). Соединительнотканый слой окружает весь радулярный мешок (Рисунок 3.4.21 а), утолщаясь на изгибе зоны формирования, где образует опорную структуру. Она состоит из рыхлых коллагеновых волокон с отдельными клеточными элементами — амебоидными клетками с высокой синтетической активностью, судя по количеству шероховатого ЭПР (Рисунок 3.4.21 а), и мышечными клетками (Рисунок 3.4.21 б, в).

Формирование радулы в раннем онтогенезе

Развитие *L. pallidula* начинается в конце осени и продолжается до конца февраля. Прозрачные линзовидные кладки диаметром 4-5 мм с 20-75 яйцами обычно прикреплены к ламинариям. Период развития от кладки до выхода молоди составляет около 120 дней при температуре не выше +3 °С. Дробление спиральное гомоквадрантное. Гастрюляция — плотное вращение и эпиболия. Всё развитие проходит в кладке через стадии превелигера и велигера. Трохофорная личинка как таковая

отсутствует. Ранний велигер развивается на 68-й день после оплодотворения. Имеет слаборазвитый велум с редкими ресничками, поле теменного султанчика. Поздний постторсионный велигер с хорошо развитым протоконхом, оперкулумом и парой головных щупалец развивается к 98-у дню после оплодотворения. Раковина позднего велигера прозрачная с желтоватым оттенком, сквозь неё просвечивает пищеварительная железа белого цвета (Рисунок 3.4.23 а). Ещё около 20 дней развитие проходит в кладке. Раковина уплотняется, становится менее прозрачной, хорошо выделяются глаза в основании головных щупалец (Рисунок 3.4.23 е).

Для определения стадии, на которой закладывается радула, были тотально исследованы велигеры на разных стадиях развития. Поскольку желтка очень много, а радула мелкая и плохо различимая, то увидеть её на тотальных препаратах можно только на поздних стадиях. Для определения наличия радулы на более ранних стадиях личинки фиксировали и окрашивали CalcofluorWhite, маркирующим неполимеризованный хитин. Окрашенные личинки были исследованы с помощью КЛСМ. Эти предварительные исследования показали, что радула формируется на стадии постторсионного велигера с хорошо развитой, но ещё прозрачной раковиной. Для исследования деталей закладки радулы были изготовлены серии полутонких срезов велигеров на этой стадии и созданы их модели.

Мантийная полость располагается над головой (Рисунок 3.4.23 в-г). Хорошо развита передняя кишка, которая открывается широким ротовым отверстием. Радулярный мешок располагается с вентральной стороны передней кишки. Передняя кишка переходит в среднюю, задняя кишка не развита (Рисунок 3.4.23 г). Радула на срезах выглядит как тонкая пластинка (Рисунок 3.4.23 д). Общая морфология ларвальной радулы была исследована на стадии велигера, не вышедшего из кладки. В первичной радуле закладывается пять зубов в поперечном ряду: по одному латеральному и одному маргинальному с каждой стороны от центрального (Рисунок 3.4.23 ж), в течение нескольких рядов (трёх-пяти) добавляется ещё по одному маргинальному зубу с каждой стороны (Рисунок 3.4.24), и радула приобретает взрослую формулу (2.1.1.1.2).

Это изменение количества зубов в ряду хорошо прослеживается при изучении радулы только что вышедших из кладки ювенильных особей (Рисунок 3.4.24). Поскольку развитие прямое, личинка не питается, а значит, и радула не слущивается, поэтому в радуле ювенильных особей, только что вышедших из кладки, сохраняются все ряды зубов, начиная с тех, которые закладываются самыми первыми в эмбриогенезе.

Личиночный радулярный мешок выстлан однослойным эпителием, высота клеток достигает 35-40 мкм, ширина — 4-5 мкм (Рисунок 3.4.25 а). Клетки имеют электронно-прозрачную цитоплазму и большое количество везикул с электронно-прозрачным содержимым (Рисунок 3.4.25 б, в). Ядра

крупные, могут располагаться на разных уровнях (Рисунок 3.4.25 а). Адгезивные контакты соединяют клетки в апикальной части, микровилли довольно глубоко проходят в матрике зуба (Рисунок 3.4.25 в, ж). Базальная пластинка электронно-плотная, рыхлая (Рисунок 3.4.25 д). В цитоплазме хорошо развит аппарат Гольджи над ядрами (Рисунок 3.4.25 г). В апикальной части клеток отмечены базальные тельца (Рисунок 3.4.25 б, в, е). Радулярный матрикс электронно-плотный, зернистый (Рисунок 3.4.25 б, ж).

*Формирование радулы планктотрофного велигера *Littorina littorea**

Велигер *L. littorea* встречается в планктоне Белого моря в течение всего лета. Велигер, плавающий в толще воды, имеет хорошо развитый ресничный велум, протоконх и оперкулум. Выловленные из планктона велигеры были зафиксированы и подготовлены к изготовлению полутонких срезов, на основании которых была создана трёхмерная модель (Рисунок 3.4.26). Мантийная полость постторсионного велигера располагается над головой (Рисунок 3.4.26 а, б). В мантийную полость открывается анальное отверстие (Рисунок 3.4.26 б). Нервная система хорошо развита, пара глаз располагается в основании головных щупалец, парастатоцитов — над педальными ганглиями (Рисунок 3.4.26 в; 3.4.27 а). Пищеварительная система состоит из передней, дифференцированной средней (с желудком) и задней кишок (Рисунок 3.4.26 в-д). Правая доля печени соединена протоком с желудком (Рисунок 3.4.26 г). Передняя кишка начинается широким ресничным ротовым отверстием (Рисунок 3.4.27 в). Вентральная инвагинация передней кишки формирует радулярный мешок (Рисунок 3.4.26 г, д), который состоит из однородных вытянутых клеток (Рисунок 3.4.27 а). Ядра овальные, располагаются, как правило, в базальной части, но могут уже занимать положение на разных уровнях. Радула представлена более интенсивно окрашенной по сравнению с окружающими клетками пластинкой (Рисунок 3.4.27 а). Радула короткая, поскольку зубы не выходят на рабочий край. Желудок с латеральной стороны выстлан кутикулярной пластинкой с зубчиками по внешнему краю (Рисунок 3.4.26 г, д; 3.4.27 б).

*Формирование радулы *Velutina velutina**

Велигеры *V. velutina* плавают в планктоне с середины июня и встречаются в течение всего лета. Их легко отличить по слизевому чехлику, окружающему личинку (Рисунок 3.4.28 а, б). Было изготовлено две серии срезов, по которым сделаны реконструкции. У личинки хорошо развитый пищеварительный тракт с широким ресничным ртом (Рисунок 3.4.28 в, д), который переходит в переднюю кишку и желудок (Рисунок 3.4.28 в, г). Средняя кишка состоит из желудка с толстой кутикулой (Рисунок 3.4.28 е). В желудке есть содержимое, что говорит об активном питании велигера. Пищеварительная железа состоит из двух долей, более крупной правой и более мелкой левой, которые впадают в желудок (Рисунок 3.4.28 е). Задняя кишка открывается в мантийную

полость (Рисунок 3.4.28 г). У обеих исследованных особей велигера велютины не обнаружено радулярного мешка (Рисунок 3.4.28 в, е, место радулярного мешка обозначено стрелками). Вероятно, он закладывается позже.

Обсуждение

В результате исследований были впервые получены данные по гистологии и ультратонкому строению глоточного вооружения разных видов Littorinimorpha. Также впервые были получены данные по закладке радулы на ранних стадиях онтогенеза при разном развитии.

Особенности строения челюстей

Литературных данных по строению челюстей Littorinimorpha не так много. Парные челюстные пластинки с родлетами по внешнему краю располагаются латерально в буккальной полости. В группе Littorinae наблюдается тенденция к редукции челюстей. Из исследованных видов челюсти есть у *Skeneopsis planorbis*, *Peringia ulvae* и *Velutina velutina*. У всех это парные хитиновые пластинки, которые располагаются латерально в буккальной полости напротив рабочего края радулы. Челюсти мелких видов (*S. planorbis* и *P. ulvae*) не крупные, рабочий край челюстной пластинки соизмерим с шириной радулы, а родлеты мелкие и скорее напоминают чешуйки. Для *V. velutina* характерна крупная челюсть: ширина рабочего края одной пластинки в 4 раза превышает ширину радулы. Практически вся челюстная пластинка покрыта острыми зубцами, соизмеримыми по размерам с высотой радулярных зубов, из чего можно сделать вывод, что челюсть принимает активное участие в пищедобывании. Представители *V. velutina* специализируются на асцидиях (Sargent et al., 2019), жёсткие покровы которых они, вероятно, истирают мощными челюстями.

Пластинка формируется гнатоэпителием, подстилающим челюсть. На полутонких срезах через челюстную пластинку *S. planorbis* видно, что челюсть состоит из двух слоёв: внешнего гомогенного и внутреннего, состоящего из родлетов. Один родлет формируется одной клеткой, как это было описано для челюстей архитениоглосного вида *Marisa cornuarietis* (Lufty, Demian, 1967), так же как и у описанных в главе 3.2. челюстей ветигастропод. Таким образом, челюсти ветигастропод и ценогастропод имеют схожую морфологию и механизм возобновления.

Особенности строения и формирования взрослой радулы

Зона формирования радулы всех Littorinimorpha представляет собой расширение слепого конца радулярного мешка овальной формы. Радулярный мешок у разных видов разной длины, что, согласно литературным данным, соответствует типу питания. Для пастбищного вида *Littorina obtusata*, представители которого постоянно соскрёбывают с твёрдого субстрата налёт, характерна длинная радула, завёрнутая в спираль. Для особей *L. pallidula*, вида-эпифита, соскрёбывающих

поверхностную плёнку с мягких талломов водорослей, на которых этот вид обитает, характерна не такая длинная радула — она делает две петли в висцеральной массе. Радула *Lacuna vincta* ещё короче: радулярный мешок делает один загиб в зоне формирования. Радула *Velutina velutina*, вида, специализирующегося на твёрдой пище, не длинная, вопреки тому, что у других видов, питающихся на твёрдых субстратах, происходит удлинение радулы. Дело в том, что челюсти *Velutina velutina* крупные, армированы мощными зубцами, и, по всей вероятности, берут на себя функцию радулы. А вот для мелких видов (*Skeneopsis planorbis*, *Peringia ulvae*), раковина которых не превышает 2 мм, характерна короткая радула: радулярный мешок едва заходит за границы буккального комплекса. Таким образом, можно говорить о тенденции к увеличению длины радулы (а значит, и количества поперечных зубов) у видов, соскребающих биоплёнку с твёрдых субстратов, и уменьшение длины радулы с переходом к хищничеству. С другой стороны, укорочение радулы может быть также связано и с уменьшением размеров самого моллюска, а значит, и линейных размеров зубов, как это можно наблюдать для мелких видов *Skeneopsis planorbis* и *Peringia ulvae*.

Зона формирования радулы изученных видов укреплена разрастанием соединительнотканной оболочки радулярного мешка, которое было подробно описано для *L. pallidula*. Изгибы радулярного мешка других видов укрепляются такими же соединительнотканными разрастаниями и, вероятно, служат универсальным механизмом для организации и поддержания необходимой формы зоны формирования радулы.

Ультратонкое строение зоны формирования

Формирование тениоглосной радулы в литературе было подробно описано для одного вида *Architaenioglossa Pomacea bridgesi*. Несмотря на то, что общая зональность радулы *L. pallidula*, изученная в этой работе, сходна с таковой *P. bridgesi*, у *L. pallidula* можно отметить несколько отличительных особенностей: у *L. pallidula* отсутствует коллостиль — разрастание соединительнотканной оболочки, которое располагается вдоль U-образно изогнутого в поперечном сечении радулярного мешка (Carriker, Bilstad, 1946; Curtis, Cowden, 1977; Mackenstedt, Märkel, 1987). Отсутствие коллостыля связано, вероятно, с более длинной радулой. Радула *Pomacea bridgesi* состоит всего из 35-38 поперечных рядов (Mischor, Märkel 1984), в то время как радула лакуны в два раза длиннее и располагается между внутренними органами в висцеральной массе. При расположении длинного радулярного мешка в висцеральной массе окружающие ткани могут отчасти брать на себя поддерживающую функцию коллостыля. В качестве дополнительных поддерживающих образований у *L. pallidula* развивается соединительнотканная структура в районе зоны формирования радулы. Вторая хрящевидная структура, состоящая из вакуолизированных клеток, впервые описана для радулы гастропод. По своему гистологическому строению она напоминает,

скорее, хрящ одонтофора (Katsuno, Sasaki 2008). Подобные дополнительные армирующие стержни развиваются в зоне формирования крупной радулы *Nerita litterata*, описанной в предыдущей главе. Надо сказать, что появление вакуолизированных соединительнотканых поддерживающих структур — не редкость: например, хрящи в лучах венчика седентарных аннелид или у головоногих моллюсков (Person, Philpott, 1969; Cole, Hall, 2004).

Одонтобласты *L. pallidula* располагаются в терминальной зоне слепого конца радулярного мешка. Группы одонтобластов соответствуют количеству зубов в поперечном ряду (7 групп одонтобластов), что характерно для всех гастропод, так же как и расположение мембранобластов сразу за одонтобластами. Мембранобласты лакуны отличаются по форме от одонтобластов, это менее вытянутые клетки с более прозрачной цитоплазмой, ядра которых располагаются в один ряд. Зуб и мембрана формируются микровиллярной секрецией. Для лакуны отмечена также дополнительная синтетическая активность субрадулярного эпителия, который располагается вдоль латеральных краёв радулы. Этот эпителий активно выделяет хитин и надстраивает латеральные части радулярной мембраны. Субрадулярный эпителий *L. pallidula* в зоне зрелых зубов уплощённый, небольшие микровилли не проникают в мембрану. Супрарадулярный эпителий в зоне созревания имеет неправильную форму и сохраняет синтетическую активность, формируя вокруг зуба гомогенный внеклеточный матрикс, который, вероятно, участвует в созревании зуба. На ультратонком уровне экстраклеточный матрикс описан впервые. Для *Pomacea bridgesi* описана периферическая серая зона зубов (Mischor, Märkel, 1984), но провести аналогию невозможно из-за разных методов исследования. Митотическая зона хорошо идентифицируется с помощью ядерных красителей. У всех изученных литториниморф отмечена пролиферативная активность в латеральных частях супрарадулярного эпителия в зоне формирования.

Полученные данные по разным группам гастропод показали, что количество и форма одонтобластов — филогенетически значимый признак, который коррелирует с типом радулы. Тем не менее, зубы разного размера, вероятно, могут синтезироваться разным количеством одонтобластов. Для проверки этой гипотезы очень хорошо подходят литториниморфы, которые имеют, с одной стороны, большой разброс в размерах радулы и в пищевых стратегиях, а с другой — обладают на удивление однотипной радулой. В результате исследований зоны формирования радулы мелких видов с мелкими зубами и более крупных видов было показано, что количество и размер одонтобластов, соответствующих одному зубу, растут при увеличении размера зуба. Так, одонтобласт *S. planorbis* достигает 20 мкм, и на одном оптическом срезе наблюдается не больше 40 ядер, в то время как для *Littorina obtusata* с более крупными зубами характерны одонтобласты в 4

раза выше (до 80 мкм), а на один зуб приходится несколько сотен одонтобластов. Вероятно, при более тщательных исследованиях эта корреляция может быть отмечена и для других подклассов.

Размножение и развитие *Lacuna pallidula*

Самые разные аспекты развития представителей литториниморф довольно хорошо описаны, включая раннее развитие (Conklin, 1897; Buckland-Nicks et al., 1973), питание планктотрофных и лецитотрофных видов (Moran, 1999), описание планктотрофных личинок с упором на диагностику (D'Asaro 1965; Struhsaker, Costlow, 1968; Ockelmann, Nielsen, 1981; Thorson, 1950).

Дробление *Lacuna pallidula* классическое спиральное гомоквадрантное, характерное для литториниморф (Conklin, 1897; Fretter, Graham, 1962). Постэмбриональное развитие характеризуется прохождением через стадии превелигера и велигера без настоящей трохофорной личинки. Вытянутый эмбрион лишён ресничных полей, характерных для трохофорной личинки. Выпадение трохофорной стадии характерно для лецитотрофного развития в кладке для представителей Caenogastropoda, Heterobranchia и Neritimorpha (Ponder et al., 2019).

Особенности формирования личиночной радулы

В результате работы были получены данные по закладке радулы у *Lacuna pallidula* (Рисунок 3.4.29) с практически прямым развитием в кладке и *Littorina littorea* и *Velutina velutina*, видов с планктотрофными велигерами. Развитие передней кишки *L. pallidula* совпадает с описанными ранее для литториниморф (Page, 2000). Радула *L. pallidula* закладывается на стадии постторсионного велигера с прозрачной раковиной, белой печенью и без задней кишки. В эмбриогенезе *L. pallidula* наблюдается модификация радулы от пятизубой к семизубой за короткий промежуток времени, в течение всего нескольких рядов, то есть взрослая тениоглоссная конфигурация радулы достигается очень быстро. Радула формируется однотипными клетками как электронно-плотная пластинка, что схоже с описанными в главах 3.1. и 3.2. радулами *T. testudinalis* и *M. helycinus*.

Плавающие велигеры *L. littorea* и *V. velutina* имеют полностью развитую пищеварительную систему с хорошо развитым желудком и задней кишкой, в которой находится содержимое, что говорит об активном питании. При этом на вентральной стороне передней кишки *L. littorea* развит небольшой радулярный мешок, который синтезирует личиночную радулу в виде тонкой пластинки без чётко оформленных зубов, а в передней кишке велигеров *V. velutina* никакого чётко сформированного радулярного мешка не обнаружено. На вентральной стороне ротовой полости намечается очень незначительная инвагинация эпителия. Вероятно, при лецитотрофном развитии радула закладывается на фиксированной стадии (раннего постторсионного велигера), а при планктотрофном закладка радулы смещается на более поздние стадии, причём чем больше период пребывания в воде, тем позднее закладывается радула.

Глоточное вооружение NEOGASTROPODA

Чтобы определить степень изменчивости зоны формирования при разных конфигурациях радулы, впервые было изучено на ультраструктурном уровне глоточное вооружение трёх тропических видов Conoidea с разным набором зубов. В основу работы легли данные по цитологической организации зоны формирования *Clavus maestratii* (Kilburn, Fedosov & Kantor, 2014) (Drilliidae, 6 экземпляров), *Lophiotoma acuta* (Perry, 1811) (Turridae, 10 экземпляров) и *Conus pulicarius* (Hwass in Bruguière, 1792) (Conidae, 6 экземпляров). Закладка радулы в раннем онтогенезе была изучена для *Vuccinum undatum* (Linnaeus, 1758) (Buccinidae, 9 личинок и 9 половозрелых особей). Для того чтобы проверить, закладывается ли радула в эмбриогенезе тех гастропод, у которых во взрослом состоянии она отсутствует, было изучено развитие *Admete viridula* (Fabricius, 1780) (Cancellariidae, 28 личинок и 5 взрослых).

Впервые для неогастропод были получены данные по ультратонкому строению токсоглосной радулы, которые показали общие паттерны для всех коноидей вне зависимости от типа радулы. Также была прослежена закладка хобота у видов с лецитотрофным развитием в кладке, которая подтверждает описанные ранее варианты развития хобота неогастропод с планктотрофным развитием — из инвагинации вентральной стенки передней кишки личинки.

Результаты

Строение и формирование радулы Clavus maestratii

Морфология передней кишки *Clavus maestratii* типична для семейства Drilliidae (например, Мединская, 2002; Taylor et al., 1993) и характеризуется хоботом средней длины в сокращённом состоянии, парными слюнными железами, длинной извитой ядовитой железой, проходящей через окологлоточное нервное кольцо с мышечным бульбусом среднего или крупного размера на дистальном конце и буккальной массой, расположенной позади основания сокращённого хобота. Добавочные слюнные железы при вскрытии не обнаружены. Для исследования морфологии буккального комплекса были изготовлены серии полутонких срезов, по которым была построена трёхмерная модель (Рисунок 3.4.30). Радулярный мешок лежит справа от буккальной массы, почти параллельно основной оси хобота, и такой же длины, как и сокращённый хобот. Две маленькие слюнные железы прилегают к радулярному мешку и частично покрывают его, открываясь короткими протоками в буккальную полость справа и слева соответственно, куда также вдаётся рабочий край радулы (Рисунок 3.4.30 а-в). Извитая ядовитая железа открывается в пищевод выше отверстий слюнных желёз (Рисунок 3.4.30 в). Радулярный аппарат состоит из овального в поперечном сечении радулярного мешка и одонтофора. Парные хрящи одонтофора составляют чуть менее половины длины радулярного мешка (Рисунок 3.4.30 в, г), радулярная мембрана огибает хрящ

одонтофора и подгибается под него, образуя рабочий край (Рисунок 3.4.30 д -е). Ни субрадулярной мембраны, ни крыловидных придатков ни у одного изученного вида неогастропод обнаружено не было. Хрящ представлен клетками с крупными вакуолями, расположенными в один ряд (Рисунок 3.4.30 е). Мышцы развиты слабо и представлены парными радулярными ретракторами и непарным ретрактором одонтофора (Рисунок 3.4.30 г, д).

Радулу можно разделить на следующие зоны: зона формирования в слепом конце радулярного мешка; зона зрелых зубов, которая занимает большую часть радулярного мешка; рабочая зона, вдающаяся в буккальную полость; и зона деградации, расположенная под одонтофором (Рисунок 3.4.30 в, е). Радулярный мешок достигает длины 1.5–2.0 мм, а радула состоит из 45–47 поперечных рядов зубов (Рисунок 3.4.31 а), из которых 3–4 самых молодых ряда мягкие. В каждом поперечном ряду пять зубов: очень узкий, вытянутый, не сильно приподнятый центральный зуб (длиной 20–25 мкм), пара широких латеральных зубов (шириной до 100 мкм) с 9-ю зубчиками по краю и пара кинжаловидных маргинальных зубов (длиной 220–250 мкм) (Рисунок 3.4.3 б, в). Маргинальные зубы сильно уплощённые, в основании слегка утолщены (Рисунок 3.4.31 а, б). Радулярная мембрана тонкая и сложена продольно по средней линии, что приводит к V-образному профилю в поперечном сечении (Рисунок 3.4.32 а, б). В радулярном мешке центральный зуб располагается медианно в этой продольной складке, а латеральные — по бокам (Рисунок 3.4.32 а, б, ж, з). Маргинальные зубы располагаются заострёнными верхушками вниз (Рисунок 3.4.32 а, б, ж, з).

Согласно трёхмерной модели зоны формирования, одонтобласты разделены на две половины с дорсальной стороны (Рисунок 3.4.32 в, г, д). Каждая группа одонтобластов синтезирует маргинальные и латеральные зубы, а центральный зуб формируется одонтобластами, которые располагаются на вентральной стороне. Поскольку одонтобласты и мембранобласты *C. maestrii* трудно отличить друг от друга по гистологическому строению, все эти клетки представлены на 3D-моделях как единая группа (Рисунок 3.4.32 б, в).

Согласно результатам исследования ультратонкого строения, одонтобласты *C. maestrii* представляют собой клетки прямоугольной формы, достигающие 18 мкм в длину и 2.8 мкм в ширину. Овальные ядра расположены на разных уровнях в базальной части клеток (Рисунок 3.4.33 а). Одонтобласты обладают характеристиками, типичными для секреторных клеток: многочисленными митохондриями в базальных частях и хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикулумом и аппаратом Гольджи в их апикальных частях (Рисунок 3.4.33 б; 3.4.34 а). Кроме того, апикальная часть клеток несёт и многочисленные микровилли с экзоцитозными везикулами между ними. (Рисунок 3.4.33 с). Везикулы также располагаются в субапикальной части цитоплазмы (Рисунок 3.4.33 с). Одонтобласты соединены адгезивными и септированными контактами (Рисунок

3.4.33 а, с; 3.4.34 б); базальные тельца обнаруживаются под микровиллями (Рисунок 3.4.33 с). Тонофиламенты пронизывают клетки в апико-базальном направлении, соединяясь полудесмосомами с базальной пластинкой (Рисунок 3.4.34 а). Новосформированные зубы электронно-плотные и пронизаны микровиллями (Рисунок 3.4.34 в). Начиная со второго ряда, латеральные и центральные зубы волокнистые (Рисунок 3.4.34 г, д). Клетки субрадулярного эпителия *C. maestratii* значительно отличаются от одонтобластов по ультратонкому строению (Рисунок 3.4.35 а, б). Они достигают 37 мкм в высоту и 4.2 мкм в ширину, имеют электронно-прозрачную цитоплазму и центрально расположенные овальные ядра. Клеточная мембрана электронно-плотная утолщённая (Рисунок 3.4.35 а). Короткие микровилли проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.4.35 б, в). Маргинальные зубы плотно прилегают друг к другу в радулярном мешке, практически не оставляя пространства для клеток супрарадулярного эпителия (Рисунок 3.4.32 и). В то же время супрарадулярный эпителий хорошо развит между продольными рядами зубов (Рисунок 3.4.32 е) и состоит из клеток с электронно-плотной цитоплазмой, изобилующей рибосомами, митохондриями и везикулами. Апикальная часть супрарадулярного эпителия содержит множество цитоплазматических выпячиваний и везикул (Рисунок 3.4.36). Клетки супрарадулярного эпителия соединены адгезивными контактами (Рисунок 3.4.36 а).

Радулярный мешок покрыт тонким соединительным чехлом, состоящим из коллагенового матрикса с удлинёнными клетками и мышечными волокнами (Рисунок 3.4.37). Этот покровный слой утолщается на дорсальной стороне радулярного мешка, где происходит разделение одонтобластов на две группы (Рисунок 3.4.37).

Строение и формирование радулы Lophiotoma acuta

Анатомия передней кишки *L. acuta* была описана Мединской (2002). Хобот средней длины во втянутом положении, одонтофор и радулярный мешок расположены сразу позади задней части хобота справа. Радулярный мешок короткий по отношению к хоботу, составляет примерно половину длины сокращённого хобота и расположен под углом к его продольной оси. Радулярный мешок открывается в буккальную полость рядом с железистым пищеводом (Рисунок 3.4.38 а-в). Ядовитая железа довольно большая, открывается в пищевод сразу за радулярным мешком (Рисунок 3.4.38 а, б). К окологлоточному нервному кольцу примыкают парные слюнные железы неправильной формы, отверстия протоков слюнных желез располагаются между радулой и пищеводом (Рисунок 3.4.38 а, б). Радулярный аппарат состоит из радулярного мешка и небольшого одонтофора (около 1/5 длины радулы), представленного парными хрящами и мускулатурой (Рисунок 3.4.38). Хрящи уплощённые, состоят из одного ряда сильно вакуолизированных клеток (Рисунок 3.4.38 е-з). Структурно хрящи сходны с хрящами *C. maestratii*: матрикс между хрящевыми клетками тонкий, а их относительно

крупные ядра расположены в центре или на периферии клеток (Рисунок 3.4.39 а). Мускулатура одонтофора представлена тремя ретракторами (парными и непарным) радулы и непарной мышцей, которая соединяет два хряща (Рисунок 3.4.38 в-д).

Радулярный мешок достигает длины 1.1–1.6 мм, радула состоит из 50–75 поперечных рядов зубов (Рисунок 3.4.40 а, б). В радуле можно выделить несколько зон: зону формирования, зону созревания, зону зрелых зубов, рабочий край и зону деградации (Рисунок 3.4.40 а). Зона формирования с одонтобластами и мембранобластами располагается в слепом конце радулярного мешка (Рисунок 3.4.40 б-г). Далее следует зона созревания; на фотографиях, сделанных с помощью СЭМ видно, что более молодые зубы находятся в задней трети радулярного мешка (Рисунок 3.4.40 а). Зона зрелых зубов идёт за зоной созревания, здесь располагаются, в соответствии с названием, зрелые зубы. Рабочий край вдаётся в буккальную полость, расположен на переднем конце одонтофора (Рисунок 3.4.38 е-з; 3.4.40 б, д). Радула плотно прилегает к хрящу одонтофора, субрадулярная мембрана отсутствует (Рисунок 3.4.38 е-з). Зона деградации *L. acuta* располагается под одонтофором. Это эпителиальная складка, выстланная сверху субрадулярным эпителием, к которому всё ещё может довольно плотно прилегать радула (Рисунок 3.4.39 б). Эпителиальные клетки заполнены электронно-плотной цитоплазмой, содержащей большое количество везикул (Рисунок 3.4.39 б-в). В просвете складки лежат старые зубы (Рисунок 3.4.39 б).

Поперечный ряд состоит из двух кинжаловидных маргинальных зубов, прикреплённых к слабо развитой радулярной мембране. Центральные и латеральные зубы отсутствуют (Рисунок 3.4.41 а, б). Маргинальные зубы в радулярном мешке направлены вершинами вниз, прикреплены к мембране основанием (Рисунок 3.4.41 в, г). Радула в радулярном мешке сложена V-образно (Рисунок 3.4.41 в). Зубы *L. acuta* минерализуются в апикальной части и в латеральных частях основания (Рисунок 3.4.41 в, г).

Зона формирования радулы располагается в слепом конце радулярного мешка (Рисунок 3.4.42 а). Одонтобласты у *L. acuta* состоят из одного слоя клеток, занимающих дорсо-латеральное положение (Рисунок 3.4.42 а). Одонтобласты более чётко, чем у *S. maestrii*, разделены на две половины, левую и правую (Рисунок 3.4.42 в, г). С дорсальной стороны по медианной линии слой одонтобластов формирует складку (Рисунок 3.4.42 в, г, д, е; 3.4.43 а). Мембранобласты по морфологии напоминают одонтобласты, но их можно идентифицировать по вентральному положению в радулярном мешке (Рисунок 3.4.42 а, б). Одонтобласты *L. acuta* достигают 21 мкм в высоту и 2.8 мкм в ширину, имеют овальные ядра, располагающиеся в базальной части клеток (Рисунок 3.4.43 а, б). Как и у *S. maestrii*, одонтобласты обладают всеми признаками, характерными для клеток с высокой синтетической активностью: многочисленными базально расположенными

митохондриями, хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикулумом (Рисунок 3.4.44). Апикальная граница клеток включает многочисленные микровилли с экзоцитозными везикулами между ними (Рисунок 3.4.44 б) или везикулы в апикальной части цитоплазмы (Рисунок 3.4.44 б, в). Адгезивные и септированные контакты соединяют апикальные части одонтобластов (Рисунок 3.4.43 а; 3.4.45 а, б). В некоторых одонтоблестах обнаружены базальные тельца (Рисунок 3.4.43 б). Мембранобласты — клетки с электронно-плотной цитоплазмой, хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикулумом и многочисленными апикальными микровиллиями (Рисунок 3.4.45 в). Радулярная мембрана *L. acuta* более толстая и электронно-плотная в области третьего ряда радулы (Рисунок 3.4.45 г), чем в районе более зрелой радулы в третьем-четвёртом рядах (Рисунок 3.4.45 д). Субрадулярный эпителий в районе созревания радулы *L. acuta* состоит из клеток кубической формы с электронно-прозрачной цитоплазмой (Рисунок 3.4.45 д). Строение клеток субрадулярного эпителия изменяется в зоне зрелых зубов: цитоплазма становится более электронно-плотной и увеличивается число электронно-прозрачных вакуолей (Рисунок 3.4.46 а). Так же как и у *S. maestrii*, зубы плотно прилегают друг к другу в радулярном мешке, супрарадулярный эпителий не проникает между зубами (Рисунок 3.4.42 д; 3.4.45 б; 3.4.46 а). В то же время супрарадулярный эпителий хорошо развит в области между двумя продольными рядами зубов (Рисунок 3.4.42 д). В зоне созревания зубов — это клетки с зернистой цитоплазмой, большим количеством митохондрий и микровиллиями, которые подходят к зреющему зубу (Рисунок 3.4.46 в). Ближе к терминальному концу радулярного мешка в цитоплазме появляются многочисленные вакуоли и везикулы разной электронной плотности (Рисунок 3.4.46 а, б). Радулярный мешок покрыт тонкой соединительной оболочкой, которая состоит из коллагенового матрикса с удлинёнными клетками и мышечными волокнами (Рисунок 3.4.43 в; 3.4.45 в, д).

Строение и формирование радулы Conus pulicarius

Рострум *C. pulicarius* очень длинный цилиндрический со складчатыми стенками, очевидно способный к дальнейшему удлинению (Рисунок 3.4.47 б, в). Эпителий рострума образует в основном продольные складки, а в базальном отделе складки концентрические. В передней части тела гемоцеля располагается сильно расширенная полость хобота (ринхоцель). Задняя часть хобота отделена тонкой мускулистой перегородкой с узким отверстием в центре, окружённым сфинктером (Рисунок 3.4.47 б). Через это отверстие выступает только кончик втянутого хобота. Сам хобот, длинный с сокращёнными мышечными стенками, свёрнут внутри ринхоцеля (Рисунок 3.4.47 б, в). Базальная стенка ринходеума тонкая. Многочисленные лентовидные мышцы-ретракторы хобота занимают большую часть внутреннего объёма хобота. Буккальная масса лежит за пределами хобота и чётко не отделена от пищевода. Пищевод широкий и уплощённый, в части, расположенной после

нервного кольца, слегка сужен (Рисунок 3.4.47 в). В задней части тела гемоцеля пищевод значительно сужается и округляется в сечении. Большую часть тела занимает массивная ядовитая железа с крупной удлинённой мышечной луковицей, сужающейся на концах. Ядовитая железа образует многочисленные петли и проходит через нервное кольцо (Рисунок 3.4.47 в). Она открывается в буккальную полость сразу за радулярным мешком на правой вентральной стороне буккальной массы. Единственная слюнная железа маленькая, овальной формы, расположена с левой стороны пищевода в пределах петель ядовитой железы. Парные протоки слюнной железы очень узкие, почти прямые, охватывают пищевод с обеих сторон, также описана единственная трубчатая придаточная слюнная железа (Рисунок 3.4.47 в).

Радулярный мешок состоит из длинного и короткого рукавов (Рисунок 3.4.7 а). Длинный рукав изогнут посередине и содержит зону формирования зубов в слепом конце. Зубы в длинном рукаве расположены в два продольных ряда (т. е. два маргинальных зуба в поперечном ряду) (Рисунок 3.4.48 б-в). Короткий рукав содержит зрелые зубы (Рисунок 3.4.47 а; 3.4.48 а), ориентированные вдоль его оси, их вершины направлены в сторону отверстия радулярного мешка (Рисунок 3.4.48 а). Радула состоит из 12-15 рядов зубцов. Радулярная мембрана отсутствует, однако каждый зуб в основании связан с лигаментом (Рисунок 3.4.49). Поскольку радулярной мембраны нет, то определить дорсальную и вентральную стороны можно только по аналогии с другими видами коноидей. Зрелый зуб представляет собой хитиновую пластинку, которая дважды свёрнута в конус таким образом, что внутри остаётся канал. Зубы одинакового размера, длиной около 450-455 мкм. Длина лигамента составляет 100–120 мкм (Рисунок 3.4.49 а, б). Зубы имеют одну зазубрину на вершине и зубчики по внутреннему краю (Рисунок 3.4.49 б). Внешний оборот зуба заканчивается у основания шпорой (Рисунок 3.4.49б).

Радулярный мешок покрыт соединительной оболочкой, которая расширяется в опорную структуру на вентральной стороне изгиба длинного рукава (Рисунок 3.4.48 а). Новые зубы мягкие, как это хорошо видно на СЭМ (Рисунок 3.4.48 а). Первичный зуб представляет собой несвёрнутую пластинку, корытообразную в поперечном сечении (Рисунок 3.4.49 б, в). По мере продвижения к выходу из радулярного мешка зуб сворачивается и упрочняется, начиная с основания (Рисунок 3.4.49 е, ж, к, л). Стенка зуба формируется чуть более чем за два оборота, образуя трёхслойную коническую структуру (Рисунок 3.4.49 ж, к). Теоретически такая закрученная структура может формироваться двумя путями: закручивание уже сформированной пластинки или наращивание оборотов по мере созревания зуба. Для выяснения пути формирования зуба были сделаны промеры длины стенки зуба на поперечных срезах у зубов разной степени зрелости. Эти измерения показали, что у вновь сформированного зуба длина поперечного сечения на всём протяжении такая же, как и

у полностью сформированных зубов (таблица 1), и позволили предположить, что всё вещество стенки зуба секретуруется одонтобластами, а по мере продвижения вдоль радулярного мешка зуб закручивается.

Таблица 1. Промеры длины поперечного сечения зубов разной степени зрелости на разных участках.

<i>Место измерения</i>	<i>Новый левый зуб, мкм</i>	<i>Второй левый зуб, мкм</i>	<i>Новый правый зуб, мкм</i>	<i>Второй правый зуб, мкм</i>
<i>Апикальная часть зуба</i>	84,669	89,838	76,157	79,828
<i>Средняя часть зуба</i>	172,977	176,973	171,586	170,735
<i>Основание зуба</i>	137,993	132,424	130,495	127,631

Степень зрелости зубов можно определить по их цвету на гистологических срезах. На срезах новообразованные зубы светло-голубые (Рисунок 3.4.50 б, в), частично созревшие — тёмно-синие (Рисунок 3.3.50), а полностью сформировавшиеся — прозрачные (Рисунок 3.4.50 е-з). Согласно данным по ультратонкому строению, новообразованные зубы средней электронной прозрачности и состоят из хаотично ориентированных рыхлых волокон (Рисунок 3.4.51 а-г). По мере созревания матрикс уплотняется (Рисунок 3.4.51 д-е). Внутренняя полость зубов второго и третьего рядов заполнена бесструктурным электронно-прозрачным матриксом (Рисунок 3.4.51 а). Зубы с 3-го по 17-й и 18-й ряды содержат живые клетки (Рисунок 3.4.51 к). В зубы второго ряда заходят цитоплазматические выпячивания между оборотами зуба (Рисунок 3.4.51 д). Зрелые зубы содержат разрушенные клетки или заполнены бесструктурным электронно-прозрачным матриксом (Рисунок 3.4.51 м).

Зона формирования зубов включает две латеральные группы одонтобластов (Рисунок 3.4.50 а). Длина этой зоны 450-470 мкм (соответствует длине зуба). Одонтобласты образуют полукруглые зоны с полостью внутри (Рисунок 3.4.52 а; 3.4.53 а). Внутренние боковые части этих зон образуют складку, разделяющую две группы одонтобластов (Рисунок 3.4.52 а; 3.4.53 а). Формирующиеся зубы располагаются на границе между одонтобластами и полостью. Одонтобласты представляют собой вытянутые клетки длиной 17-18 мкм и шириной 1.7-2.2 мкм. Они обладают всеми признаками секреторных клеток: многочисленными митохондриями в базальной части и хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикулумом и аппаратом Гольджи. Тонofilamenty простираются от основания к апикальной части клеток (Рисунок 3.4.52 ж). Апикальная часть может

нести немногочисленные микровилли (Рисунок 3.4.52 д, е), крупные вакуоли (Рисунок 3.4.52 г) или цитоплазматические выпячивания (Рисунок 3.4.52 в). Одонтобласты соединены в апикальной части адгезивными и септированными контактами (Рисунок 3.4.52 в, г). Базальных телец в одонтобластах обнаружено не было. Клетки, образующие лигамент зуба, похожи на одонтобласты и располагаются ближе к зоне созревания.

Супрарадулярный эпителий располагается с дорсальной стороны радулярного мешка, заходит между рядами зубов, покрывает зубы сверху и заходит между оборотами зубов (Рисунок 3.4.53 б). На некоторых срезах клетки супрарадулярного эпителия выглядят повреждёнными и содержат крупные электронно-плотные вакуоли диаметром 2-4 мкм. Подобные вакуоли встречаются и внутри зубов (Рисунок 3.4.53 г). Субрадулярный эпителий располагается на вентральной стороне радулярного мешка (Рисунок 3.4.53 а). Клетки субрадулярного эпителия бывают разной формы. Сразу после зоны формирования они по форме напоминают одонтобласты, но содержат толстые пучки тонофиламентов и крупные вакуоли (Рисунок 3.4.53 а, б). Тонофиламенты крепятся к базальной пластинке полудесмосомами (Рисунок 3.4.54 в). Цитоплазма содержит овальные ядра в базальной области клеток, тяжи тонофиламентов и многочисленные электронно-плотные гранулы. Микровилли встречаются редко (Рисунок 3.4.53 б). Адгезивные и септированные контакты соединяют клетки в апикальной части. Немногочисленные микровилли отходят от апикальной части клеток (Рисунок 3.4.54 б).

Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая состоит из аморфных коллагеновых волокон и мышечных волокон, ориентированных в поперечном и продольном направлениях (Рисунок 3.4.55 а). Опорная структура выступает в качестве дополнительной поддержки в зоне формирования новых зубов. По сути, это разросшееся продолжение оболочки, которое также состоит из мышечных и коллагеновых волокон (Рисунок 3.4.55 б).

Строение и развитие глоточного вооружения *Vuccinum undatum*

Радула *Vuccinum undatum* стеногlossного типа, состоит из широкого центрального зуба с 6-7-ю зубцами и двух латеральных с широким основанием и зубцами. Один большой зубец латерального зуба располагается на внешнем крае, три зубца поменьше расположены ближе к центральному зубу (Рисунок 3.4.56 б). Слепой конец радулярного мешка, где располагается зона формирования радулы, немного расширяется, но по ширине практически такой же, как и радулярный мешок на всём протяжении (Рисунок 3.4.56 в). Неполимеризованный хитин обнаруживается только на третьем ряду от зоны формирования (Рисунок 3.4.56 г). Одонтобласты расположены латерально и терминально в слепом конце (Рисунок 3.4.56 д). Группа одонтобластов, расположенных латерально, формирует латеральные зубы, медианная группа — центральный зуб.

Супрарадулярный эпителий делает складку во внутренней части радулярного мешка так, чтобы прилегать к зубам радулы (Рисунок 3.4.56 д). Многочисленные делящиеся клетки располагаются в супрарадулярном эпителии вдоль латерального зуба (Рисунок 3.4.56 е). Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая также заходит во внутреннюю часть радулярного мешка, разделяя его на две половины (Рисунок 3.4.56 д).

Развитие *B. undatum* лецитотрофное в кладке. Самки *B. undatum* с середины июня откладывают крупные башенковидные кладки на границе литорали и верхней сублиторали, обычно в зоне бурых водорослей. Каждое яйцо окружено индивидуальной кожистой оболочкой. В одной кладке находятся личинки на разных стадиях развития. Исследования морфологии глоточного вооружения личинок на разных стадиях показали, что радула формируется на стадии позднего постторсионного велигера с прозрачным протоконхом и хорошо развитыми головными щупальцами с глазами (Рисунок 3.4.57 а). В мантийной полости располагается крупный ктенидий (Рисунок 3.4.57 в, г). Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки (Рисунок 3.4.57 г-ж). Небольшое ротовое отверстие на голове открывается вентрально, ведёт в небольшую буккальную полость, от вентральной стороны которой отходит радулярный мешок с сопутствующими тканями, формирующими будущий хобот. Передний конец хобота соединён с буккальной полостью (Рисунок 3.4.58 ж). Радулярный мешок представляет собой складку эпителия и содержит радулу (Рисунок 3.4.57 1 в, ж). Она состоит из трёх зубов и по конфигурации напоминает радулу половозрелых особей (Рисунок 3.4.57 б). Зона формирования радулы образована схожими по своей морфологии немногочисленными слабо дифференцированными клетками (Рисунок 3.4.57 в). В супрарадулярном эпителии располагаются делящиеся клетки (Рисунок 3.4.57 в). Онтогенетические преобразования радулы и гистологического строения зоны формирования личиночной и взрослой радул отображены на рисунке 3.4.58.

Строение и развитие глоточного вооружения Admete viridula (Fabricius, 1780)

Admete viridula — это небольшой моллюск с длинным тонким хоботом, лишённый во взрослом состоянии радулы. Глоточное вооружение представлено парной расширенной в проксимальной части челюстью, которая сливается в трубочку на большем своём протяжении (Рисунок 3.4.59 г, д, е). Питание *Admete viridula* неизвестно, вероятнее всего этот вид питается жидкими или полужидкими тканями других животных, а челюсть служит для прокалывания мягких тканей.

Кладки адмет прозрачные кожистые, с двумя килями (Рисунок 3.4.59 ж-з). Появляются, начиная с середины июля, на верхушках домиков аннелиды *Pectinaria hyperborea*, обитающей в том же биотопе. В одной кладке могут находиться от двух до шести личинок. Благодаря прозрачности

можно наблюдать за личинками, не вытаскивая их из кладок. Личинки очень нежные, с прозрачными головой и ногой. Ближе к моменту выхода личинок между киями на дорсальной стороне кладки появляется овальное отверстие (рисунок 3.4.59 з). Для изучения формирования глоточного вооружения были выделены несколько стадий велигеров. Выбор основывался, главным образом, на развитии протоконха, печени и головных придатков. Поскольку попытки окрасить глоточное вооружение красителем, маркирующим неполимеризованный хитин, не принесли результатов, то были изготовлены серии полутонких срезов четырёх личинок, по которым сделаны трёхмерные модели.

Анализ полученных данных показал, что ротовое отверстие закладывается довольно рано, ещё на стадии трохофорной личинки. На стадии преторсионного велигера (Рисунок 3.4.60 а) есть передняя кишка, которая начинается широким ресничным ротовым отверстием (Рисунок 3.4.60 б, г) и далее впадает в пищеварительную железу. Задняя кишка также начинается от пищеварительной железы, а открывается в мантийную полость слева (Рисунок 3.4.60 б). Никаких признаков радулярного мешка или челюстных образований на этой стадии обнаружено не было. У постторсионного велигера задняя кишка удлиняется, передний отдел имеет инвагинацию на том месте, где закладывается радулярный мешок у других моллюсков (Рисунок 3.4.60 в, д). На этой стадии также никаких признаков формирования радулы не обнаружено.

Поздний велигер — это личинка с более обызвествлённым протоконхом, на раковине обнаруживаются рёбра (Рисунок 3.4.61 а-б). Ткани также более плотные, на головных щупальцах в основании хорошо видны чёрные глаза (Рисунок 3.4.61 б, в). На этой стадии пищеварительная система хорошо развита и состоит из передней, средней и задней частей (рисунок 3.4.61 в-д). Широкое ротовое отверстие ведёт в буккальную полость, на вентральной стороне которой находится инвагинация (Рисунок 3.4.61 а). Эта инвагинация эпителиальной природы, но клетки существенно отличаются по гистологии от выстилки полости (более высокие, с овальными ядрами). По аналогии с развитием других неогастропод можно предположить, что это зачаток хобота, который всё ещё соединён с передним отделом кишки. Никаких признаков радулы или челюсти на этой стадии тоже нет (Рисунок 3.4.62 б, в).

Ювенильная особь перед выходом из кладки имеет довольно плотную раковину с рёбрами (Рисунок 3.4.63 а, б). Изучение гистологического строения на этой стадии показало, что хобот уже хорошо развит. По бокам в него впадают парные слюнные железы (Рисунок 3.4.63 в, г). Челюсть отслеживается и состоит из двух частей: расширенной проксимальной и дистальной в виде трубочки (Рисунок 3.4.63 д-е). Никаких признаков радулы или зачатка радулярного мешка нет. Таким образом, можно заключить, что радула не закладывается в онтогенезе *A. viridula*.

Обсуждение

Закономерности формирования радулы Neogastropoda

Общая морфология радулы у изученных видов Conoidea из трёх разных семейств (Drilliidae, Turridae и Conidae) сильно отличается друг от друга. Тем не менее можно выделить общие закономерности гистогенеза у изученных видов: 1) Положение одонтобластов, образующих маргинальные зубы, вне зависимости от морфологии зубов и количества их в ряду, одинаковое. Для маргинальных зубов всех трёх видов характерно дорсо-латеральное расположение групп одонтобластов, которые вытягиваются вдоль радулярного мешка таким образом, что формирующийся зуб расположен не вертикально, а горизонтально или под небольшим углом в зоне формирования. Такое положение зуба и одонтобластов отличается от того, что наблюдалось при формировании зубов тенигlossной и докогlossной радул (Kerth, 1973, 1983; Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Märkel, 1984; Peters, 1979; Wiesel, Peters, 1978), и вероятнее всего связано с удлинением и увеличением размера маргинальных зубов. Две группы одонтобластов, каждая из которых образует соответствующий маргинальный зуб, разделены соединительнотканной складкой. 2) Размер, форма и величина одонтобластов, образующих маргинальный зуб, сходны у всех трёх исследованных видов Conoidea, и можно предположить, что эти параметры одинаковы для всей группы. 3) Мембранобласты располагаются сразу за одонтобластами и плохо отличаются от них даже на ультраструктурном уровне, что также было отмечено для ветигастропод. 4) Мембрана радулы V-образная на поперечном срезе в радулярном мешке, а маргинальные зубы располагаются верхушками вниз и обращены к вентральной стороне радулярного мешка. Хотя у *Conus pulicarius* нет отчётливой радулярной мембраны, положение зубов сходно с таковым у *Lophiotoma acuta*, у которых радулярная мембрана есть. То есть такое положение крупных вытянутых маргинальных зубов характерно для токсогlossной радулы, поскольку, вероятно, является наиболее компактным. 5) Первичный зуб может формироваться или микровиллями, как у *Clavus maestratii* и *L. acuta*, или смешанной (мерокриновой и микровиллярной) секрецией, как у *C. pulicarius*. Отличие типа секреции может быть связано с разными этапами синтеза зуба или разными фазами синтетической активности одонтобласта.

Достоверные различия между исследованными видами обнаружены в тонкой морфологии субрадулярного эпителия вблизи зоны формирования. У *C. pulicarius* клетки содержат мощные пучки тонофиламентов; клетки субрадулярного эпителия *C. maestratii* содержат крупные вакуоли, тогда как у *L. acuta* клетки промежуточной морфологии без тонофиламентов. Укреплённый субрадулярный эпителий у *C. pulicarius*, вероятно, принимает участие в закручивании зубов, тогда

как у *Clavus* сильно вакуолизированные клетки с толстыми стенками выполняют, скорее всего, функцию поддержки радулярной мембраны.

Так же как и у других гастропод, радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой. У *Clavus* и *Lophiotoma* оболочка не разрастается в опорную структуру, как у *Conus*. Вероятно, у *Conus* разросшаяся соединительнотканная поддерживающая структура участвует в закручивании пластинки маргинального зуба. Супрарадулярный эпителий у исследованных видов заходит между зубами только рядом с зоной формирования. Во всём остальном радулярном мешке маргинальные зубы плотно прилегают друг к другу, не оставляя места для эпителия. Рядом с зоной формирования клетки супрарадулярного эпителия *Clavus* и *Lophiotoma* примыкают к формирующимся зубам и проявляют синтетическую активность, что может свидетельствовать о процессе минерализации. Минерализация маргинальных зубов начинается с апикальной части и переднего края зуба (Kantor, Taylor, 2000). Уникальным признаком семейства Conoidea является использование отдельных маргинальных зубов на кончике хобота для прокалывания и отравления добычи. Виды *Conus* и другие Conoidea с такими зубцами, лишёнными одонтофора, сохраняют полностью сформированные, иногда рыхлые, иногда прикреплённые к рудиментарной радулярной мембране, зубцы в коротком рукаве радулярного мешка (Кантор, Сысоев, 1990; Taylor et al., 1993). Это позволяет иметь запас готовых к функционированию зубов. Прямых наблюдений за охотой и нападением Conoidea с одонтофором и хорошо развитой радулярной мембраной пока нет. Аналогичное использование зубов на кончике хобота было подтверждено только по гистологическим срезам отдельного зуба, захваченного на кончике хобота специальным сфинктером буккальной трубки (Kantor, Taylor, 1991; Kantor, Puillandre, 2012). Вероятно, маргинальные зубы радулы с мембраной могут отрываться от радулярной мембраны в зоне деградации и перемещаться на кончик хобота для прокалывания жертвы.

Дополнительно, помимо формирования радулы трёх видов коноидей, было изучено гистологическое строение зоны формирования стеноглоссной радулы *Vuccinum undatum*. Расположение одонтобластов *V. undatum* схоже с таковым у других гастропод, в отличие от коноидей. Группа одонтобластов, формирующих латеральные зубы, располагается в латеральной части зоны формирования, а одонтобласты центрального зуба — с вентральной стороны радулярного мешка, что может свидетельствовать в пользу того, что такая спецификация зоны формирования коноидей возникла при переходе к токсоглоссной радуле с крупными и длинными маргинальными зубами.

Формирование глоточного вооружения в онтогенезе

В результате работы было исследовано развитие глоточного вооружения двух видов неогастропод с лецитотрофным развитием в кладке. *Vuccinum undatum* развивается в кладке асинхронно, что позволяет изучить особей на разных стадиях развития из одной кладки. Радула закладывается в буккальной массе хобота на стадии позднего велигера. Хобот, как и у других видов неогастропод, развивается из вентральной инвагинации вентральной стенки личиночной передней кишки (Page, 2000). Отследить, прорывается ли хобот вне личиночного ротового отверстия, не удалось.

Личиночная радула *V. undatum* имеет взрослую конфигурацию и состоит из трёх зубов, которые отличаются уменьшенным размером и отсутствием хорошо выраженных зубчиков. Одонтобласты в радулярном мешке, так же как и во взрослом радулярном мешке, занимают латеро-вентральное положение. Сами личиночные одонтобласты мелкие, а клетки, выстилающие радулярный мешок, однотипные. Такое строение личиночного радулярного мешка соответствует данным, полученным по другим группам гастропод.

Второй изученный вид — безрадульный моллюск *Admete viridula*, который имеет очень длинный хобот, а из глоточного вооружения — только хитиновую челюсть. Полученные результаты показали, что хобот развивается из вентральной инвагинации личиночной передней кишки, так же как и у других неогастропод. При этом радула не закладывается в эмбриогенезе *Admete viridula*, что может являться ярким свидетельством гетерохронии.

3.5 СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА HETEROBRANCHIA

Heterobranchia — очень разнообразный с морфологической, экологической и биологической сторон подкласс гастропод. В этом подклассе на данный момент выделяют три инфракласса: “Lower Heterobranchia”, Mesoneura и Euthyneura (Brenzinger et al., 2021). Для гетеробранхий характерны самые разные стратегии пищедобывания и, соответственно, большое разнообразие в строении пищедобывательного аппарата.

Глоточное вооружение гетеробранхий также крайне вариабельно. Базовые типы радул (тениоглоссная и рипидоглоссная) характерны для некоторых представителей “Lower Heterobranchia”. Низшие гетеробранхии (“Lower Heterobranchia”) — парафилетическая группа, куда входят в основном небольшие или даже микроскопические раковинные гастроподы, часть которых обитает на больших глубинах и около гидротермальных источников и сипов. Рипидоглоссная радула описана для семейства Hyalogyridae, мелких гетеробранхий со спиральной раковиной, как правило ассоциированных с гидротермальными источниками. Рода этого семейства (*Hyalogyrina* и *Xenoskenea*) характеризуются рипидоглоссной радулой с центральным, одним-тремя латеральными и не более чем с двадцатью вытянутыми маргинальными зубами с зубчиками в верхней части (Warén, Bouchet, 1993). Тениоглоссная радула с пятью-семью зубами присутствует у представителей разных надсемейств “Lower Heterobranchia” (Valvatidae, Cornirostridae (надсемейство Valvatoidea) (Ponder, 1990a), Orbitestellidae (надсемейство Orbitestelloidea), Rissoellidae (надсемейство Acteonimorpha) (Climo, 1975; Ponder, Yoo, 1977), Architectonicoidea (Bieler, 1988) (Climo, 1975; Ponder, 1990b), у некоторых представителей семейства Mathildidae (Bieler, 1988)). Учитывая родство с подклассом Caenogastropoda, для которых базальным состоянием является тениоглоссная радула, наиболее вероятным исходным состоянием радулы Heterobranchia также является тениоглоссная (Haszprunar, 1985a). Количество зубов в поперечном ряду может увеличиваться, а дифференцировка усиливаться (рипидоглоссный тип радулы) или, наоборот, уменьшаться, как это наблюдается в разных семействах низших гетеробранхий (Bieler, 1988).

Для других гетеробранхий характерны самые разные радулы: от одного зуба в поперечном ряду до полисерияльной и изодонтной радул с огромным (больше ста) количеством однотипных зубчиков в ряду (Ponder et al., 2019). Практически в каждой группе есть независимая редукция радулы при переходе к сосущему типу питания.

Челюсть — обязательная составляющая глоточного вооружения многих групп Heterobranchia. Челюсти, как правило, парные и занимают дорсо-латеральное положение в буккальной полости. Непарные челюсти в виде утолщённой пластинки на дорсальной стороне

крайне специализированы и встречаются у групп наземных гетеробранхий, относящихся к Eupulmonata. Челюсти могут быть составными или слитыми, гладкими или с родлетами (Ponder et al., 2019).

Как и в случае с другими подклассами гастропод, общая морфология глоточного вооружения описана детально, учитывая его таксономическую значимость. Данных по формированию челюстей нет, а данные по ультратонкому строению зоны формирования радулы представлены в двух статьях (Kerth, 1979; Mackenstedt, Märkel, 1987), согласно которым радула, так же как и у других моллюсков, синтезируется в слепом конце радулярного мешка одонтобласти и мембранобласти, отличительной особенностью которых являются их увеличенные относительно соседних клеток размеры. Согласно разрозненным литературным данным, которые были собраны из нескольких статей (Hughes, 1979; Kerth, 1979; Kerth, Krause, 1969; Wiesel, Peters, 1978), один зуб формируется 5-12-ю клетками, что существенно отличается от клеточной организации зоны формирования других гастропод.

Раннее развитие описано довольно подробно для видов из разных групп (например, Clark, Jensen, 1981; Ghose, 1962; Thompson, 1958, 1962, 1967), тем не менее данные о закладке и трансформациях радулы в эмбриогенезе отсутствуют, не говоря об описании личиночного глоточного вооружения на гистологическом и ультраструктурном уровнях.

В этой главе впервые приведены данные по формированию и эмбриогенезу глоточного вооружения гетеробранхий для пяти видов голожаберных моллюсков (Nudibranchia (*Coryphella verrucosa* (5 экземпляров), *Eubranchus rupium* (15 личинок и 6 взрослых), *Dendronotus frondosus* (5 взрослых), *Vayssierea elegans* (4 взрослых), *Cadlina laevis* (11 особей)), двух видов Pteropoda (*Clione limacina* (7 личинок и 17 взрослых), *Limacina helicina* (6 личинок и 8 взрослых)) и одного вида Sacoglossa (*Limapontia senestra* (18 личинок и 17 взрослых)) (Рисунок 3.5.1 и 3.5.2). Выбор объектов обусловлен доступностью материала, что объясняет отсутствие групп с рипидоглоссной и тениоглоссной радулами из низших гетеробранхий.

Глоточное вооружение NUDBRANCHIA

Голожаберные моллюски — очень разнообразная, хоть и исключительно морская группа гетеробранхий. Они делятся на два подотряда с ярко выраженными апоморфиями: Cladobranchia и Doridina. В работе исследованы представители обоих подотрядов.

CLADOBRANCHIA

Наиболее подробно было исследовано строение буккального комплекса, включая синтез радулы и челюсти, на примере *Coryphella verrucosa*. Закладка радулы в онтогенезе была изучена на

примере *Eubranchius rufium*. Ещё для одного вида с крупным центральным зубом, *Dendronotus frondosus*, было изучено гистологическое строение зоны формирования радулы — для того, чтобы определить, как меняется количество клеток в зависимости от размера зуба.

Буккальный комплекс *Coryphella verrucosa*

Ротовое отверстие *C. verrucosa* округло-ромбической формы, окружено подковообразной внешней губой (Рисунок 3.5.1 б; 3.5.3 а), открывается в буккальную полость через ротовую трубку (Рисунок 3.5.4). Буккальный комплекс округло-удлинённой формы, при вскрытии хорошо заметен из-за тёмного цвета челюстей (Рисунок 3.5.3 б). Длина буккального комплекса варьирует в пределах 1.7–2.8 мм у особей длиной 10–12 мм. В состав буккального комплекса входят парные челюсти, буккальная мускулатура и радулярный аппарат (радула и одонтофор). Пищевод отходит с дорсальной стороны буккальной полости (Рисунок 3.5.4). Парный церебральный ганглий с двумя пигментированными глазами лежит близко к заднему концу буккального комплекса.

Вскрытие с последующим контрастированием метиленовым синим выявило, что буккальный аппарат прикрепляется к стенке тела несколькими группами волокон соединительной природы (Рисунок 3.5.3 б, в). По данным ТЭМ эти волокна состоят из отдельных мышечных клеток и фибробластов с хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикуломом, многочисленными вакуолями и рибосомами, а также коллагенового матрикса, который заполняет пространство между клетками.

Буккальная полость образует две дорсо-латеральные складки, где расположены челюсти (Рисунок 3.5.5 а), и один вертикальный дивертикул, в котором располагается радула (Рисунок 3.5.4). Челюстные пластины почти полностью покрыты эпителием (Рисунок 3.5.5 а), свободны только на апикальном крае, который вдаётся в буккальную полость (Рисунок 3.5.4 б). Челюсти *C. verrucosa* коричневого цвета, расположены в передней части буккального комплекса и покрывают около двух третей его длины (Рисунок 3.5.3 б). Длинные жевательные отростки свободно вдаются в буккальную полость и несут дополнительные зубчики по краю (Рисунок 3.5.5 г-д). В пределах одного поперечного ряда зубчики меняются по форме: от гладких до конических посередине жевательного отростка и мотыгообразных на наружном его крае (Рисунок 3.5.5 г-д). Челюстные пластинки соединены друг с другом эластичной связкой, покрывающей переднюю часть буккального комплекса.

В буккальном комплексе обнаружены три крупных пучка мускулатуры, два из которых — это мускулатура радулы (ретрактор радулы и протрактор одонтофора), а третий, довольно сложно разветвляющийся пучок (мышцы — открыватели челюстей), соединяет челюсти (Рисунок 3.5.5 в) и

радулярный аппарат изнутри (Рисунок 3.5.6 б-е). Радулярный валик одонтофора располагается между мускулатурой одонтофора (Рисунок 3.5.6 а, б) и содержит вакуолизованные клетки.

Трисериальная радула с крупным центральным зубом и парой латеральных зубов по бокам (Рисунок 3.5.7) состоит из 15–21 поперечных рядов. Центральные зубы крупных экземпляров (длиной более 17 мм) достигают 60–70 мкм в длину. Центральный зуб изогнутый, треугольный, с подковообразным основанием, которое окружено радулярной мембраной (Рисунок 3.5.7 г). С каждой стороны от крупного терминального зубца располагаются по 5–8 зубцов. Латеральные зубы ножевидные, с 5–10-ю зубцами на внутреннем крае (Рисунок 3.5.7 б, в).

Ультратонкое строение буккального эпителия. Буккальная полость покрыта эпителием, который может иметь разное строение в зависимости от функции. Различаются три топологически и функционально разных участка буккального эпителия: 1) выстилка буккальной полости; 2) сопутствующий эпителий челюстей; 3) сопутствующий эпителий радулы (Рисунок 3.5.4 б). Клетки эпителия буккальной полости квадратной формы, достигают 3–3.5 мкм высоты, ядро расположено базально (Рисунок 3.5.8 а). Цитоплазма этих клеток электронно-плотная с большим количеством рибосом и микротрубочек (Рисунок 3.5.8 б). Внутри буккальной полости толщина кутикулы достигает 8–10 мкм, в районе внутренних губ — 10–15 мкм. Кутикула электронно-плотная, пронизанная микровиллями до 1–1.5 мкм (Рисунок 3.5.8 б).

Ультратонкое строение челюстей и гнатоэпителия. Челюсть представляет собой трёхслойную пластинку разной толщины: от 25 до 94 мкм в разных частях. Внешний и внутренний слои челюсти более плотные, средний — более рыхлый, состоящий из хаотично расположенных волокон, которые могут организовываться в более плотные волокна (Рисунок 3.5.9 а). Внутренний слой челюстной пластинки электронно-плотный; волокна располагаются вдоль челюсти, эпителий под этим слоем несёт довольно длинные микровилли (Рисунок 3.5.9 а, г). Внешний слой такой же по электронной плотности, но более гомогенный (Рисунок 3.5.9 г).

Зоны синтеза челюсти располагаются в дальнем конце дорсо-латеральных складок и в зоне жевательных отростков (Рисунок 3.5.10 а). Эпителий, окружающий заднюю область челюсти пластинки (задняя зона роста) (Рисунок 3.5.10 б), состоит из вытянутых клеток (ширина 4–6 мкм в самом широком месте, высота 15–20 мкм) в терминальной части складки и из уплощённых клеток в боковых стенках складки (Рисунок 3.5.10 б, в). Цитоплазма электронно-плотная, содержит многочисленные рибосомы (рис. б в). Овальные или округлые ядра расположены в базальной части клеток (Рисунок 3.5.10 б, г, д). Гнатобласты содержат большое количество шероховатого эндоплазматического ретикулума и митохондрий (Рисунок 3.5.10 г, д). Микровилли короткие, проникают в челюсть на 0.3 мкм. Пучки тонофиламентов пронизывают клетки в апико-базальном

направлении (Рисунок 3.5.10 в, д). В передней части челюстей, прямо над жевательными отростками, апикальные отделы покровного эпителия клетки проникают в матрикс челюстной пластины (передняя зона роста) (Рисунок 3.5.11). Цитоплазма этих клеток электронно-плотная, содержит многочисленные рибосомы и шероховатый эндоплазматический ретикулум. Группы тонофиламентов располагаются в цитоплазме в апико-базальном направлении. Апикальная часть клеток образует крупные выпячивания и микровиллы, в которые проникают тонофиламенты (Рисунок 3.5.11 г).

Радула и эпителии радулярного мешка. Радулярный мешок представляет собой эпителиальную складку, в слепом конце которой синтезируется радула (Рисунок 3.5.12 а, б). Молодые зубы интенсивно окрашиваются красителем, маркирующим неполимеризованный хитин (Рисунок 3.5.12 б). Ядра одонтобластов и мембранобластов существенно крупнее ядер клеток окружающего эпителия (Рисунок 3.5.12 б, в). Согласно трёхмерной модели зоны формирования радулы *S. verrucosa*, новообразующийся зуб находится в горизонтальной плоскости, как бы лежит на одонтоблестах, а начиная со второго ряда зубы располагаются уже под углом к мембране (Рисунок 3.5.12 г-е). Зуб состоит из толстых разнонаправленных волокон (Рисунок 3.5.13). Можно выделить четыре основные зоны зуба: внешняя апикальная, внутренняя апикальная, внешняя базальная и внутренняя базальная (Рисунок 3.5.13 а, б). Внешняя зона располагается на поверхности зуба, обращённого в сторону рабочего края, состоит из тонких коротких электронно-плотных волокон, не организованных в ряды (Рисунок 3.5.13 в, е). Волокна внутренней апикальной части зуба также короткие и тонкие, но располагаются более плотно (Рисунок 3.5.13 в, ж). Волокна базальной внешней части зуба организованы в поперечные ряды шириной 0.3–0.4 мкм (Рисунок 3.5.13 г), а внутренней части — собраны в разнонаправленные пучки (Рисунок 3.5.13 д). Радулярная мембрана шириной 3–5 мкм синтезируется мембранобластами под первым радулярным зубом. Мембрана состоит из длинных продольных пучков электронно-плотных волокон (Рисунок 3.5.13 з).

Одонтобласты располагаются терминально и образуют три группы, каждая из которых синтезирует один зуб. Согласно трёхмерной реконструкции центральный зуб синтезируется одной клеткой, а латеральные — группами, состоящими из 3–5 одонтобластов (Рисунок 3.5.12 г, д, е). Все одонтобласты имеют одинаковое ультратонкое строение. Это вытянутые крупные клетки (относительно соседних клеток радулярного мешка) 30–31 мкм высотой с базально расположенными округлыми ядрами диаметром до 20–23 мкм (Рисунок 3.5.13 а; 3.5.14 а). Цитоплазма одонтобластов электронно-плотная, с многочисленными рибосомами. В апикальной части клетки располагаются хитосомы — везикулы 0.05–0.1 мкм диаметром с электронно-плотным содержимым, по всей вероятности содержащие комплексы хитинсинтетазы (Bracker et al. 1976).

Апикальная поверхность одонтобластов несёт длинные (примерно 10 мкм) и толстые (около 0.1 мкм) микровилли, которые проникают в матрицу зуба (Рисунок 3.5.14 б). Клетки также содержат хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи (Рисунок 3.5.14 в). Базальная часть клетки сильно вакуолизирована и содержит большое количество митохондрий около ядра.

Мембранобласты располагаются за одонтобластами без деления на группы. По ультратонкому строению мембранобласты не сильно отличаются от одонтобластов. Это клетки высотой до 30–35 мкм с почти округлыми ядрами. Базально расположенное ядро достигает 20–25 мкм в диаметре (Рисунок 3.5.14 а). Мембранобласты имеют электронно-прозрачную цитоплазму, содержащую многочисленные рибосомы, а также хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи. В апикальной части клетки встречаются хитосомы размером 0.05–0.1 мкм (Рисунок 3.5.14 г). Апикальная поверхность — с микровиллиями длиной 5 мкм и толщиной 0.1 мкм, которые проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.5.14 г). Базальная часть клеток с цитоплазматическими протрузиями подстиляется электронно-плотной базальной пластинкой (Рисунок 3.5.14 д).

Радулу на всём протяжении подстилает *субрадулярный эпителий*, клетки которого сильно отличаются по размеру от одонто- и мембранобластов. Субрадулярный эпителий состоит из вытянутых клеток с овальными базально расположенными ядрами (Рисунок 3.5.13 а). Форма и размеры клеток субрадулярного эпителия меняются в зависимости от зоны радулы. Сразу за мембранобластами клетки вытянутые, высота достигает 7 мкм (Рисунок 3.5.15 а). В середине радулы, в зоне сформированных зубов, клетки уплощаются (высота до 4-5 мкм) (Рисунок 3.5.15 в), а ближе к рабочему краю становятся очень высокими (до 30-33 мкм) (Рисунок 3.5.15 б). Клетки субрадулярного эпителия содержат пучки тонофиламентов, которые тянутся от базальной пластинки к апикальной части клеток и формируют полудесмосомы с радулярной мембраной (Рисунок 3.5.15 б). Цитоплазма зернистая, шероховатый эндоплазматический ретикулум развит не так хорошо, как в одонто- и мембранобластах. Микровилли проникают на 2.5 мкм в радулярную мембрану, куда также заходят пучки тонофиламентов. Базальная часть клеток вакуолизированная, с меандрирующей базальной мембраной (Рисунок 3.5.15 б).

Супрарадулярный эпителий, располагающийся над радулой, состоит из вытянутых клеток. Рядом с зоной формирования клетки более плотно прилегают друг к другу (Рисунок 3.5.15 а), чем в зоне сформированных зубов, где они вытягиваются и заходят между зубами (Рисунок 3.5.15 в). Овальные ядра располагаются на разных уровнях. В дистальном конце радулярного мешка клетки достигают 16–19 мкм в высоту. В зоне созревания для супрарадулярного эпителия характерны

микровилли, которые проникают в зубы до 3-4 мкм. В апикальной части отмечены хитосомы диаметром 0.1–0.3 мкм с зернистым электронно-плотным содержимым (Рисунок 3.5.15 д). Цитоплазма электронно-плотная, содержит многочисленные рибосомы и хорошо развитый эндоплазматический ретикулум. Вокруг ядра расположены крупные митохондрии (Рисунок 3.5.15 г).

Буккальный комплекс *Dendronotus frondosus*

Ротовое отверстие *D. frondosus* округлое, расположено антеро-вентрально, окружено подковообразным оральным парусом с папиллами (внешним губами) и внутренними губами (Рисунок 3.5.16 а, б). Рот продолжается ротовой трубкой, которая переходит в буккальную полость (Рисунок 3.5.17). С дорсальной стороны буккальной полости отходит пищевод (Рисунок 3.5.17; 3.5.18 б), вентрально располагается рабочий край радулы (Рисунок 3.5.18 а), на противоположной стороне — свободные края челюсти. Радула с одонтофором, челюсти и буккальная мускулатура составляют компактный буккальный комплекс овальной формы (Рисунок 3.5.17). Мускулатура очень хорошо развита. Можно различить внешнюю и внутреннюю буккальную мускулатуру, включающую мышцы, которые оперируют челюстями (открыватели и закрыватели челюстей) и радулой (ретракторы радулы и протракторы одонтофора), буккальным комплексом в целом (внешние буккальные мышцы) и пищеводом (тензоры пищевода) (Рисунок 3.5.17 в, г; 3.5.18). Радулярный мешок компактный — не выходит за границы буккального комплекса (Рисунок 3.5.17; 3.5.18), — округлый в сечении, без видимого разделения на две половины в зоне формирования (Рисунок 3.5.18).

Челюсти *D. frondosus* представлены парой челюстных пластинок желтовато-коричневого цвета (Рисунок 3.5.19 а, б), окружающих переднюю половину буккального комплекса органов (Рисунок 3.5.18). Пластинки соединены между собой и имеют по паре длинных дорсальных и коротких жевательных отростков (Рисунок 3.5.19 а-в). Жевательные отростки челюстей тонкие и несут несколько рядов чешуйковидных зубчиков (Рисунок 3.5.19 г). Челюстные пластинки располагаются внутри эпителиальных складок, которые далеко заходят в дорсо-латеральные части буккального комплекса (Рисунок 3.5.18).

Радула полисерийная, формула: 4-6-1-4-6 (для особи длиной около 2 см). Центральный треугольный зуб довольно крупный (относительно латеральных зубов), достигает 56 мкм в ширину в основании и 63 мкм в высоту. Центральный зубец мощный, по бокам от него располагаются не выступающие за плоскость зуба зубчики в количестве 8-10 штук с каждой стороны (Рисунок 3.5.19 д). Латеральные зубы имеют вид прямоугольных в основании пластинок, от которых отходят треугольные узкие лезвия с мощным терминальным зубцом и 4-5-ю зубчиками по внешнему краю

(рисунок 3.5.19 д). Кант перегиба одонтофора резко выражен (Рисунок 3.5.19 е). В буккальную полость выдаётся центральный зубец центрального зуба и лезвия латеральных зубов, образуя подобие собирательного аппарата. При этом ниже рабочей зоны радулярные зубы оказываются плотно прижатыми к радулярной мембране (Рисунок 3.5.19 е).

Ультратонкое строение эпителиев и глоточного вооружения. Ротовая трубка *D. frondosus* выстлана ресничным кубическим эпителием (Рисунок 3.5.20 а, б). Непосредственно в буккальной полости клетки эпителия секреторно активны, на что указывает хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум и электронно-плотная цитоплазма, заполненная рибосомами. Клетки буккального эпителия секреторируют микровиллярную кутикулу, имеющую гомогенную структуру. Микровилли клеток буккального эпителия проникают в кутикулу примерно на 0.5 мкм (Рисунок 3.5.20 а, б). Пищевод выстлан эпителием, состоящим из вытянутых клеток с базально расположенным ядром. Вся цитоплазма клеток заполнена хитиновыми веретёнами, расположенными в несколько рядов (Рисунок 3.5.20 в, г). Вероятно, хитиновые веретёна выполняют защитную функцию. Они найдены также в покровном эпителии (Рисунок 3.5.20 д).

Челюсть углублена в складки эпителия буккальной полости (Рисунок 3.5.21 а), где происходит её формирование, и имеет слоистую структуру. Внутренний тонкий слой электронно-прозрачный, а внешний — электронно-плотный (Рисунок 3.5.21 б). Эпителий, окружающий челюсти ближе к зоне формирования, высокий (до 16 мкм в высоту) (Рисунок 3.5.21 а) и уплощается (до 4 мкм) ближе к рабочему краю (Рисунок 3.5.21 б, в). Клетки в апикальной части соединены адгезивными контактами между собой и полудесмосомами — с челюстной пластинкой (Рисунок 3.5.21 б, в). В электронно-плотной цитоплазме можно найти шероховатый эндоплазматический ретикулум в виде концентрически закрученных структур (Рисунок 3.5.21 б, в), что может свидетельствовать о начале апоптотических процессов.

Радула формируется в слепом конце радулярного мешка округлой формы (Рисунок 3.5.22 а) с небольшим прогибом на дорсальной стороне (Рисунок 3.5.22 б-г) и диаметром до 120 мкм. Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой, которая расширяется на дорсальной стороне.

Сформированные зубы электронно-плотные, прикреплены к более электронно-светлой радулярной мембране (Рисунок 3.5.21 г, д). Два-три крупных одонтоблеста формируют центральный зуб. Высота одонтобластов центрального зуба достигает 48 мкм, ширина — 26 мкм. Овальное крупное ядро (до 27x22 мкм) располагается в базальной части клетки, вытянутой стороной вдоль основания (Рисунок 3.5.22 б, в). Одонтобласты латеральных зубов мельче (21 мкм в высоту, 5.5 мкм в ширину), овальное ядро (8.5x3.5 мкм) расположено базально (Рисунок 3.5.22 б, в-г).

Субрадулярный эпителий в зоне зрелых зубов вытянутый (около 12-13 мкм в высоту), с микровиллями, проникающими в радулярную мембрану (Рисунок 3.5.21 г). Овальные ядра размещаются базально. В зоне формирования клетки супрарадулярного эпителия отличаются вытянутой формой (высота 23-33 мкм и ширина 2-3.8 мкм) и овальными ядрами (5.9x3.9 мкм), располагающимися в середине клетки (Рисунок 3.4.33). Клетки супрарадулярного эпителия выделяют экстраклеточный матрикс, который окружает зубы радулы. На полутонких срезах видны апокриновые пузырьки, которые отшнуровываются от клеток супрарадулярного эпителия. В средней части радулы (в зоне созревания и зрелых зубов) супрарадулярный эпителий вплотную подходит к зубам (Рисунок 3.5.21 д).

Зона пролиферации располагается в латеральных частях радулярного мешка в зоне формирования радулы (Рисунок 3.5.22 а-в). Клетки имеют неясные границы и не формируют чёткого ряда. Ядра этих клеток округлые и существенно мельче ядер других клеток (до 2 мкм).

Буккальный комплекс Eubranchus rufium

Ротовое отверстие *E. rufium* расположено антеро-вентрально, окружено наружными губами и продолжается ротовой трубкой, которая переходит в буккальную полость. Отверстие в буккальную полость окружено буккальными губами (Рисунок 3.5.23 а, в; 3.5.24 а). Практически вся буккальная полость напротив рабочего края радулы выстлана челюстной пластинкой. Пищевод отходит с дорсальной стороны буккальной полости и выстлан клетками с многочисленными хитиновыми веретёнами в апикальной части (Рисунок 3.5.24 а, в).

Буккальный комплекс *E. rufium* состоит из глоточного вооружения, представленного радулой и челюстями, и внутренней и внешней мускулатуры. Буккальная мускулатура включает внешние и внутренние буккальные мышцы. Внешняя буккальная мускулатура представлена открывателями буккальных губ и вентрального буккального протрактора (Рисунок 3.5.23; 3.5.24 а, б). Открыватели буккальных губ формируют мышечное кольцо вокруг ротового отверстия и продолжают вдоль буккального комплекса назад, крепясь к стенке тела. Вентральные буккальные протракторы располагаются под буккальным комплексом и соединяют заднюю часть буккального комплекса и нижнюю губу (Рисунок 3.5.23; 3.5.24 а, б).

Массивные парные челюсти (Рисунок 3.5.24 д) покрывают около 75% буккального комплекса. Как и у *D. frondosus*, челюсти по большей части располагаются в латеральных складках буккального эпителия, где они и синтезируются (Рисунок 3.5.24 б). В свободной части, которая вдаётся в буккальную полость, формируются жевательные отростки челюстей с одним рядом конических зубцов по внешнему краю (Рисунок 3.5.24 д, е).

Радула *E. girium* трёхрядная. Центральный зуб довольно крупный, с подковообразным основанием. Высота зуба от основания до верхушки около 49 мкм. Терминальный зубец вдавленный, с каждой его стороны располагаются по пять зубцов (Рисунок 3.5.24 ж). Латеральные зубы имеют широкие, почти квадратные, основания и удлинённые треугольные зубцы (Рисунок 3.5.24 ж, з). На рабочей поверхности одонтофора центральные зубы образуют ряд, похожий на циркулярную пилу, латеральные зуб прижаты к радулярной мембране, их верхушки лежат между рядами центральных зубов (Рисунок 3.5.24 з).

Радула формируется в слепом конце радулярного мешка. Радулярный мешок короткий, не выходит за границу буккального комплекса (Рисунок 3.5.23 а; 3.5.24 а), так же как и у *D. frondosus*. Немногочисленные одонтобласты располагаются в радулярном мешке терминально, они крупнее, чем окружающие клетки (достигают 17-20 мкм в высоту и 7,5 мкм в ширину) (Рисунок 3.5.24 г). По гистологическим особенностям отличить одонтобласты от мембранобластов практически невозможно.

Онтогенез буккального комплекса

Онтогенез буккального комплекса *E. girium* был изучен на стадиях от свободноплавающего велигера до ползающей ювенильной особи с несколькими хорошо развитыми спинными папиллами. Основное внимание уделялось закладке мышечной системы, которая была изучена с помощью методов иммуноцитохимической окраски и конфокального лазерного сканирующего микроскопа. Велигер *E. girium* имеет вытянутый прозрачный протоконх (Рисунок 3.5.25 а). На стадии велигера закладываются мышцы буккального комплекса (Рисунок 3.5.25 б), включая ретракторы радулы, протракторы одонтофора и буккальные протракторы (Рисунок 3.5.25 в, г, е), а также внешняя мускулатура буккального комплекса (открыватели внешних губ) (Рисунок 3.5.25 д, врезка). Из глоточного вооружения поздний велигер несёт радулу, которая состоит из 7-8-и рядов (Рисунок 3.5.25 д). Осевший велигер скидывает протоконх и имеет червеобразный вид без папилл (Рисунок 3.5.25 ж). Радула и челюсти у *E. girium* на этой стадии хорошо представлены (Рисунок 3.5.25 з, м, н). Мускулатура соответствует мускулатуре буккального комплекса взрослых особей со всеми основными группами мышц: ретракторы радулы, буккальные протракторы, протракторы одонтофора, закрыватели и открыватели челюстей и открыватели внешних губ (Рисунок 3.5.25 и-о). Дальнейшее развитие буккального комплекса приводит к формированию хорошо развитых мышц и полному развитию глоточного вооружения.

Радула осевших ювенильных особей на рабочем крае представлена тремя зубами в поперечном ряду и имеет взрослую конфигурацию (Рисунок 3.5.25 з). Онтогенетические изменения

радулы состоят в увеличении размеров зубов и увеличении боковых зубцов на центральном зубе (от двух зубцов на ранних стадиях до четырёх у ползающей молодежи).

DORIDINA

Наиболее подробно строение буккального комплекса было исследовано у *Cadlina laevis*, особенности строения одонтобластов были описаны ещё у одного вида дорид — *Vayssierea elegans*. *Cadlina laevis*, согласно литературным данным, губкоед, который широкой радулой соскребает демоспонгий (Demospongiae) (Belmonte et al., 2015). Согласно нашим данным, в фекальных пеллетах и в буккальной полости были обнаружены капсулы стрекательных клеток гидроидных, а также домики диатомей, что может свидетельствовать о соскрёбывании с губок обрастаний. Второй вид — *Vayssierea elegans* — сверлильщик, который питается видами Spirorbis (Annelida), обитающими в спиральных известковых трубках (Baba, 1937).

Буккальный комплекс *Cadlina laevis*

Ротовое отверстие *C. laevis* располагается на вентральной стороне и окружено внешними и внутренними губами (Рисунок 3.5.26 а, б, д; 3.5.27 а; 3.5.28 а). Просвет глотки треугольный (Рисунок 3.5.27 б; 3.5.28 б). Сразу за внутренними губами вентральную и латеральную стороны буккальной полости выстилает лабиальная кутикула шириной около 150 мкм (Рисунок 3.5.26 д; 3.5.27 а-в; 3.5.28 а-в). Расположение лабиальной кутикулы *C. laevis* отличается от расположения челюстей кладобранхий. У всех представителей кладобранхий челюсти занимают дорсо-латеральное положение в буккальной полости, а лабиальная кутикула *C. laevis* — вентро-латеральное. Лабиальная кутикула усеяна двух-трёхзубыми родлетами, расположенными в 17-19 плохо организованных рядов (Рисунок 3.5.27 в-д). Высота родлета составляет 11-12 мкм.

Радула широкая и относительно короткая: в расправленном состоянии шириной до 800 мкм и длиной до 1800 мкм (Рисунок 3.5.29 а, б). Выделенная радула наполовину свободна от окружающего эпителия, а наполовину располагается в радулярном мешке, диаметр которого достигает 250 мкм (Рисунок 3.5.39 б). Радула в радулярном мешке свёрнута (Рисунок 3.5.29 д). Центральный зуб радулы мелкий, с 4-мя одинаковыми терминальными зубцами (Рисунок 3.5.29 е). Латеральных зубов около 20 с каждой стороны от центрального (Рисунок 3.5.29 е). Латеральные зубы меняются по форме от крючковидных с крупным терминальным зубцом и мелкими зубчиками с обеих сторон от него до серповидных с мелкими зубчиками по внешнему краю (Рисунок 3.5.29 е).

Зона формирования радулы (Рисунок 3.5.29 б) располагается в слепом конце радулярного мешка, где он, судя по внешней морфологии, слабо разделён на две половины (Рисунок 3.5.29 в, г). Согласно гистологическому строению деление на две половины осуществляется коллостилем,

который по сути является утолщением соединительнотканной оболочки (Рисунок 3.5.31 а, в). Радула загибается, заходя в эти половины (Рисунок 3.5.30 а, б, г, е). Одонтобласты располагаются по периметру зоны формирования (Рисунок 3.5.30 в, д). Мембранобласты — сразу за одонтобластами (рисунок 3.5.30 в, е; 3.5.31 а, б). Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой (Рисунок 3.5.31 а, б, в).

Ультратонкое строение лабиальной кутикулы. Лабиальная кутикула состоит из двух слоёв: электронно-плотного волокнистого внеклеточного матрикса толщиной 4-10 мкм (Рисунок 3.5.32 а) и родлетов, основание которых погружено в гомогенный матрикс (Рисунок 3.5.32 а). Родлеты формируются клетками гнатоэпителия в латеральных складках буккальной полости (Рисунок 3.5.32 а). Один гнатобласт формирует один родлет (Рисунок 3.5.32 а). Гнатобласты — вытянутые клетки, достигающие в высоту 36 мкм, с овальными ядрами, расположенными в центре. Гнатобласты соединены адгезивными контактами (Рисунок 3.5.32 в). В апикальной части гнатобласта большое количество хитиносом (Рисунок 3.5.32 б). Микровилли до 3 мкм проникают в формирующийся родлет (Рисунок 3.5.32 б), микровилли соседних клеток также проникают в родлет, но не больше чем на 1 мкм (Рисунок 3.5.32 в-г). Тонофиламенты проходят в апико-базальном направлении клеток и заходят в микровилли сформированных родлетов (Рисунок 3.5.32 в).

Ультратонкое строение радулы и зоны формирования радулы. Формирование зубов радулы происходит благодаря микровиллярной секреции *одонтобластов*, которые располагаются латерально и вентрально, вдоль изгиба радулы (Рисунок 3.5.31 г). Согласно трёхмерной модели зоны формирования радулы один зуб синтезируется тремя одонтобластами (Рисунок 3.5.30 д), расположенными в один ряд (Рисунок 3.5.33 а, б). Одонтобласты представляют собой крупные вытянутые (высотой 40–45 мкм) клетки с базально расположенными овальными ядрами (длиной 10–25 мкм) (Рисунок 3.5.33 а, б). На ультраструктурном уровне цитоплазма одонтобласта электронно-плотная, с многочисленными рибосомами. В апикальной части клетки обнаруживаются хитосомы (диаметром 0,05–0,1 мкм) (Рисунок 3.5.33 в). Апикальная поверхность одонтобластов несёт микровилли длиной 3 мкм, которые проникают в матрикс зуба. Средняя часть клетки содержит множество мелких пузырьков и митохондрий (Рисунок 3.5.33 в). Радулярный мешок покрыт соединительнотканной оболочкой (Рисунок 3.5.33 а, б).

Мембранобласты располагаются за одонтобластами и образуют единый валик, выделяющий радулярную мембрану (Рисунок 3.5.31 б, в). Мембранобласты представляют собой вытянутые клетки (высотой 40–45 мкм) с овальными ядрами, расположенными в основании (Рисунок 3.5.31 б). Мембранобласты имеют электронно-плотную цитоплазму, содержащую многочисленные рибосомы, хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи.

Апикальная поверхность клеток несёт микровилли длиной 4 мкм, проникающие в радулярную мембрану (Рисунок 3.5.34 а). В апикальных частях клеток располагаются базальные тельца, здесь же клетки соединяют адгезивные клеточные контакты (Рисунок 3.5.34 а). Новосинтезированная мембрана неоднородная, электронно-плотная (Рисунок 3.5.35 а). По мере созревания радула в целом становится более электронно-плотной (Рисунок 3.5.35 в-г).

Супрарадулярный эпителий неоднородный. Клетки разной формы располагаются над радулой и заходят между зубами (Рисунок 3.5.31 а, б), участвуя в созревании зуба. Высота клеток зависит от их расположения: у латерального края радулярного мешка они имеют высоту 30–35 мкм, а в средней части радулярного мешка — 70–80 мкм. Супрарадулярный эпителий образует тяжи, вдающиеся между радулярными зубами и окружающие их (Рисунок 3.5.35 б, в). По данным ТЭМ, цитоплазма клеток супрарадулярного эпителия электронно-плотная, содержит многочисленные рибосомы, везикулы и крупные митохондрии (Рисунок 3.5.35 в).

Мембранобласты переходят в *субрадулярный эпителий*, который подстилает радулу на всём её протяжении (Рисунок 3.5.31 а-в). Субрадулярный эпителий состоит из столбчатых клеток высотой 11–15 мкм с овальными ядрами, которые располагаются базально (Рисунок 3.5.35 а) или занимают центральное положение (Рисунок 3.5.35 б, г). Клетки субрадулярного эпителия имеют электронно-плотную цитоплазму, содержащую пучки тонофиламентов, прикреплённых в апикальной части к радулярной мембране, а в базальной части — полудесмосомами к базальной пластинке (Рисунок 3.5.35 б, г). Шероховатый эндоплазматический ретикулум хорошо развит (Рисунок 3.5.35 в). Апикальная поверхность клеток субрадулярного эпителия несёт короткие микровилли, которые заходят в радулярную мембрану на 0.5 мкм (Рисунок 3.5.35 а).

Буккальный комплекс *Vayssierea elegans*

Ротовое отверстие *V. elegans* располагается вентрально и продолжается ротовой трубкой, которая переходит в буккальную полость. Буккальный комплекс органов *V. elegans* состоит из мощной внутренней и внешней буккальной мускулатуры (Рисунок 3.5.36 а, б) и радулярного аппарата, челюсти отсутствуют. Пищевод отходит от дорсальной стороны буккальной полости. Два хорошо развитых кармана пищевода располагаются над терминальной частью радулярного влагалища (Рисунок 3.5.36 в, г; 3.5.37 а, в). Радулярный аппарат, включающий радулу и одонтофор, располагается на вентральной стороне буккального комплекса (Рисунок 3.5.37 а). Хрящи одонтофора или радулярный валик отсутствуют. В сагиттальном разрезе одонтофор имеет вид длинного (до 400 мкм длиной) и узкого (шириной до 80–90 мкм) мышечного стержня (Рисунок 3.5.36 в; 3.5.37 а).

Внешняя буккальная мускулатура включает три мышцы (расширители оральной трубки, открыватель внешних губ, буккальный тензор). Внутренняя буккальная мускулатура включает много разных мышц, их которых самые крупные — это буккальный сфинктер, радулярный ретрактор, ретракторы радулярного мешка, ретракторы одонтофора (Рисунок 3.5.36 а, б; 3.5.37 а-в).

В поперечном раду радулы *V. elegans* шесть зубов (четыре латеральных и два маргинальных). Радула состоит из 35–40 рядов. Центральный зуб редуцирован до кутикулярного утолщения (Рисунок 3.5.38 а). Внутренние латеральные зубы широкие и уплощённые, несут две пары крючковидных зубцов: внутренняя пара зубцов примерно в три раза короче внешней пары. Внешние латеральные зубы также широкие и уплощённые в основании. Каждый внешний латеральный зуб несёт два длинных крючковатых зубчика. Внутренний латеральный зуб в два раза длиннее внешнего. Маргинальные зубы широкие без зубчиков. Внутренний край маргинального зуба имеет выступ у нижнего края; внешний край слегка изогнут (Рисунок 3.5.38 а).

Формирование радулы происходит в слепом конце радулярного мешка. Цитоплазма одонтобластов содержит рибосомы и хорошо развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум. В апикальных частях одонтобластов можно обнаружить многочисленные везикулы и митохондрии. Микровилли глубоко проникают в формирующийся зуб (Рисунок 3.5.38 б). Формирующиеся зубы электронно-плотные только в апикальной части, а в базальной матрикс более рыхлый (Рисунок 3.5.38 б). По мере созревания они становятся полностью электронно-плотными, как это видно ближе к рабочему краю радулы (Рисунок 3.5.38 в). Радулярная мембрана (2–3 мкм толщиной) электронно-плотная и однородная, на сагиттальном ультратонком срезе заметны продольные пучки хитиновых волокон (Рисунок 3.5.38 д). Супрарадулярный эпителий располагается над радулой и заходит между зубами. Клетки супрарадулярного эпителия высокие, соединены в апикальной части адгезивными контактами. Цитоплазма электронно-прозрачная, с везикулами в апикальной части каждой клетки (Рисунок 3.5.38 б, г). Субрадулярный эпителий располагается под радулярной мембраной и состоит из уплощённых (высотой 10 мкм и шириной 25–30 мкм) клеток с центрально расположенными крупными ядрами овальной формы (Рисунок 3.5.38 д). Цитоплазма клеток субрадулярного эпителия электронно-прозрачна и содержит в апикальной части рибосомы и вакуоли с зернистым электронно-плотным содержимым. Микровилли практически отсутствуют и не проникают в радулярную мембрану (Рисунок 3.5.38 д).

Обсуждение

Общая организация буккального комплекса Nudibranchia

Для голожаберных моллюсков характерна сильная радиация пищедобывания и пищевых объектов. Поскольку монофилия *Nudibranchia* не вызывает сомнения, то при таком разнообразии пищевых специализаций эта группа хорошо подходит для изучения эволюционных преобразований пищедобывательного аппарата, адаптаций к разным способам питания и выявления синапоморфий и параллелизмов. Объектами питания голожаберных моллюсков могут быть различные морские животные: губки, книдарии, кольчатые черви, мшанки, другие голожаберные моллюски, асцидии (Aboul-Ela, 1959; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Göbbeler, Klussmann-Kolb, 2011; Goodheart et al., 2017; Johnson, 1992; McBeth, 1971; Young, 1969). Разные группы голожаберных моллюсков при питании одним и тем же объектом могут обладать разными пищедобывательными стратегиями и, соответственно, разным пищедобывательным аппаратом (Belmonte et al., 2015; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Ekimova et al., 2019; Korshunova et al., 2017; Valdés, 2004; Young, 1969), в то же время даже внутри одного вида могут быть выявлены разные механизмы питания и, соответственно, модификации глоточного вооружения. Это хорошо показано на онтогенетических изменениях, связанных с различиями диеты у ювенильных и взрослых особей (Ferreira, 1977; Bickell et al., 1981; Osaña et al., 2004; Martynov, Korshunova, 2015). Таким образом, понимание формирования и онтогенеза глоточного вооружения является важным инструментом в реконструкции эволюционных преобразований и филогении группы. Несмотря на важность морфологии глоточного вооружения, данные по ультратонкому строению и возобновлению радулы и челюстей отсутствуют. В результате нашей работы впервые были получены данные по формированию челюстей у голожаберных моллюсков, а также гистологическим особенностям зоны формирования радулы.

Все изученные виды используют разный тип питания. Для *Coryphella verrucosa* характерен всасывающе-измельчающий тип питания, при котором гидроидный полип не захватывается радулой или жевательными отростками челюстей, а всасывается в буккальную полость, где истирается с помощью радулы. *Dendronotus frondosus* обладает смешанным типом питания: передвигаясь по субстрату, соскрёбывает всё подряд, включая мелких книдарий. *Eubranchius rupium* — это настоящий сверлильщик, который делает радулой мелкие дырки в теке гидроидных полипов, после чего высасывает ценосарк. Беломорская *Cadlina laevis*, по всей вероятности, соскрёбыватель, питается в основном губками. *Vayssierea elegans* является, так же как и *E. rupium*, сверлильщиком, только питается седентарными аннелидами спирорбисами с твёрдыми известковыми трубками.

В зависимости от типа питания пицедобывательный аппарат обладает разными модификациями. *D. frondosus* и *C. laevis* характеризуются хорошо развитым мышечным валиком в одонтофоре, который обеспечивает движение рабочего края радулы вперёд-назад. Этот валик заменяет хрящи радулы у видов со скребущим типом питания. У сверлящих видов *V. elegans* и *E. ruriium* с подвижным радулярным аппаратом происходит редукция опорной структуры одонтофора, что способствует увеличению подвижности радулы (Иванов, Старобогатов, 1990; Morse, 1966; Katsuno, Sasaki, 2008), необходимому при сверлении.

Основное отличие челюстей кладобранхий и дорид — локализация в буккальной полости. Для кладобранхий характерны парные массивные челюсти, которые располагаются дорсолатерально и практически покрывают всю буккальную массу наподобие шлема. Челюсти кладобранхий выполняют, с одной стороны, поддерживающую функцию для буккальной массы, а с другой — участвуют в добычании пищи, как это описано, например, для *Coryphella verrucosa*, у которых свободные края челюсти, выступающие в буккальную полость, участвуют в удержании полипа, которым они питаются. При этом у моллюсков рода *Dendronotus*, питающихся стрекающими и теми, кто использует стратегию резкого захвата, жевательные отростки принимают участие в перекусывании стебля жертвы (Lambert, 1991; Ekimova et al., 2019). Однако беломорский *D. frondosus* обладает скребущим типом пицедобывания (Ekimova et al., 2019). Вероятнее всего, основной функцией челюстей в данном случае будет не захват добычи, а обеспечение целостности буккального комплекса органов и предотвращение выпадения пищи при глотании. Жевательные отростки с зубчиками челюстей *E. ruriium*, вероятно, выполняют функцию закрепления на полипе. Для *Cadlina laevis* характерна широкая радула с большим количеством зубов. Такой тип радулы возникает в разных группах гастропод при переходе к питанию губками. В буккальном комплексе *C. laevis*, кроме радулы, развивается характерная, по-видимому, для всех дорид вентрально расположенная лабиальная кутикула с многочисленными родлетами. Очевидно, такая структура помогает скрести губки.

Вентральное положение лабиальной кутикулы дорид уникально для гастропод и, вероятно, возникло *de novo*. Однако, по персональным сообщениям Е. Чабан, такое же положение челюстных образований характерно для рингикулид (Ringiculidae), которые по некоторым молекулярным данным являются базальной группой Euthyneura (Ringiculidae+Nudibranchia), в связи с чем возникает неразрешимый на данный момент вопрос: появилось ли вентральное расположение челюстных элементов независимо у разных групп или было плезиоморфным состоянием для Euthyneura.

Возобновление челюстей

Впервые было проведено исследование ультратонкого строения и возобновления челюстей голожаберных моллюсков, которое показало, что монолитная пластинка кладобранхий формируется благодаря микровиллярной секреции гнатобластов, локализованных в двух точках роста: в задних частях пластинок и на переднем крае, где расположены жевательные отростки. Такую же локализацию зон формирования челюстей можно отметить для челюстей пателлогастропод, у которых задние и передние крылья формируются внутри складки гнатоэпителия, а рабочий край челюсти — с наружной стороны этой складки.

Напротив, родлеты *Cadlina laevis* формируются в эпителиальной складке, расположенной вентро-латерально ближе к рабочему краю радулы. Каждый родлет образован одной клеткой (гнатобластом). Данные по гистологическому строению видов Cephalaspidae косвенно свидетельствуют об аналогичном механизме синтеза, при котором одна клетка гнатобласта секретирует один родлет (Fretter, 1939; Rudman, 1971), а также к Caenogastropoda (*Marisa cornuarietis* (Linnaeus, 1758) (Architaenioglossa)) и Vetigastropoda (*Puncturella noachina*, (Vetigastropoda)).

Возобновление радулы

Радула голожаберных моллюсков не бывает такой же длинной, как, например, у пателлогастропод. Как правило, радулярный мешок очень компактный и не выходит за границы буккальной массы. Поскольку среди голожаберных моллюсков нет истинных соскрёбывателей, то и радула остаётся короткой. По этой же причине зубы радулы если и минерализируются, то несильно. Как правило, мешок цельный, не разделён на две части, за исключением широкой радулы *Cadlina laevis*. Такое расщепление зоны формирования радулы *C. laevis* повышает площадь секретируемой поверхности, что и позволяет синтезировать широкую радулу. Особенностью широких радул некоторых голожаберных моллюсков, как и некоторых других гетеробранхий (например, представителей Hygrophila и Eupulmonata, а также Aplysiida), является коллостиль (Carriker, Bilstad, 1946; Curtis, Cowden, 1977; Mackenstedt, Märkel, 1987; Morton, 1955; Peters, 1979). Иванов (1990) ранее предполагал, что функциональное значение этой структуры в широких радулах заключается в предотвращении сморщивания зоны радулярного образования при движении радулы. Для голожаберных моллюсков коллостиль отмечен у *C. laevis* и *D. frondosus*. Поскольку эти виды относятся к разным группам голожаберных, то, вероятно, коллостиль — это больше адаптивная структура.

Основной отличительной чертой организации зоны формирования является малоклеточное формирование одного зуба радулы. Эта тенденция сохраняется у всех гетеробранхий. Зубы синтезируются микровиллями, которые проникают глубоко в новый зуб. Одонтобласты

существенно крупнее клеток выстилки радулярного мешка. Если сравнивать абсолютные размеры одонтобластов разных видов голожаберных моллюсков, то можно отметить различие в размерах одонтобластов между разными видами (и радулами), а также различие одонтобластов, формирующих разные зубы в одной радуле. Таким примером является радула *D. frondosus*. Центральный зуб *D. frondosus* значительно шире и массивнее, чем латеральные, а размер одонтобластов коррелирует с размером зубов: одонтобласты центрального зуба крупнее одонтобластов латеральных зубов, что может быть объяснено тем, что гетеробранхии пошли по пути увеличения размера, а не числа (как у других групп гастропод) клеток, формирующих один зуб, и при необходимости синтезировать крупный зуб увеличивается размер, а не количество одонтобластов.

Онтогенетические изменения глоточного вооружения Nudibranchia

Онтогенетические изменения глоточного вооружения были прослежены на *Eubranchus rufum*. Основные элементы буккального комплекса закладываются на стадии велигера, когда личинка только готовится к оседанию. Личиночная радула, так же как и у других гастропод, за исключением пателлогастропод, соответствует по конфигурации взрослой радуле. Челюсти закладываются в постэмбриональном периоде. Формирование взрослой конфигурации буккального комплекса связано с переходом к взрослому типу питания сразу после оседания, в отличие от многих примеров, когда глоточное вооружение только что осевших постметаморфных ювенильных особей отличается от такового у взрослых из-за различия диет в онтогенезе (Ekimova, Malakhov, 2016; Ekimova 2019; Martínez-Pita et al., 2006; Nybakken, 1988).

Глоточное вооружение PTEROPODA

Pteropoda (или крылоногие) — это пелагические гетеробранхии. Морфология глоточного вооружения была более подробно исследована на примере планктонного хищного безраковинного моллюска *Clione limacina* (17 взрослых особей и 7 личинок). Дополнительно строение одонтобластов было исследовано для другого планктонного вида гимносомат *Limacina helicina* (8 взрослых особей и 6 личинок). *Clione limacina* — это крупный моллюск, во взрослом состоянии лишённый раковины. Весь его жизненный цикл проходит в толще воды. Это избирательный хищник, который питается другим представителем гимносомат — *Limacina helicina*. Взрослые особи *L. helicina*, в отличие от *C. limacina*, имеют тонкую раковину. Весь их жизненный цикл также проходит в толще воды.

Результаты

Буккальный комплекс Clione limacina

Буккальный аппарат *C. limacina* состоит из трёх пар буккальных конусов — липких щупалец, участвующих в удержании добычи, — пары мышечных мешков крючьев и радулярного аппарата

(Рисунок 3.5.39 а-в). В рабочем состоянии буккальные конусы, покрытые папиллами, выделяющими липкий секрет (Рисунок 3.5.39 д-е), сильно удлиняются, а мешки крючьев раздвигаются и немного выворачиваются (Рисунок 3.5.39 а-в). Небольшая радула располагается между мешков крючьев (Рисунок 3.5.39 б, г). Во втянутом состоянии все эти структуры различимы в виде тёмных пятен на вершине головы.

Щелевидное ротовое отверстие смещено на дорсальную сторону (Рисунок 3.5.39 в; 3.5.40 а, б). Ротовое отверстие ведёт в узкую буккальную полость, которая без видимых границ переходит в пищевод (Рисунок 3.5.40 а, б). Пищевод уплощён с боков. С вентральной стороны буккальной полости располагается радулярный мешок (Рисунок 3.5.40 а), а мешки крючьев — по бокам от него (Рисунок 3.5.40 б). В гистологическом плане они представляют собой инвагинацию буккального эпителия, вокруг которой хорошо развита поперечная и кольцевая мускулатура. Всего насчитывается около 27-30 крючьев, расположенных неправильными рядами на латеральной стороне мешка. В основании мешка крючья самые крупные, а ближе к апикальной части уменьшаются (Рисунок 3.5.40 в-г). В спокойном состоянии верхушки крючьев немного выдаются из мешка (Рисунок 3.5.40 д).

Радула небольшая (до 800 мкм в длину), размещается между мешками крючьев (Рисунок 3.5.41 а). Радулярный мешок короткий, не выходит за границы одонтофора (Рисунок 3.5.41 а-в). В одном поперечном ряду радулы располагается широкий центральный зуб (Рисунок 3.5.41г) и несколько (7-12) крючковидных латеральных по бокам от него (Рисунок 3.5.41 г, д). Количество и размер латеральных зубов может увеличиваться в онтогенезе. По данным СЭМ у одной особи высота созревших зубов в зоне деградации (самые старые зубы) составляет 19-21 мкм, а в рабочей зоне — 40-45 мкм (Рисунок 3.5.41 в).

Радулу подстилает мышечный одонтофор (рисунок 3.5.41 б, в), состоящий из пары удлинённых валиков (Рисунок 3.5.42 в-е; 3.5.43 а, б). Радулярный валик состоит из чередующихся друг с другом продольных и поперечных миоцитов (Рисунок 3.5.43 а). Парные продольные ретракторы радулы располагаются под радулярным мешком, прикрепляются к субрадулярному эпителию в рабочей зоне и идут назад к мышцам у основания мешка крючьев (Рисунок 3.5.42 д, е; 3.5.43 б-г). Над радулярным мешком расположены более развитые дорсальные продольные мышцы (Рисунок 3.5.42 в-е; 3.5.43 в, г). Протракторы одонтофора соединяют основания радулярных валиков (Рисунок 3.5.42 в-е; 3.5.43 б). Поперечные буккальные протракторы толстые, расположены вентрально под радулярным аппаратом и связаны с мешками крючьев (Рисунок 3.5.42 в-е; 3.5.43 б, г).

Ультратонкое строение крючьев. Каждый челюстной элемент — крюк — образуется одной эпителиальной клеткой (гнатобластом). Самые крупные крючья формируются на дне мешка и могут достигать 1 мм в высоту. Размер крючьев уменьшается по мере продвижения к отверстию мешка (Рисунок 3.5.44 а-г). Два самых крупных крюка формируются на дне и протягиваются вдоль всего мешка (Рисунок 3.5.44 б). Крючья довольно плотно прилегают друг к другу, пространство между ними заполнено аморфным матриксом. Выше (через 100-150 мкм) два основных крюка становятся немного тоньше, и закладывается третий крюк (Рисунок 3.5.44 в). В основании крюка гнатобласт плотно прилегает к базальной мембране (Рисунок 3.5.45 а, б, д).

Гнатобласты — это вытянутые одиночные клетки буккального эпителия, которые различаются по размеру в зависимости от величины и расположения крюка. Самая крупная клетка достигает размеров 980x150 мкм и имеет крупное ядро (до 120x60 мкм), расположенное в нижней её половине (Рисунок 3.5.40 г). Самая мелкая — 80x8 мкм. Цитоплазма самых крупных крючьев, которые начинают формироваться на дне мешка, электронно-прозрачная, с большим содержанием вакуолей разной электронной плотности, достигающих 1 мкм в диаметре (Рисунок 3.5.45 д-и; 3.5.46 б). Цитоплазма самых мелких крючьев также содержит сферические вакуоли и заполнена шероховатым эндоплазматическим ретикуломом (рис. 3.5.46 в, г). Микровилли развиты крайне слабо и заметны только в основании крюка (Рисунок 3.5.45 з, ж; 3.5.46 б). На всей остальной площади клетки гнатоэпителия микровилли не развиты (Рисунок 3.5.45 и; 3.5.46 г, ж).

На ультраструктурном уровне стенка крюка представляет собой довольно тонкий слой электронно-плотного гомогенного вещества, который окружает гнатобласт по всему периметру. Стенка самого маленького крюка толщиной 1 мкм, на верхушке утолщается до 7 мкм. Минимальной толщины стенка крюка достигает в основании клетки гнатоэпителия, где его могут пронизывать короткие микровилли. Максимальная толщина стенки у крупных крючьев — 5 мкм. Отверстия от микровилл можно обнаружить только в основании крюка (Рисунок 3.5.45 ж, з; 5в), на всём остальном протяжении цитоплазма гнатобласта плотно прилегает к крюку без признаков микровилл (Рисунок 3.5.45 и; 3.5.46 г; 3.5.47 ж).

Клетки, окружающие гнатобласты, можно разделить на две группы: вставочные и подстилающие. Первые расположены между клетками гнатоэпителия и представляют собой высокие клетки с меандрирующими границами. Цитоплазма электронно-плотная, длинные микровилли уходят далеко в пространство между крючьями (Рисунок 3.5.45 б; 3.5.46 а; 3.5.47 а). В цитоплазме хорошо развит шероховатый эндоплазматический ретикулум и довольно много везикул. Диаметр микровилл до 700 нм (рис. 3.5.47 г). Клетки второй группы могут иметь разную форму, чаще всего они вытянуты (до 12.4x6.2 мкм) и заполнены электронно-прозрачной цитоплазмой.

Цитоплазма содержит эндоплазматический ретикулум и сферические вакуоли. Ядро неправильной формы, чаще овальное, занимает центральное положение (8.4x4.5 мкм) (Рисунок 3.5.45 в; 3.5.46 в; 3.5.47 б). Эти клетки лишены микровиллей.

Остальную полость мешка крючьев выстилает однослойный эпителий, представленный вытянутыми клетками (до 13x9 мкм) (Рисунок 3.5.45 б; 3.5.48 а, в, г). Базальная мембрана средней электронной плотности, до 1.4 мкм толщиной. Ядро неправильной формы занимает центральное положение. В цитоплазме также содержатся эндоплазматический ретикулум и гранулы разной электронной плотности (Рисунок 3.5.48 а-в). По периметру клетки в апико-базальном направлении тянутся тонофиламенты. Микровилли не очень длинные, достигают 1.7 мкм в длину. Кутикула, выделяемая этими клетками, занимает всё свободное пространство мешка крючьев и представляет собой однородное вещество средней электронной плотности. Все крючья погружены в этот матрикс, который в терминальной части мешка меняет свою структуру и предстаёт в виде полых тонких трубочек (Рисунок 3.5.46 а, в; 3.5.47 ж).

Ультратонкое строение радулярного мешка. В радуле можно выделить четыре зоны: зону формирования, зону созревания, рабочий край и зону деградации. Зона формирования радулы находится в слепом конце радулярного мешка. Зубы располагаются по внутреннему периметру радулярного мешка (Рисунок 3.5.49 а). В основании синтезирующийся зуб пронизан многочисленными микровиллями, а в апикальной и средней частях — равномерно электронно-плотный (Рисунок 3.5.49 б; 3.5.50 а). Ширина основания зуба у исследуемых образцов составляет 3-4 мкм. Зрелые зубы электронно-плотные, с многочисленными гранулами; ширина основания 6-7 мкм (Рисунок 3.5.50 в, г; 3.5.51; 3.5.52). Радулярная мембрана электронно-плотная и очень тонкая в зоне формирования (0.2-0.5 мкм) (Рисунок 3.5.49 в, г). В зоне зрелых зубов радулярная мембрана состоит из поперечных волокон, её толщина составляет около 0.6-0.7 мкм (Рисунок 3.5.50 а, г; 3.5.51). В рабочей зоне и зоне деградации радулярная мембрана более толстая (до 1.2-1.3 мкм) и электронно-прозрачная (Рисунок 3.5.52). Субрадулярная мембрана в рабочей зоне не развита (Рисунок 3.5.53 а).

Видимых различий в ультраструктуре между одонто- и мембранобластами нет. Оба типа клеток имеют квадратную или прямоугольную форму (шириной до 6.5 мкм и высотой до 11.5 мкм) и выстилают периметр слепого конца радулярного мешка. Один зуб образован несколькими одонтобластами (Рисунок 3.5.49 в, г). Одонтобласты имеют электронно-прозрачную цитоплазму с шероховатым эндоплазматическим ретикулумом, митохондриями и вакуолями (Рисунок 3.5.49 в, г). Крупное овальное ядро (до 3.2-7.9 мкм) располагается в основании клетки (Рисунок 3.5.49 в, г). Одонтобласты соединены адгезивными контактами, базальных телец в апикальной части нет

(Рисунок 3.5.49 в-д), но она несёт многочисленные микровилли, проникающие в основание зуба (Рисунок 3.5.49 в-д). Базальная мембрана электронно-плотная; её толщина достигает 0.15 мкм (Рисунок 3.5.49 в). Одонтобласты чередуются с клетками сходного размера, но с электронно-плотной цитоплазмой, содержащей электронно-плотные везикулы, что, возможно, указывает на процессы апоптоза (Рисунок 3.5.49 в, г).

Субрадулярный эпителий состоит из квадратных или прямоугольных (до 8.7 мкм в ширину и 13 мкм в высоту) клеток с большим овальным (4.1x8.1 мкм) ядром в основании или по центру (Рисунок 3.5.50 в, г; 3.5.51). Клетки соединены адгезивными контактами. Базальная мембрана тонкая (до 0.15 мкм) и электронно-плотная. Тонкофиламенты тянутся от базальной к апикальной части клеток (Рисунок 3.5.51 б). На рабочем крае в клетках субрадулярного эпителия содержится большое количество тонкофиламентов, пронизывающих их от базальной до апикальной части (Рисунок 3.5.52). Супрарадулярный эпителий располагается между зубами (Рисунок 3.5.51 б). Цитоплазма супрарадулярного эпителия электронно-прозрачная, с митохондриями, шероховатым эндоплазматическим ретикулом, аппаратом Гольджи и вакуолями. Крупное овальное ядро (до 6.25x14 мкм) расположено в основании клетки (Рисунок 3.5.49 а; 3.5.50 в). Буккальный эпителий после зоны деградации покрыт аморфной кутикулой (Рисунок 3.5.53 г).

Радулярные валики состоят из поперечных и продольных мышц (диаметром 8.6–11.7 мкм) (Рисунок 3.5.53 а-в). Миофибриллы в радулярных валиках расположены в продольном и поперечном направлениях. Центральная часть содержит ядро, митохондрии и шероховатый эндоплазматический ретикулум (Рисунок 3.5.53 б, в). Контакты между миоцитами плотные (Рисунок 3.5.53 б).

Формирование радулы в раннем онтогенезе. Велигеры *C. limacina* встречаются в планктоне в начале лета. Они хорошо отличимы от велигеров других гастропод по вытянутому протоконху без завитков и хорошо развитому велуму (Рисунок 3.5.54 а). Мышечная система сохраняет личиночные признаки в виде продольных личиночных мышц, тянущихся от верхушки велигера до велума (Рисунок 3.5.54 б, в). При этом пищеварительная система хорошо развита и состоит из передней кишки с радулярным мешком, в котором уже синтезируется радула, средней кишки с хорошо развитым желудком, который соединяется с пищеварительной железой, и задней кишки, которая делает петлю и открывается анальным отверстием подо ртом (Рисунок 3.5.54 г-е). Судя по положению анального отверстия, на этой стадии не происходит торсиона. Несмотря на то, что личиночная радула закладывается на стадии велигера, челюстных образований ещё не видно. Поскольку радула очень мелкая и обнаружить её методами световой микроскопии невозможно, то велигеры были покрашены красителем, маркирующим неполимеризованный хитин. Исследования на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе показали, что радула появляется на стадии

велигера. Ларвальная радула очень мелкая, состоит всего из нескольких рядов (4-5) и трёх зубов в поперечном ряду (Рисунок 3.5.54 ж-з). Радулярный мешок на поперечных срезах немногочеточный (на срезе можно видеть до 20 клеток); все выстилающие его клетки однородные: вытянутой формы с овальным базально расположенным ядром (Рисунок 3.5.55). Высота клеток достигает максимум 14-15 мкм. Обобщённые данные по развитию и формированию радулы *C. limacina* даны на рисунке 3.5.56.

Буккальный комплекс Limacina helicina

Формирование и закладка радулы *L. helicina* были исследованы менее детально, чем глоточное вооружение *C. limacina*. Основные точки фокуса — это зона формирования радулы и стадия её закладки в развитии.

L. helicina плавает и ловит планктон с помощью крыльев (Рисунок 3.5.57 а) — структур, гомологичных ноге других брюхоногих моллюсков. Ротовое отверстие прикрыто дополнительными латеральными структурами, которые располагаются в основании крыльев (Рисунок 3.5.57 б). Оно неширокое и переходит в ротовую трубку, густо выстланную ресничным эпителием (Рисунок 3.5.57 д). В небольшую буккальную полость вдаётся рабочий край мелкой радулы. Радула состоит из 10-11 поперечных рядов и наполовину погружена в радулярный мешок (Рисунок 3.5.57 в). В каждом поперечном ряду по три зуба — центральный и пара латеральных. Центральный зуб до 25 мкм в высоту, с длинным, но узким терминальным зубцом и мелкими зубчиками по краям с обеих сторон от центрального зубчика (Рисунок 3.5.57 г). Латеральные зубы по размеру и морфологии похожи на центральный (Рисунок 3.5.57 д). Радулярный мешок отходит от вентральной стороны буккальной полости (Рисунок 3.5.57 д, е). Формирование радулы происходит в слепом конце радулярного мешка, где располагаются одонтобласти, по гистологии отличающиеся от окружающих клеток выстилки радулярного мешка (Рисунок 3.5.47 е). Ядро одонтобласти значительно крупнее (до 17x12 мкм), чем ядра этих клеток (до 5x7 мкм) (Рисунок 3.5.57 е).

Велигеры *L. helicina* долгоплавающие, их можно найти в планктоне в течение всего лета, начиная с июня. Они хорошо отличимы от планктонных велигеров других гастропод по левозакрученному протоконху, большому велуму и коричнево-чёрному окрасу мягких тканей (Рисунок 3.5.58 а). Согласно трёхмерной модели передняя и средняя кишка хорошо развиты, в отличие от задней, которая не открывается анальным отверстием (Рисунок 3.5.58 в, г). Широкое цилиарное ротовое отверстие ведёт в ротовую полость, на дне которой уже начинает развиваться радулярный мешок с первыми зубами радулы (Рисунок 3.5.58 д, е). Так же как и у велигерной радулы *C. limacina*, в клетках радулярного мешка нет видимых отличий, радула формируется одинаковыми клетками (Рисунок 3.5.58 е).

Обсуждение

Механизм питания и общая морфология глоточного вооружения *Clione limacina* хорошо описана (Lalli, 1970; Conover, Lalli, 1974). Тем не менее трёхмерные модели головного конца *C. limacina* дополнили имеющиеся данные по мускулатуре буккального комплекса (Morton, 1958; Lalli, 1970; Yamazaki, Kuwahara, 2017; Norekian et al., 2019). Ранее были описаны три группы мышц, связанных с радулой: 1) протракторы радулы; 2) ретракторы радулы; 3) вентральные поперечные мышцы, соединяющие мешки крючьев и радулярный мешок (Lalli, 1970). Согласно нашим данным, кроме описанных мышц в буккальном комплексе присутствуют: 4) дорсальные продольные радулярные мышцы и 5) вентральный аппроксиматор, соединяющий радулярные валики. Дорсальные продольные мышцы помогают радулярным ретракторам оттягивать радулу во время её работы, а вентральный аппроксиматор дополнительно помогает натяжению радулы на одонтофоре в рабочей зоне. Основным ловчим аппаратом *C. limacina* являются липкие конусы, а мешки крючьев служат для того, чтобы достать мягкое тело морского ангела из раковины. В этом процессе радула имеет второстепенное значение, о чём свидетельствует в том числе её небольшой относительно крючьев размер. Радула большинства Gymnosomata состоит из центрального зуба и нескольких (от 2 до 10) крючковидных латеральных зубов (Pruvot-Fol, 1954; van der Spoel, 1976). Количество латеральных зубов у двух родов (*Clione* и *Cliopsis*) увеличивается при созревании (Angulo-Campillo, Aceves-Medina, 2018; Pruvot-Fol, 1954; van der Spoel, 1976).

Linacina helicina используют большую сферическую слизистую сеть, которую трудно увидеть (Gilmer, Harbison 1986), для сбора широкого спектра различных планктонных частиц (Lalli, Gilmer 1989). Поэтому даже взрослые особи имеют относительно широкое ротовое отверстие, выстланное ресничками, а радула небольшая и состоит из трёх мелких зубов в ряду. Челюстных образований или утолщённой кутикулы буккальной полости нет.

Формирование челюстных образований Pteropoda. Особенностью синтеза крючьев у *C. limacina* является одноклеточное формирование даже самых крупных крючьев, которые могут достигать 1 мм в длину. Гнатобласты на ультраструктурном уровне характеризуются набором органелл, характерным для интенсивной синтетической деятельности (Gosliner, 1994). Тем не менее гнатобласты разных по размеру крючьев отличаются между собой по соотношению эндоплазматического ретикулума и секреторных гранул. Гнатобластов мелких крючьев содержат больше вакуолей разной электронной плотности, что может быть свидетельством некротических (или апоптотических) процессов. Другой особенностью гнатобластов *C. limacina*, в отличие от гнатобластов челюстей других гастропод, является строение микровиллей. Микровилли крючьев *C.*

limacina развиты по периметру в основании крюка, часто очень короткие и скорее похожи на неровности цитоплазматической мембраны гнатобласта. По всей остальной площади гнатобласта клеточная мембрана гладкая, без микровиллей и плотно прилегает к кутикулярной стенке. Поскольку микровилли маркируют зону синтеза, то можно предположить базипетальный рост каждого крюка.

Интересно, что свободное пространство мешка (между крючьями) заполнено аморфным веществом, которое секретируется вставочными клетками, расположенными между гнатобластами. Вероятно, это подобие цементирующего материала, который помогает упрочнять и удерживать крючья вместе. Таким образом, гипотетическая схема выворачивания мешка и отделения крючьев друг от друга, предложенная Лалли (Lalli, 1970), может оказаться не совсем верной, и мешок крючьев, скорее всего, не может полностью выворачиваться, а крючья — разъединяться.

Несмотря на полученные данные, судить о гомологии крючьев *Clione* затруднительно. По своему положению (латеральному относительно радулы), функциональному назначению и эктодермальному происхождению мешки крючьев можно рассматривать как структуры, гомологичные парным челюстям других гастропод. Однако, основываясь на особенностях тонкого строения, можно предположить, что крючья *Clione* имеют независимое происхождение.

Для всех изученных на ультраструктурном уровне челюстей гастропод (Hughes, 1979; Lufty, Demian, 1967) известен один способ формирования — микровиллярный рост, при котором гнатэпителий имеет хорошо развитые длинные микровилли, глубоко пронизывающие челюстную пластинку в зоне роста. Именно микровилли отвечают как за формирование челюсти в целом, так и за её длительный рост и утолщение. Крюк *C. limacina* представляет собой тонкую электронно-плотную кутикулярную оболочку — конус на поверхности единичной живой клетки. Полное отсутствие микровиллей на поверхности гнатобласта, за исключением его базальной части, свидетельствует, по всей видимости, о том, что постоянный рост крючьев *C. limacina* в течение длительного периода невозможен, т. е. крючья морских ангелов формируются в процессе органогенеза в окончательном виде и потом не изменяются. Отсутствие продолжительного роста у кутикулярных структур в глотке морских ангелов, по-видимому, обусловлено коротким однолетним жизненным циклом этих животных.

Для ещё одного представителя Gymnosomata, *Crucibranchaea macrochira*, Лалли (Lalli, 1970) описал более сложный челюстной аппарат, состоящий (по данным световой микроскопии) из парных мешков крючьев, а также дополнительной папиллы, вооруженной многочисленными зубцами и расположенной в буккальной полости вентральнее радулы. Конические зубцы папиллы по своему строению имеют много общего с крючьями (Lalli, 1970). Кларк (Clark, 1977) считал, что

крючья клиона произошли от челюстей анаспид (Anaspidae), которые представляют собой родлеты, расположенные в буккальной полости. Однако гистологические исследования пищеварительной системы Anaspidae и Gymnosomata показали, что крючки *Clione* принципиально отличаются от родлетов анаспид, поскольку у последних родлеты представляют собой кутикулярные зубы, не имеющие полости внутри (Klussmann-Kolb, Dinapoli, 2006).

Формирование радулы птеропод сохраняет основные особенности формирования радулы Heterobranchia. У обоих изученных видов радула формируется в радулярном мешке небольшим количеством одонтобластов, отличающихся более крупными размерами относительно клеток выстилки радулярного мешка. Количество зубов у *C. limacina* увеличивается в течение жизни, что стало возможным благодаря расположению одонтобластов на внутреннем периметре радулярного мешка. Зубы других брюхоногих образованы вентрально или латеро-вентрально расположенными одонтобластами (Peters, 1979; Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Markel, 1984). Радулярная мембрана *Clione limacina*, в отличие от радулярной мембраны других брюхоногих моллюсков, очень тонкая и электронно-плотная в зонах формирования и созревания, но электронно-прозрачная на рабочем крае и в зоне деградации (Mackenstedt, Markel, 1987; Mischor, Markel, 1984). Дополнительные крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне и субрадулярная мембрана отсутствуют. Обе эти структуры хорошо развиты у видов со скребущим типом питания и исчезают у видов, перешедших к хищничеству, или тех, чья радула не принимает активного участия в добывании пищи.

Закладка радулы в раннем онтогенезе. Закладка радулы у обоих видов происходит на стадии планктотрофного велигера. Личиночная радула *Clione limacina* состоит из 3-х зубов в поперечном ряду. Никаких признаков формирования буккальных конусов или мешков крючьев не обнаружено. Радула велигера *L. helicina*, по всей вероятности, содержит один зуб в ряду, а во втором ряду содержится уже полный (три зуба) набор. Таким образом, закладка глоточного вооружения у изученных видов характерна также и для других видов гастропод, представленных в этой работе, а именно: радула формируется на стадии велигера, а челюстные дополнительные структуры — после метаморфоза. Радулярный мешок обоих видов, как и у всех других гастропод, малоклеточный и состоит из слабо дифференцированных клеток. Таким образом, оба вида птеропод имеют общий для гастропод паттерн развития и закладки радулы.

Глоточное вооружение SACOGLOSSA

Sacoglossa отличаются от многих гастропод тем, что использованные зубы их радулы не отваливаются от неё в зоне деградации, а скапливаются в специальном субрадулярном мешке,

который располагается под радулярным аппаратом. Именно этой особенности группа обязана своим названием. Было изучено формирование радулы взрослых особей *Limapontia senestra* (Quatrefages, 1844) и закладка радулы в онтогенезе. Этот некрупный безраковинный моллюск, достигающий 2 мм в длину, живёт в литоральных ваннах, ассоциирован с нитчаткой, которой и питается, прокалывая клетки радулой и высасывая их содержимое. *L. senestra* обычен в окрестностях ББС МГУ. Всего было исследовано 17 взрослых особей и 18 личинок на разных стадиях развития.

Результаты

Ротовое щелевидное отверстие открывается на вентральной стороне и окружено подвижными губами (Рисунок 3.5.59 а, г). Буккальный комплекс компактный и состоит из радулярного аппарата и мощной внутренней мускулатуры, которая окружает радулу. Ротовое отверстие ведёт в узкую буккальную полость, куда вдаётся рабочий край радулы (Рисунок 3.5.59 а, б, г). От дорсальной стороны отходит треугольный в поперечном сечении пищевод (Рисунок 3.5.59 д, е), который за границами буккального комплекса сужается и становится округлым (Рисунок 3.5.59 ж). Радула формируется в слепом конце радулярного мешка, заворачивается на рабочем крае, подворачивается и проходит далеко назад под буккальным комплексом. (Рисунок 3.5.9 б, в, е, ж). Два тянущихся латерально пучка мускулатуры с радиально располагающимися фибриллами окружают буккальную полость (Рисунок 3.5.59 а, г). В районе отхождения пищевода от буккальной полости эти пучки сливаются и формируют радиальную обкладку вокруг передней части пищевода, а косо направленные пучки окружают радулу (Рисунок 3.5.59 д, е).

Радула *L. senestra* содержит один зуб в поперечном ряду (саккоглоссный тип). Всего насчитывается около 7-8 зубов до рабочего края и столько же после канта перегиба радулы (Рисунок 3.5.60 а). Зуб вытянутый, затуплённый на конце, без дополнительных зубчиков. На рабочем крае зуб направлен перпендикулярно к поверхности одонтофора (Рисунок 3.5.60 г). Отработанные зубы собираются в специальном мешке под одонтофором (Рисунок 3.5.60 а, в).

Формирование радулы происходит в слепом конце радулярного мешка (Рисунок 3.5.59 ж). Крупные одонтобласты располагаются в мешке терминально или вентрально (Рисунок 3.5.59 з). Высота одонтобласта достигает 40 мкм. Ядро размещено базально. Зуб формируется несколькими одонтобластами (Рисунок 3.5.59 з; 3.5.61 а, в), которые заходят в верхушку зуба (Рисунок 3.5.61 а). Это напоминает образование крюка челюсти морского ангела (*C. limacina*), поскольку зуб формируется как относительно тонкая оболочка вокруг одонтобласта. Толщина электронно-плотного слоя зуба в районе формирования достигает 3 мкм на латеральных частях и 6 мкм в верхушке (Рисунок 3.5.61 а, б). Цитоплазма одонтобластов электронно-плотная, заполнена

эндоплазматическим ретикулумом и свободными рибосомами (Рисунок 3.5.61 б). Клетки соединены адгезивными и септированными контактами в апикальной части. Микровилли довольно глубоко проникают в новый зуб (Рисунок 3.5.61 б, е, д). Также в апикальной части одонтобластов хорошо представлены хитосомы (Рисунок 3.5.61 б, д). Электронно-плотная базальная пластинка подстилает одонтобласты (Рисунок 3.5.61 в). Мембранобласты располагаются вентро-латерально сразу за одонтобластами, формируя микровиллярной секрецией радулярную мембрану (Рисунок 3.5.61 г). Субрадулярный эпителий разной формы: от вытянутой, 15 мкм высотой (Рисунок 3.5.62 а), до уплощённой, 8-9 мкм высотой (Рисунок 3.5.62 б). Это клетки с овальным (у высоких) или округлым (у низких) ядром и электронно-плотной цитоплазмой, наполненной органеллами и вакуолями разной плотности и диаметра (Рисунок 3.5.62). Особенностью является наличие тонофиламентов, которые крепятся полудесмосомами к базальной мембране с одной стороны и к радулярной мембране — с другой (Рисунок 3.5.62 в).

Развитие радулы *Limapontia senestra*

Было прослежено развитие *L. senestra*. Гермафродитные особи *L. senestra* начинают перекрёстное оплодотворение в начале июня. Спустя несколько дней после оплодотворения *L. senestra* откладывают на нитчатке кладки с прозрачной плотной оболочкой, где находится около 5-8 оплодотворённых яиц. Развитие прямое, на 21-22-й день после откладки ювенильные особи, похожие на взрослых, покидают кладку (Рисунок 3.5.63). В развитии можно проследить стадию велигера, когда на эписфере появляются реснички в виде слабо развитого велума. Проведённые исследования показали, что радула появляется на 11-й день после оплодотворения. Это стадия позднего велигера, когда ещё есть плохо развитый прототрох, форма тела округла и уже присутствует небольшая пигментация покровов. На этой стадии хорошо развита нервная система и глаза. Передняя кишка, которая открывается терминально широким ротовым отверстием, переходит в буккальную полость, от вентральной стороны которой отходит радулярный мешок (Рисунок 3.5.64 а-г). Радулярный мешок содержит радулу, которая пока не подгибается под одонтофор (Рисунок 3.5.64 б). Радулярный мешок малоклеточный, состоит из 10-12 клеток на одном поперечном срезе. Все клетки однотипные (рисунок 3.5.65 а), немного вытянутые (до 7 мкм в высоту), с овальным базально расположенным ядром, которое занимает половину всей клетки. Септированные и адгезивные контакты соединяют клетки мешка. Цитоплазма электронно-плотная, с большим количеством эндоплазматического ретикулума и свободных рибосом. Также в апикальной части клеток отмечены хитосомы. Живые микровилли проникают в зуб (Рисунок 3.5.65 б, в).

Обсуждение

Формирование радулы *Sacoglossa* было исследовано впервые и принесло интересные результаты. Полученные данные показали некоторые конвергентные сходства с другими структурами глоточного вооружения *Heterobranchia*. Один зуб радулы *L. senestra*, так же как и у других гетеробранхий, формируется небольшим количеством одонтобластов и микровиллярной секрецией. Интересной является форма зуба, который, как и крючья *Clione*, представляет собой полуую структуру, куда заходят одонтобласты. При этом зуб личиночной радулы *L. senestra* формируется как нормальный зуб, без внутренней полости. Проводя аналогии, можно предположить, что крючья клиона также изначально формируются как плотные родлеты, а по мере роста удлиняются и заполняются клеткой-гнатобластом.

Другими интересными особенностями радулы *L. senestra* являются неспособность скидывать зубы в онтогенезе и накопление их в субрадулярном мешке. Подобный механизм встречается у конусов (*Conoidea*), которые формируют короткий рукав радулы из субрадулярного кармана для хранения взрослых, готовых к использованию зубов. Вероятно, в субрадулярном кармане может происходить частичная редукция зубов и повторное использование метаболитов. Другим объяснением скапливания зубов может служить потеря механизма отделения зубов радулы. Похожее необъяснимое накопление старых зубов было отмечено для *Lophiotoma* (*Conoidea*) и описано в главе 3.4.

Формирование радулы в онтогенезе происходит так же, как и у других гастропод. Формирование радулярного мешка на вентральной стороне личиночной буккальной полости начинается ещё в кладке. В радулярном мешке закладывается радула взрослой конфигурации с одним зубом. Сам радулярный мешок малоклеточный со слабой дифференцировкой клеток, а зуб плотный, без полости внутри, как в зоне формирования радулы взрослых особей.

Заключение

Филогенетические взаимоотношения гетеробранхий только с недавнего времени начали приобретать более устойчивые очертания. Наложить то разнообразие морф, которое характерно для этой группы, на принятую систему на данном этапе удаётся с трудом. Только для некоторых групп выявлены основные апоморфии, в то время как для других, например парафилетичной группы «низших гетеробранхий», этих апоморфий не существует. При таком разнообразии пищевых предпочтений и типов пищедобывания довольно сложно выявить закономерности глоточного вооружения, не имея разрешённых филогенетических деревьев. Тем не менее, обобщая

литературные и полученные в настоящей работе данные, можно выдвинуть несколько предположений.

Для гетеробранхий характерны самые разные челюсти, которые в зависимости от группы и функции могут видоизменяться. Базальным состоянием, судя по всему, является парная челюсть с родлетами, располагающаяся дорсо-латерально в буккальной полости, как у низших гетеробранхий (*Rissoellidae* и морские *Valvatoidea*). Наличие родлетов по краю чаще всего свидетельствует о питании мягкими частичками — детритофагии, например. Потеря родлетов и формирование гладкого края характерно для гетеробранхий, перешедших к плотоядной диете, как, например, в группе *Cladobranchia* (*Nudibranchia*). Принципиально другой разновидностью челюстных образований является расположенная на вентральной стороне буккальной полости лабиальная кутикула, которая характерна для *Doridae* (*Nudibranchia*), а также для сестринской группы голожаберных моллюсков *Ringiculoidea*. Появление вентральной челюсти у гетеробранхий, также как и у *Neogastropoda* — необычное явление, которое может свидетельствовать в пользу того, что потенция к формированию челюстей по всему периметру буккальной полости высока. Не смотря на такое разнообразие, также как и для других гастропод можно отметить две основные тенденции формирования челюстей: складкой гнатоэпителия однородной челюсти или отдельными гнатобластами дискретных элементов (родлетов).

Разнообразие радул гетеробранхий так же велико и трудно поддается упорядочению, как и разнообразие типов челюсти. Тем не менее, несмотря на высокое разнообразие радулярного аппарата, основная тенденция к олигомеризации зоны формирования прослеживается во всей группе. Один зуб формируется микровиллярной секрецией небольшого количества относительно крупных одонтобластов.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСНОВНЫЕ ПАТТЕРНЫ ФОРМИРОВАНИЯ РАДУЛЫ GASTROPODA

Буккальный комплекс гастропод представляет собой сложную систему мускулатуры, хитинизированного глоточного вооружения (челюстей и радулы) и одонтофора, отвечающего за координированную работу радулы (Иванов, 1990а; Fretter, Graham, 1962). Благодаря пластичности буккального комплекса брюхоногие моллюски освоили самые разные пищедобывательные стратегии. Способность к адаптивным морфофункциональным трансформациям всего буккального комплекса привела к переходу от простого соскрёбывания, питания обрастаниями и детритофагии к более сложным пищедобывательным стратегиям вплоть до хищничества и паразитизма (Naszprunar, 1985а). Среди всех классов моллюсков для гастропод показано самое большое разнообразие морфологии радулы и челюстей (Ponder et al., 2019). При таком разнообразии найти закономерности морфологических трансформаций бывает крайне сложно, особенно в группах с плохо разрешёнными филогенетическими отношениями.

В этой работе впервые предпринята попытка сформулировать гипотезы эволюционных трансформаций пищедобывательного аппарата гастропод, основываясь не только на общей морфологии радулы, но и на полученных новых данных по гистогенезу радулы и челюстей, а также принимая во внимание данные по формированию радулы в эмбриогенезе и раннем онтогенезе.

В основу работы лёг обширный морфологический и эмбриологический материал, полученный для гастропод впервые.

Процесс формирования радулы у гастропод описан всего для трёх видов из двух подклассов (*Pomacea bridgesii* (Caenogastropoda, Architaenioglossa), *Lymnaea stagnalis* и *Serpea nemoralis* (Heterobranchia)) (Mischor, Markel, 1984; Mackenstedt, Markel, 1987). На основе этих статей были сформулированы основные принципы формирования радулы, которые до сих пор являются общепринятыми (Ponder et al., 2019). Полученные в этой работе данные о морфологии и ультратонком строении радулярного мешка 31 вида гастропод из разных подклассов существенно расширили, и, как это часто бывает при пополнении исходных данных, усложнили представления о формировании радулы гастропод.

Несмотря на то, что челюсти не менее важны в функционировании пищедобывательного аппарата, механизмам формирования и возобновления челюстей уделялось ещё меньше внимания, чем радуле. Подробных работ по формированию челюстей нет, в литературе встречаются данные лишь по общей организации буккальной полости, где вскользь упоминается гистологическое строение челюстей (Lutfy, Demian, 1967). В этой работе впервые представлены данные по

формированию челюстей и выявлены основные закономерности их роста и возобновления в разных подклассах гастропод.

Ещё одним направлением работы было изучение закладки глоточного вооружения в эмбриогенезе. Понимание механизмов синтеза и формирования глоточного вооружения на самых ранних стадиях развития в перспективе позволит ответить на фундаментальный вопрос: как на основе единого, по сути, плана строения глоточного вооружения возникает такое невероятное разнообразие. Литературные сведения о закладке радулы в онтогенезе крайне фрагментарны, поэтому полученные в этой работе данные по гистогенезу личиночного глоточного вооружения на ультраструктурном уровне являются на сегодня единственными.

Сравнительно-морфологический анализ полученных результатов позволил выявить основные паттерны формирования вооружения стомодеума гастропод, а также определить основные направления клеточной дифференцировки в онтогенезе и обсудить вероятные эволюционные трансформации в группе.

Общая организация радулярного мешка

Общая организация радулярного мешка всех изученных видов едина и совпадает с ранними описаниями (Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Märkel, 1984; Wiesel, Peters, 1978), за исключением некоторых функциональных особенностей, которые обсуждаются ниже. Радула располагается, по большей части, в радулярном мешке, который представляет собой складку высокоспециализированного буккального эпителия. В радулярном мешке можно выделить несколько зон в зависимости от того, какие процессы в них протекают: зона формирования первичного чехлика; зона созревания, где происходит полимеризация хитина и окончательно формируется органический матрикс зуба; зона минерализации, где зубы импрегнируются различными соединениями железа, кремния, в меньшей степени кальция посредством супрарадулярного эпителия, заходящего между зубами радулы; зона зрелых зубов — это средняя часть радулы со зрелыми зубами (Hua, Li, 2007; Lowenstam, 1962; Mann et al., 1986; Rinkevich, 1993; Runham, 1963b; Runham et al., 1969; Sollas, 1907; van der Wal, 1989; Krings et al., 2022); рабочий край, который располагается на одонтофоре; и зона деградации радулы — практически под одонтофором. По мере изнашивания зубы отрываются и выходят через рот наружу или проглатываются. Большинство гастропод постоянно сбрасывает зубы радулы (Isarankura, Runham, 1968; Runham, 1962; Shaw et al., 2008), однако известны примеры, когда зубы радулы не сбрасываются, а накапливаются в дополнительном субрадулярном мешке, как это описано для видов гетеробранхий *Saccoglossa (Limapontia serrata)* (Jensen, 1993, 1997) и для одного вида коноидей *Lophiotoma acuta*. Вероятно, в субрадулярном кармане может происходить частичная редукция зубов и повторное

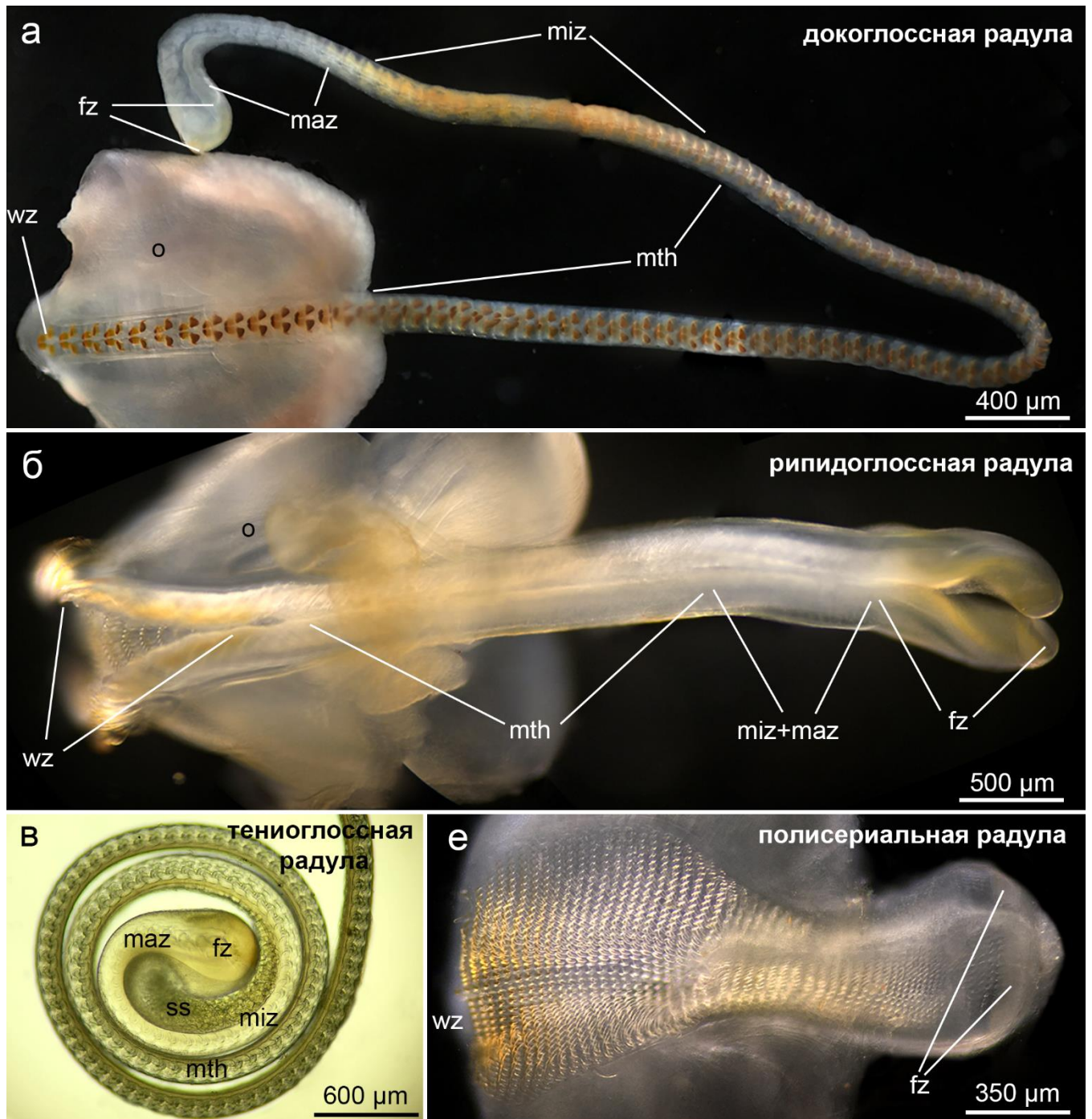


Рисунок 4.1. Примеры радулярных мешков разных групп Gastropoda, световая микроскопия. **а.** *Testudinalia testudinalis* (Patellogastropoda). **б.** *Puncturella noachina* (Vetigastropoda). **в.** *Littorina obtusata* (Caenogastropoda). **г.** *Cadlina laevis* (Nudibranchia, Heterobranchia). **Обозначения:** *fz* – зона формирования зубов, *maz* – зона созревания зубов, *miz* – зона минерализации, *mth* – зона зрелых зубов, *o* – одонтофор, *ss* – опорная структура радулярного мешка, *wz* – рабочий край радулы.

использование метаболитов. Другим объяснением может служить потеря механизма сбрасывания зубов радулы. Функциональное преобразование субрадулярного мешка представителей рода *Conus*

привело к формированию короткого рукава радулы для хранения взрослых, готовых к использованию зубов. Вполне вероятно, что хранение отработанных зубов в этом же месте близким родственником конуса *Lophiotoma* отражает состояние, предшествующее формированию короткого рукава конуса.

Длина радулы (а значит, и радулярного мешка) коррелирует с типом питания (Klings, Gorb, 2021; Shaw et al., 2008). Виды, представители которых соскребают биоплёнку с твёрдых субстратов, как правило имеют длинную радулу. Примером таких соскребавателей служат все пателлогастроподы и виды *Littorina* (Caenogastropoda), чья радула превышает высоту раковины и свёрнута в спираль в висцеральной массе (Рисунок 4.1 в).

Укороченная радула, которая даже не выходит за границы одонтофора, характерна для гастропод, не скребущих твёрдый субстрат, как, например, голожаберные моллюски (Рисунок 4.1 е). Другой особенностью радул видов-нехищников является формирование дополнительных крыловидных придатков радулярной мембраны на рабочем крае, которые огибают одонтофор и обеспечивают лучшее сцепление с ним. Для скребущих видов, у которых основное движение радулы — это вперед-назад (выдвижение к субстрату и возвращение с захваченными частичками), характерна также субрадулярная мембрана. Эта дополнительная мембрана, подстилающая радулу на рабочем крае, обеспечивает дополнительную подвижность её относительно одонтофора. Радула видов, пищевые предпочтения которых сместились в сторону плотоядности, не имеет ни крыловидных придатков, ни субрадулярной мембраны, как, например, радула *Clione* и видов *Sonoidea*.

Впервые было показано, что радулярный мешок покрыт относительно тонкой соединительнотканной оболочкой, которая состоит из коллагенового матрикса, одиночных мышечных волокон и отдельных клеток с хорошо развитым синтетическим аппаратом. Эта оболочка нередко разрастается в дополнительные поддерживающие (опорные) структуры в зоне формирования радулы. Как правило, это характерно для длинных и/или широких радул. В случае удлинения радулы нежная зона формирования стабилизируется с помощью этих структур путём прирастания к более плотной части радулы, как, например, у *Littorina* или *Testudinalia* (Рисунок 4.2 а, б). Соединительнотканная опорная структура может выступать как внешний разделитель зоны формирования широкой рипидоглоссной радулы на две половины (Рисунок 4.2 в) или как внутренний разграничитель рипидоглоссной радулы неритиморф (Рисунок 4.2 г). Такое разделение зоны формирования радулы на две части увеличивает площадь синтетической поверхности, что обеспечивает единовременный синтез длинных многочисленных маргинальных зубов. Похожее расщепление можно наблюдать у *Cadlina* (Nudibranchia, Heterobranchia) с широкой радулой и

многочисленными зубами в поперечном ряду, что может свидетельствовать об адаптивности такого разделения, которое может возникать при увеличении ширины радулы и/или удлинении зубов.

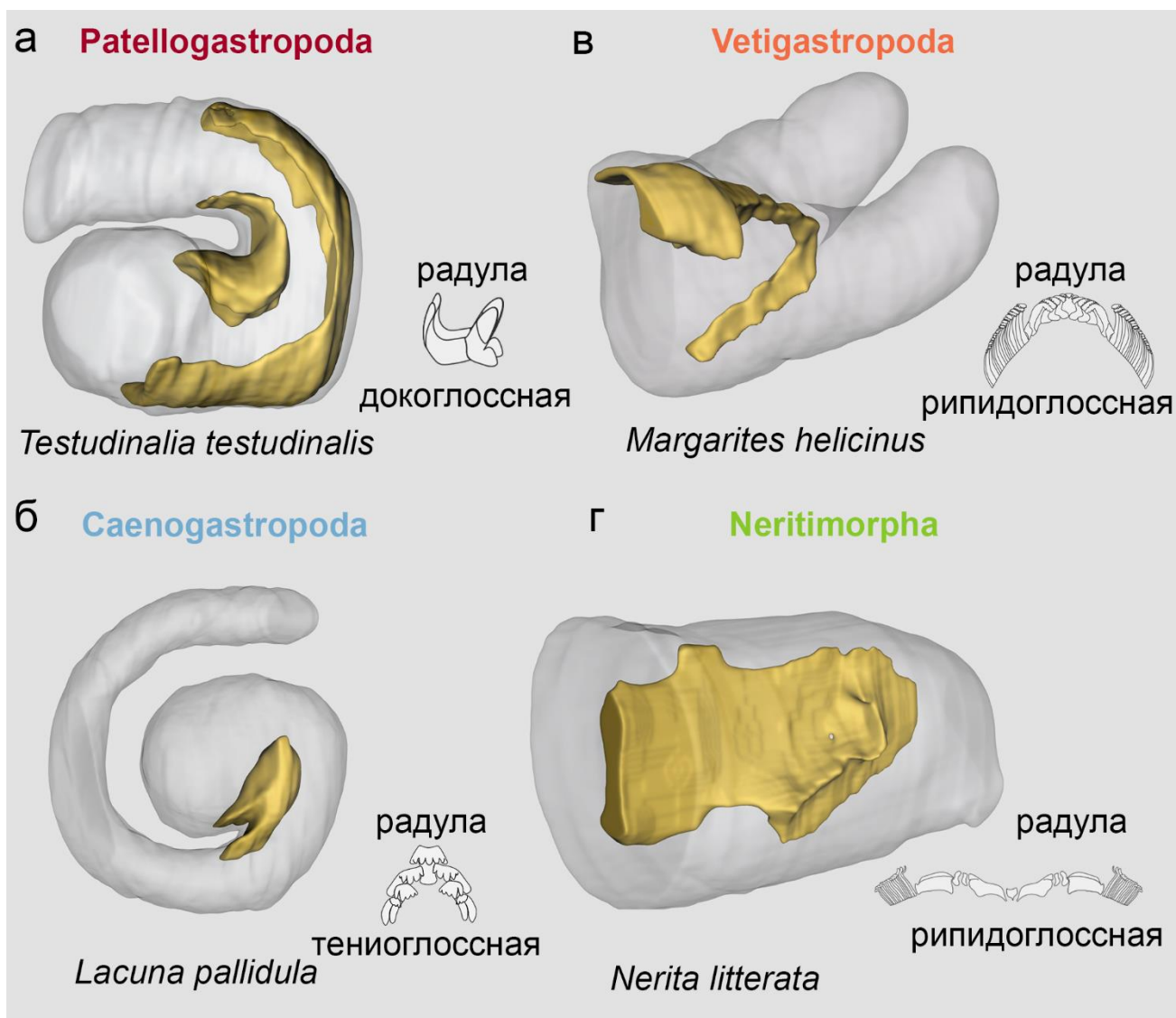


Рисунок 4.2. Примеры организации зоны формирования радулы в разных группах гастропод. Трёхмерная реконструкция по сериям полутонких срезов. Полупрозрачный контур обозначает границы радулярного мешка, жёлтый контур – соединительно-тканная поддерживающая структура.

Соединительнотканые разрастания давно описаны для широких радул Eupulmonata (Heterobranchia) (Curtis, Cowden, 1977; Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Märkel, 1984; Wiesel, Peters, 1978). Это разрастание (коллостиль) заполняет центральную часть радулярного мешка, препятствуя сминанию широкой радулы. Коллостиль также был описан в этой работе для двух видов Nudibranchia, что подтверждает предположение о широком распространении

соединительнотканых поддерживающих структур, ассоциированных с радулярным мешком, которые, по всей видимости, являются гомологичными.

В радулярных мешках *Nerita* (Neritimorpha) и *Lacuna* (Caenogastropoda) впервые были описаны дополнительные опорные структуры, состоящие из вакуолизованных клеток и на ультраструктурном уровне напоминающие «хрящи» одонтофора. Вероятно, такая модификация соединительнотканного образования — не редкость для гастропод и может возникать в разных местах при необходимости. Вообще, развитие хрящеподобных структур — не самое необычное явление у беспозвоночных: такая опорная структура встречается, например, в жаберных лучах сидячих аннелид (Cole, Hall, 2004).

Особенности зоны формирования радулы

В зависимости от типа радулы (а точнее, ширины радулы) зоны формирования радулы может быть разной формы: овальной (в большинстве случаев, как у докогlossной, тениогlossной и практически всех радул голожаберных моллюсков), внешне расщеплённой на две части (как у рипидогlossной радулы ветигастропод — широкой, с длинными маргинальными зубами), внутренне расщеплённой на две части (как в широких рипидогlossных радулах неритиморф и широких радулах дорид), а кроме того, радула может не расширяться (как стеногlossная и токсогlossная радулы неогастропод) (Рисунок 4.1, 4.2).

Основные особенности зоны формирования радулы гастропод следующие: 1) способность одонтобластов к формированию новых рядов зубов в течение всей жизни. Поскольку ряды зубов радулы сериальные, то одонтобласты проходят фазу активного синтеза зуба и фазу покоя, которые сменяют друг друга. Вероятно, одни и те же одонтобласты способны производить не один ряд зубов. Такой синтез можно назвать периодическим; 2) перманентное формирование мембранобластами радулярной мембраны в течение всей жизни моллюска, то есть синтез радулярной мембраны, в отличие от радулы, постоянный; 3) поддержание клеточного гомеостаза путём апоптоза отработанных одонтобластов и пополнения нового пула из недифференцированных клеток зоны пролиферации. Пролиферирующие клетки располагаются в латеральных частях зоны формирования радулы в супрадулярном эпителии, немногочисленные деления также встречаются в субрадулярном эпителии.

Разнообразие радул накладывает отпечаток не только на форму зоны формирования, но и на клеточный состав. Такие признаки, как 1) количество, форма и размер одонтобластов, формирующих зуб, 2) дифференцировка мембранобластов, 3) цитологические особенности субрадулярного эпителия, с одной стороны имеют общие закономерности, определённые филогенетическим положением группы, а с другой — переменны и зависят от морфологии радулы.

Ниже представлены основные закономерности формирования радулы, гистологические особенности и трансформации разных типов клеток в зоне формирования.

Одонтобласты

У гастропод одонтобласты разбиты на группы, каждая из которых формирует один зуб. Как правило, все зубы в ряду синтезируются одновременно. Чаще всего одонтобласты цилиндрической формы, с базально расположенным овальным ядром, электронно-прозрачной цитоплазмой, хорошо развитым синтетическим аппаратом и цитоскелетом, который представлен микротрубочками, пронизывающими клетку от основания до апикальной части. Клетки подстилает хорошо развитая базальная пластинка. Клетки соединены в апикальной части адгезивными контактами, которые часто формируют *zonula adhaerens*, и септированными контактами. Ещё одной особенностью является наличие базальных телец в апикальной части клетки, которые присутствуют в одонтобластах практически всех исследованных радул. Апикальная часть клеток несёт многочисленные микровилли, которые могут глубоко проникать в новый зуб (Kerth, 1979a; 1983; Kerth, Krause, 1969; Mackenstedt, Märkel, 1987; Mischor, Märkel, 1984; Wiesel, Peters, 1978). Кроме микровиллярной секреции, может присутствовать мерокриновая и апокриновая. Тип секреции, вероятно, зависит от фазы синтеза зуба. Если одонтобласты в активной фазе, то микровиллей много, а к её окончанию микровилли укорачиваются, и в качестве остаточной секреции идёт отделение вакуолей. Расположение, форма и количество одонтобластов на один зуб могут существенно отличаться в разных группах гастропод (Таблица 4.1, приложение к главе 4).

Зона формирования радулы *Patellogastropoda* утолщённая, расположена внутри висцеральной массы. Подушки одонтобластов размещаются в терминальной части и хорошо различимы в масштабе световой микроскопии. Каждая подушка содержит тысячи очень тонких и длинных одонтобластов. Ядра находятся в базальных частях клеток на разных уровнях. Клеточные соединения образуют отчетливые *zonula adhaerens*. Зубы образуются как путём микровиллярной, так и путём апокриновой секреции (Peters, 1979; Runham, Isarankura, 1966). Как предполагалось выше, при переходе от фазы активной секреции к фазе покоя тип секреции может меняться с микровиллярного на апокриновый. Одонтобласты имеют базальные тельца в апикальной части клеток (Рисунок 4.3).

Особенностью зоны формирования радулы *Vetigastropoda* является разделение радулярного мешка на две части («рога») (Sasaki, 1998). На гистологическом уровне показано, что в «рогах» формируются длинные маргинальные зубы, а в месте слияния — зубы центрального поля, включающие центральный и латеральные зубы. Одонтобласты бывают двух типов. Центральные и латеральные зубы синтезируются относительно немногочисленными группами удлинённых

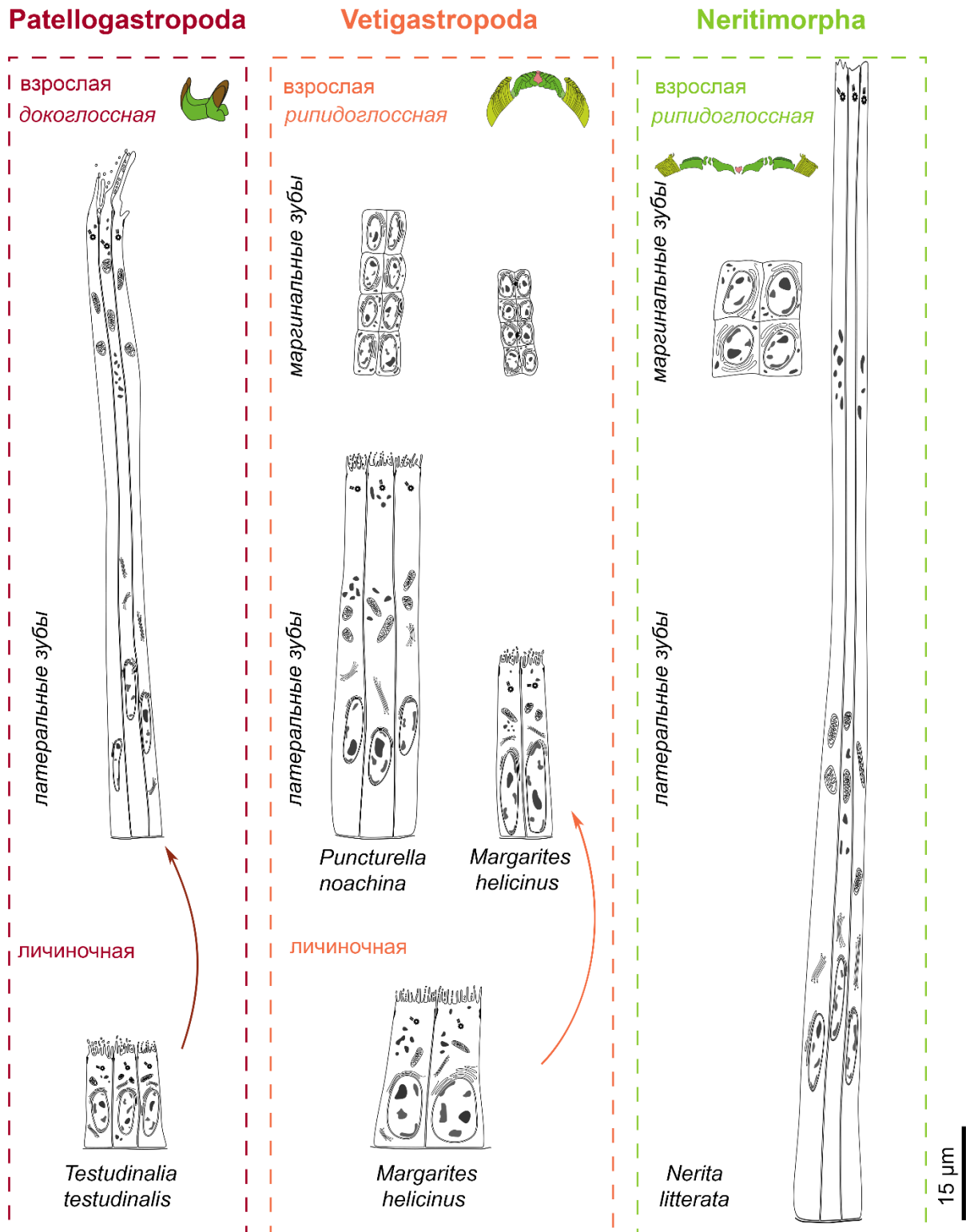


Рисунок 4.3. Примеры одонтобласти личиночной и взрослой радулы в едином масштабе.

одонтобластов с базально расположенными ядрами, хорошо развитым синтетическим аппаратом и базальными тельцами в апикальных частях. Одонтобласти, синтезирующие маргинальные зубы,

сильно модифицированы. Один вытянутый маргинальный зуб формируется группой одонтобластов кубической формы, собранных в столбцы, расположенные вдоль формирующегося зуба. Количество групп одонтобластов соответствует количеству формирующихся зубов (Рисунок 4.3).

Рипидоглоссная радула *Neritimorpha* отличается от радулы ветигастропод более широким центральным полем (Macey et al., 1997; Unabia 1995) и менее однородными по форме латеральными зубцами. Радулярный мешок крупный, длинный, цилиндрический, с несколько утолщённой зоной образования, без внешнего расщепления на «рога». Тем не менее, гистологические исследования выявили значительное сходство с ветигастроподами в формировании радулы. Зона формирования у неритиморф расщеплена внутри, хотя внешне этого не видно. Формирование зубов в центральном поле происходит в месте срастания двух половин, тогда как маргинальные зубы синтезируются в перегородках. Одонтобласты центрального поля крупные и удлинённые, а маргинальные зубы синтезируются одонтобластами кубической формы, образующими многорядный эпителий, расположенный вдоль формирующегося зуба. Таким образом, рипидоглоссные радулы неритиморф и ветигастропод, несмотря на их различия в форме зубов и морфологии зоны формирования, демонстрируют некоторые сходные черты, которые могут быть адаптациями к синтезу длинных маргинальных зубов (Рисунок 4.3).

Тениоглоссная радула *Caenogastropoda* формируется в расширенном слепом конце радулярного мешка. Один зуб синтезируется относительно небольшим количеством удлинённых одонтобластов. На ультраструктурном уровне (положение ядра, наличие органелл) они достаточно однородны, а размеры могут существенно различаться в зависимости от размера зуба. Наиболее крупные из исследованных одонтобластов обнаружены у *Littorina* и *Lacuna*, тогда как у *Skeneopsis*, раковина которых в диаметре не превышает 2 мм, а радула крошечная, одонтобласты примерно в четыре раза меньше, чем у *Lacuna* (Рисунок 4.4). Таким образом, с уменьшением размера зуба уменьшаются размер и количество одонтобластов, приходящихся на один зуб. Интересные результаты принесло сравнение абсолютных размеров одонтобластов Neogastropoda (Conoidea). Оказалось, что одонтобласты исследованных видов коноидей одного размера и соизмеримы с одонтобластами гораздо более мелких *Skeneopsis*, хотя зубы радулы коноидей намного крупнее. Это может быть связано с различным положением одонтобластов. У исследованных коноидей маргинальные зубы длинные и направлены вдоль продольной оси радулярного мешка. Зона формирования также удлинена, а группы одонтобластов располагаются субтерминально и латерально. Такое расположение обеспечивает достаточную синтетическую площадь, которая позволяет формировать зуб без увеличения размеров одонтобластов. Подведя итог, можно отметить следующие тенденции: 1) размер и количество одонтобластов коррелирует с размером зуба (как это

Caenogastropoda
Neogastropoda

Heterobranchia

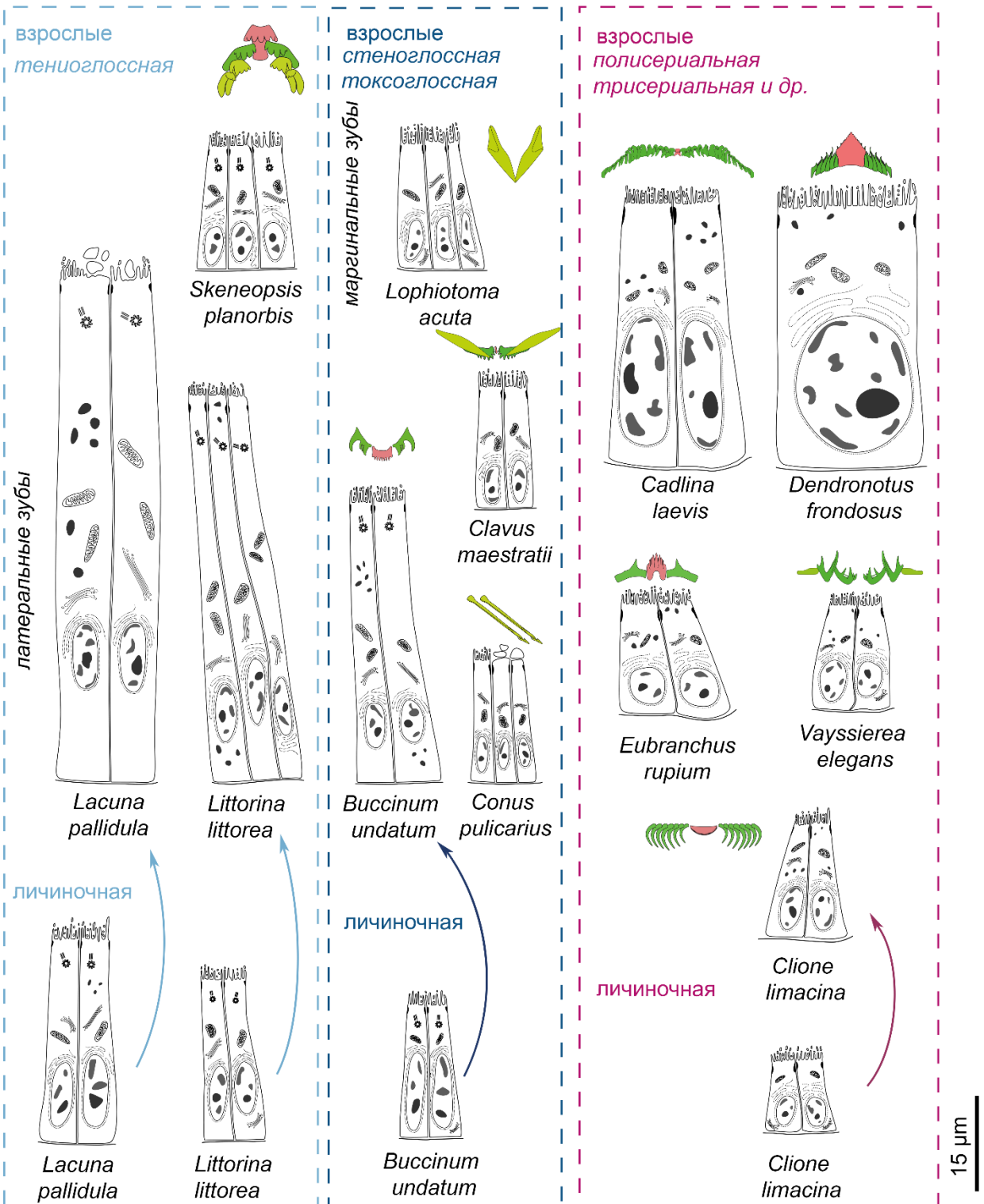


Рисунок 4.4. Примеры одонтобласти личиночной и взрослой радулы в едином масштабе.

было показано на примере формирования тениоглоссной радулы); 2) расположение и компоновка одонтобластов важна при формировании разных по форме зубов (как было показано для коноидей,

одонтобласты маргинальных зубов которых вытягиваются вдоль зоны формирования, обеспечивая синтез длинных маргинальных зубов).

Несмотря на значительную изменчивость радулы *Heterobranchia*, можно выделить некоторые общие закономерности её формирования. Одонтобласты расположены субтерминально (Hoffmann, 1939; Hughes, 1979; Rudman, 1971; Kerth, 1979a; Mackenstedt, Märkel, 1987), как и у неогастропод (Kantor, Taylor, 2000), и, в отличие от Patellogastropoda, Vetigastropoda и Littorinimorpha (Peters, 1978; Mischor, Märkel, 1984), зуб синтезируется небольшим количеством одонтобластов (от одного до 15-20) (Hoffmann, 1939; Hughes, 1979; Rudman, 1971; Kerth, 1979a; Mackenstedt, Märkel, 1987), что намного меньше сотен одонтобластов у ветигастропод и тысяч у пателлогастропод (Peters,

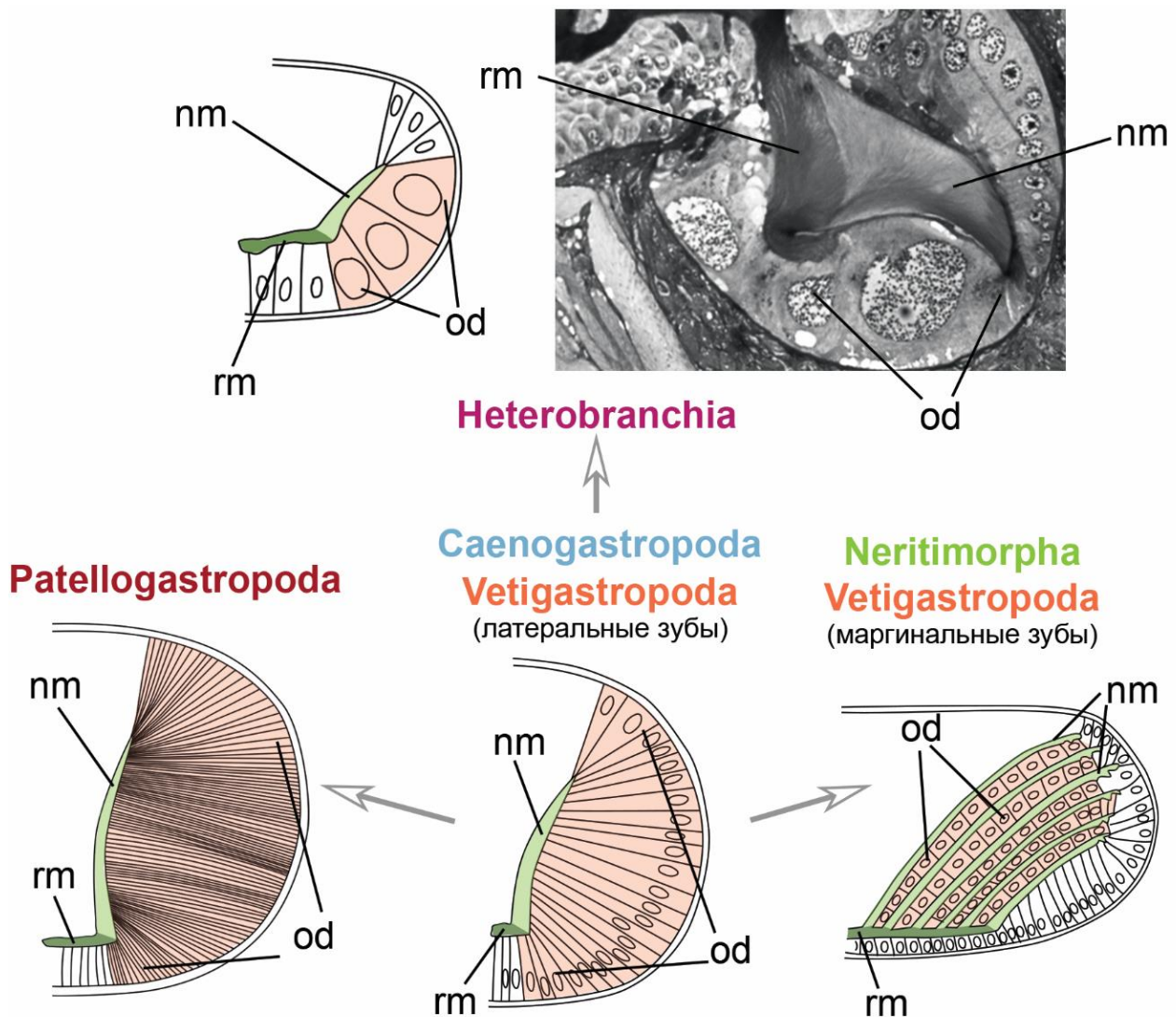


Рисунок 4.5. Конфигурация одонтобластов в радулярном мешке в разных группах брюхоногих моллюсков. Схемы продольных срезов через зону формирования радулы. **Обозначения:** *nmt* – формирующийся зуб, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана.

1979). У эутиневральных гетеробранхий одонтобласты крупные по сравнению с другими эпителиальными клетками радулярного мешка. Размер одонтобластов значительно варьируется в зависимости от размера секретируемого зуба (Рисунок 4.4).

На основе полученных данных по цитологическому разнообразию одонтобластов в разных группах можно сделать следующие обобщения.

1. Цитологическими особенностями одонтобластов всех изученных гастропод являются: хорошо развитый синтетический аппарат, электронно-прозрачная цитоплазма, пронизанная микротрубочками, и базально расположенное ядро. Очень часто в апикальных частях клеток наблюдаются базальные тельца, что свидетельствует о происхождении из ресничного эпителия выстилки передней кишки.

2. Несмотря на высокую морфологическую изменчивость радулы, размер и форма одонтобластов демонстрируют филогенетический сигнал в различных филогенетических линиях (Рисунок 4.5). Зуб докоглосной радулы *Patellogastropoda* синтезируется тысячами очень узких и очень удлинённых одонтобластов. В центральном поле рипидоглосной радулы ветигастропод и неритиморф, а также в различных радулах ценогастропод зубы образованы цилиндрическими одонтобластами, образующими группы из сотен клеток, синтезирующих один зуб (Mischor, Märkel, 1984). Наконец, зуб у гетеробранхий синтезируется немногочисленными относительно крупными одонтобластами (Hughes, 1979; Mackenstedt, Märkel, 1987).

3. Сильно удлинённые маргинальные зубы рипидоглосной радулы ветигастропод и неритиморф синтезируются группами многорядных одонтобластов (Рисунок 4.5), расположенных вдоль зуба. Поскольку эти два подкласса не являются близкородственными, согласно новым данным о макрофилогении брюхоногих моллюсков (Uribe et al., 2022), то, возможно, радула рипидоглосного типа возникла дважды: независимо в разных подклассах. Следовательно, происхождение многорядного эпителия может быть конвергентным.

4. Размер и количество одонтобластов на один зуб уменьшаются с относительным уменьшением размера зуба, что прослеживается для тениоглосной радулы *Caenogastropoda* и радулы *Heterobranchia*. Например, центральный зуб *Dendronotus frondosus* значительно шире и массивнее, чем латеральные, и размер одонтобластов коррелирует с размером зубов: одонтобласты центрального зуба крупнее одонтобластов латеральных. В других подклассах, где число одонтобластов, формирующих один зуб, достигает нескольких сотен (радулы ветигастропод и ценогастропод), а то и тысяч (радулы пателлогастропод и неритиморф), решают вопрос наращивания размера и толщины зуба не увеличением размера одонтобласта, а увеличением их количества.

5. Разные одонтобласты демонстрируют разные типы секреции (апокриновая, мерокриновая или микровиллярная) (Рисунок 4.6). Это может зависеть от площади синтетической активности одонтобластов. Например, очень узкие одонтобласты пателлогастропод характеризуются

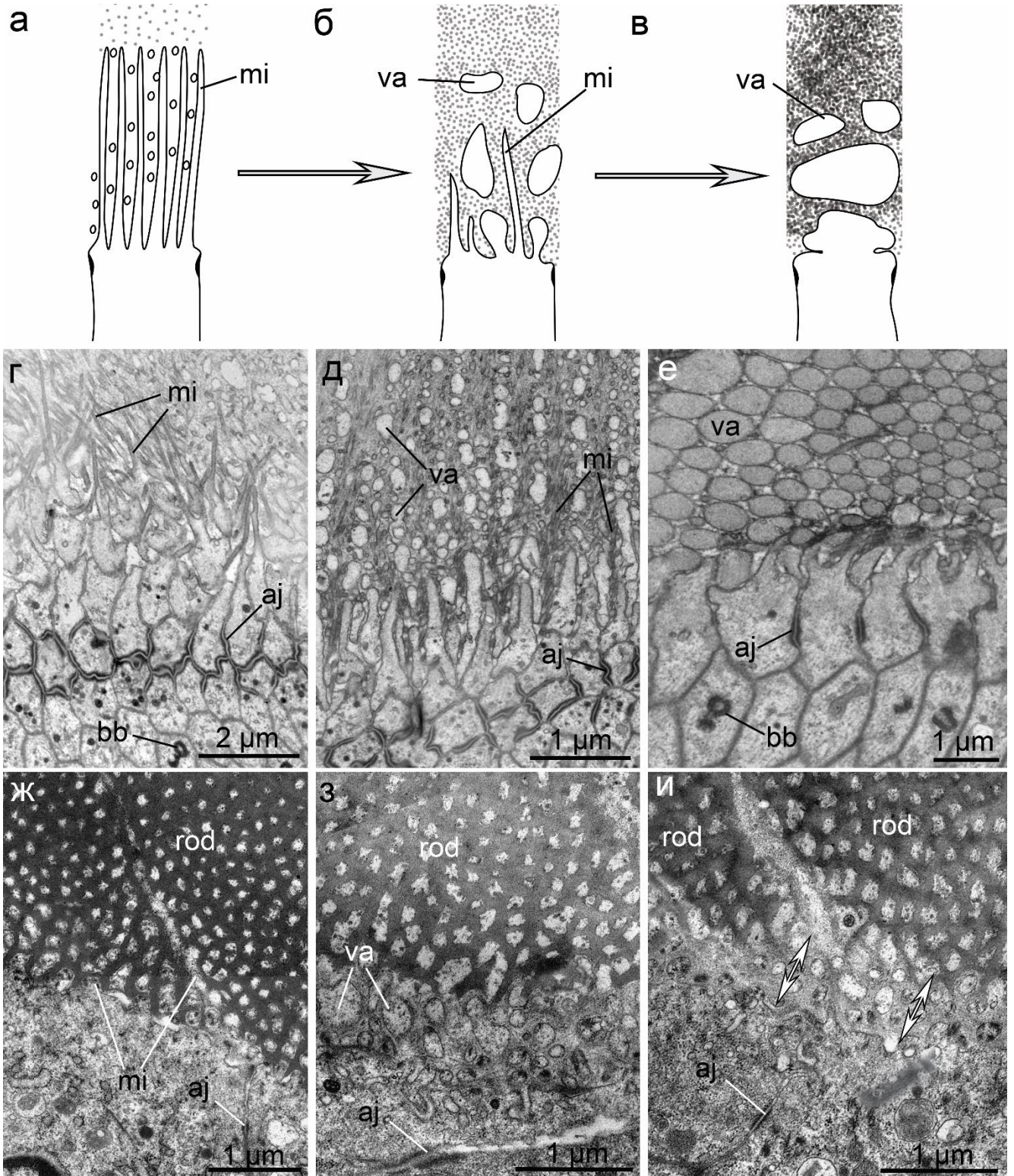


Рисунок 4.6. Схема механизма периодического синтеза (а–в), характерного для радулы (г–е) и челюстей (ж–и). Апикальная часть одонтобластов *Testudinalia testudinalis* и гнатобластов *Puncturella noachina*, TEM.

апокриновой секрецией. С другой стороны, при синтезе зубов у одной и той же радулы (как у *Conus*) можно наблюдать разные типы секреции. Таким образом, различные состояния синтетической поверхности могут свидетельствовать о переходе одонтобласта от фазы активного синтеза к фазе покоя (Mackenstedt, Märkel, 1987; Wiesel, Peters, 1978).

Мембранобласты

Мембранобласты, как и одонтобласты, характеризуются хорошо развитым синтетическим аппаратом и хитосомами. Синтез мембраны, в отличие от зубов радулы, постоянный, поэтому для неё характерен только микровиллярный тип секреции. Мембранобласты расположены непосредственно за одонтобластами и часто плохо отличаются от них по цитологии у большинства брюхоногих моллюсков. В предыдущих исследованиях авторы использовали термин «одонтобласты» для обоих типов клеток, образующих зубы и мембраны (Carriker, 1943; Fretter, Graham, 1962; Kerth, Krause, 1969). Мембранобласты пателлогастропод менее удлинены, чем одонтобласты. Мембранобласты ветигастропод имеют ту же форму и цитологические особенности, что и одонтобласты, и могут содержать базальные тельца в апикальных частях. У ценогастропод мембранобласты имеют более цилиндрическую форму, чем одонтобласты, и отличаются плотностью цитоплазмы (более прозрачны) (Mischer, Märkel, 1984). Мембранобласты у гетеробранхий крупнее клеток выстилки радулярного мешка, но мельче одонтобластов (Hughes, 1979; Mackenstedt, Märkel, 1987). У эпульмонат один мембранобласт соответствует одной группе одонтобластов и лежит сразу за ней. Объёмное ядро обычно расположено в базальной части клетки и окружено шероховатым эндоплазматическим ретикуломом (Mackenstedt, Märkel, 1987). Таким образом, морфологическая дифференциация одонтобластов и мембранобластов, в том числе форма клеток и электронная плотность цитоплазмы, не является общей и обнаружена в немногих группах (у *Lacuna* и *Eupulmonata*). У других брюхоногих эти типы клеток можно различить по их функциям и расположению.

Субрадулярный эпителий

Субрадулярный эпителий плотно прилегает к радулярной мембране и, вероятно, может участвовать в движении радулы вперёд (Kerth, 1973), но с другой стороны, клетки субрадулярного эпителия продвигаются вперёд в четыре раза медленнее, чем радула (Runchum, 1963a). В зоне формирования микровилли субрадулярного эпителия довольно глубоко проникают в радулярную мембрану, но на всей остальной части становятся немногочисленными и редкими (Mischer, Märkel, 1984; Runham, 1963a). Таким образом, можно предположить, что радула скользит по субрадулярному эпителию, что становится возможным благодаря её постоянному росту с

проксимального конца и оттеснению к рабочему краю. Известным примером такого скольжения при тесном контакте с эпителием является ноготь человека.

Клетки субрадулярного эпителия в зоне формирования могут модифицироваться в зависимости от их функции (Рисунок 4.7). Они могут содержать вакуоли, как у *Puncturella* и *Clavus*, или иметь толстые пучки тонофиламентов (Hughes, 1979) (Рисунок 4.5). Вакуолизированные клетки выполняют дополнительную опорную функцию. Клетки с пучками тонофиламентов встречаются в разных группах, но наиболее развитые пучки обнаружены в субрадулярном эпителии зоны созревания зубов *Conus*. Скорее всего, они принимают участие в формировании финальной формы зуба, сворачивании пластинки. Обычно в субрадулярном эпителии отсутствуют длинные микровилли. Базальные тельца отсутствуют у всех исследованных видов, кроме *Puncturella*. Следует отметить, что субрадулярный эпителий имеет хорошо развитый базальный лабиринт с расходящимися в его складках пучками нервных волокон. Возможно также, что нейросекреторные гранулы, обнаруженные вблизи базального лабиринта, содержат медиатор, индуцирующий различные процессы (Mischor, Märkel, 1984). Как и другие клетки радулярного мешка, клетки субрадулярного эпителия имеют базальные ядра, окружённые хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикуломом (Mischor, Märkel, 1984; Mackenstedt, Märkel, 1987). Такое развитие синтетического аппарата клетки свидетельствует об активных процессах.

Супрарадулярный эпителий

Супрарадулярный эпителий располагается над радулой и участвуют в созревании и минерализации зубов, его клетки вклиниваются между зубами и часто теряют связь с базальной пластинкой (Mackenstedt, Märkel, 1987). Форма клеток варьируется от длинной цилиндрической до неправильной в зависимости от положения вдоль радулы (Рисунок 4.7). Супрарадулярный эпителий часто образует складку в области центрального зуба, клетки в этом случае имеют вытянутую форму, высота соответствует расстоянию от базальной пластинки до зуба. Супрарадулярный эпителий плотно прилегает к зубам и перемещается с той же скоростью, с какой радула движется к дистальному концу (Runham, 1963a). Клетки проявляют экзоцитозную активность, и их секреция изменяет химический состав и физические свойства зуба (Runham, 1961). Клетки супрарадулярного эпителия соединены апикально десмосомами и септированными контактами (Mischor, Märkel, 1984; Mackenstedt, Märkel, 1987).

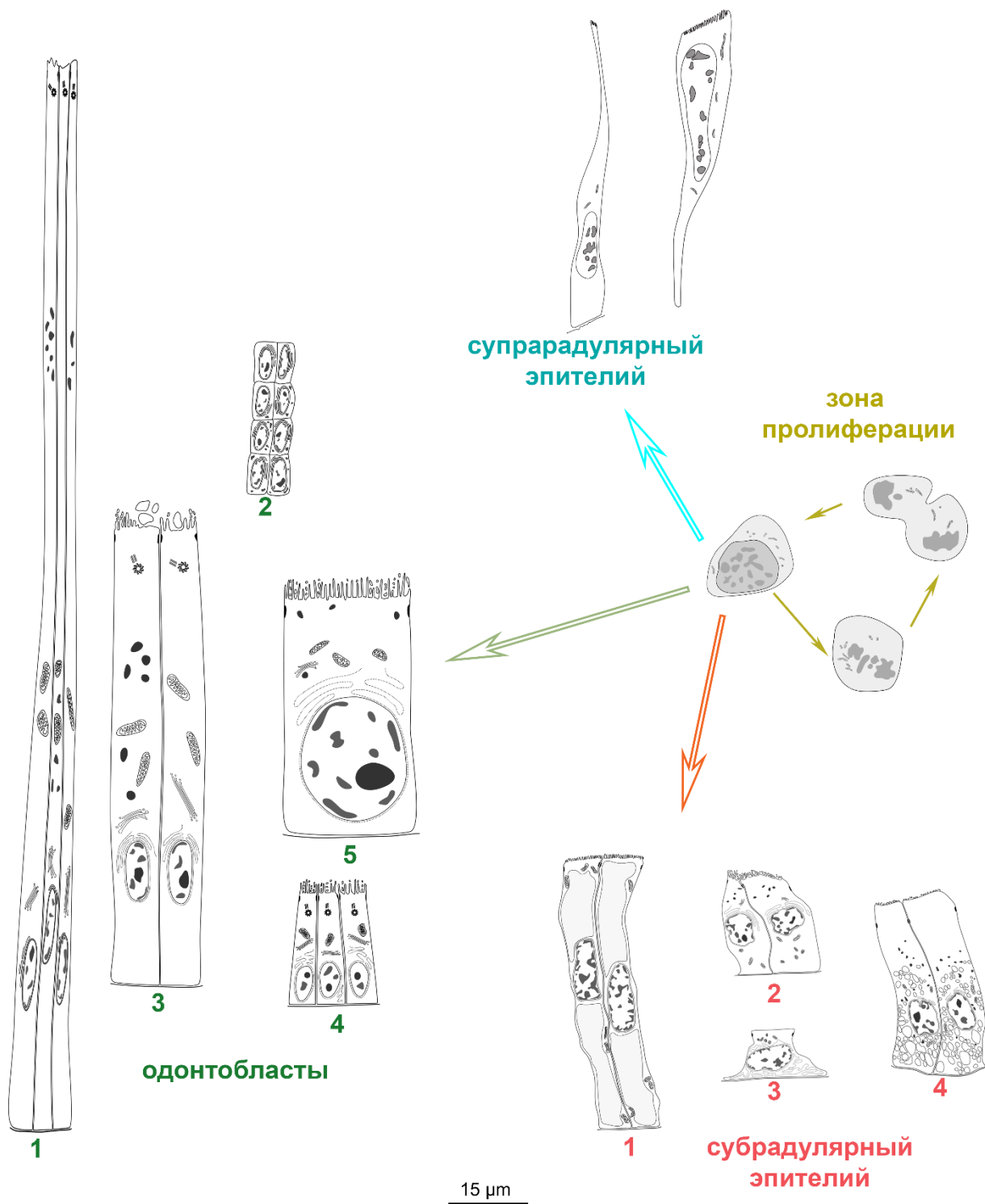


Рисунок 4.7. Схематическое изображение вариантов клеточной дифференцировки эпителия в зоне формирования. Одонтобласты: 1 – *Nerita litterata*, 2 – *Puncturella noachina*, 3 – *Lacuna pallidula*, 4 – *Skeneopsis planorbis*, 5 – *Dendronotus frondosus*. Субрадулярный эпителий: 1 – *Clavus maestratii*, 2, 4 – *Puncturella noachina*, 3 – *Lacuna pallidula*.

Зона пролиферации

Одонтобласты и мембранобласты являются узкоспециализированными клетками, которые нуждаются в обновлении в течение всей жизни моллюска (Mischor, Märkel, 1984). В зоне формирования радулярного мешка пролиферирующие клетки располагаются в двух местах: в супрарадулярном эпителии (латерально, вблизи одонтобластов) и в меньшем количестве в субрадулярном эпителии (Kerth, 1973; Runham, 1963a). Пролиферирующие клетки супрарадулярного эпителия лишены клеточных контактов с окружающими клетками, их цитоплазма электронно-прозрачная, с большим количеством микротрубочек и митохондрий, ядерная оболочка отсутствует, хроматин конденсирован в хромосомах. В зоне формирования *Testudinalia* обнаружена более высокая митотическая активность, чем у ветигастропод, ценогастропод и гетеробранхий. Митотическая активность может быть напрямую связана с количеством одонтобластов и мембранобластов, участвующих в образовании радулы, и скоростью смены зубов. Это может объяснить, почему у пателлогастропод с их длинной радулой количество делящихся клеток в зоне пролиферации значительно выше, чем у ценогастропод и гетеробранхий. Слабая митотическая активность обнаруживается и в субрадулярном эпителии. Митотическая активность в супрарадулярном эпителии выше, чем в субрадулярном (Kerth, 1973; Mischor, Märkel, 1984). Причиной различий в митотической активности суб- и супрарадулярного эпителия может быть то, что пролиферирующие клетки в супрарадулярном эпителии являются источником новых одонтобластов также и субрадулярного эпителия, тогда как пролиферирующие клетки в субрадулярном эпителии участвуют только в его обновлении. Вероятно, все типы клеток выстилки радулярного мешка дифференцировались из однородных способных к постоянному митотическому делению клеток, расположенных в латеральных частях зоны формирования радулы.

Таким образом, клеточный гомеостаз в радулярном мешке, может поддерживаться с одной стороны постоянным делением, а с другой постоянным движением суб- и супрарадулярного эпителиев к терминальному концу радулы и путём апоптоза «старых» одонтобластов. В зоне формирования радулы выявлены клетки, характеризующиеся пикнотическими ядрами, что является свидетельством некротических (апоптотических) процессов (Kerth, 1973). Судьба мембранобластов не ясна.

Наиболее интересным вопросом остаётся механизм клеточной дифференцировки в радулярном мешке. Современные исследования зоны формирования зуба одного вида пателлогастропод показали, что диссоциированные клетки радулярного мешка могут конгломерировать и формировать зуб *ex vivo* (Rumney et al., 2022). Эти исследования могут стать началом для понимания механизмов клеточной дифференцировки.

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСНОВНЫЕ ПАТТЕРНЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЧЕЛЮСТЕЙ GASTROPODA

Хитинизированные челюсти встречаются в буккальном комплексе представителей практически всех групп брюхоногих моллюсков, за исключением *Neritimorpha* (Рисунок 4.7). Обычно челюсти расположены в буккальной полости латерально или дорсо-латерально напротив рабочего края радулы. Морфологию челюстей несколько раз пытались использовать в филогенетических построениях (Haszprunar, 1988; Gosliner, 1994; Sasaki, 1998; Valdés, Gosliner, 1999; Ponder, Lindberg, 1997; Wägele, Willan, 2000), но поскольку ей привычно уделялось мало внимания, данных по разнообразию челюстей оказалось недостаточно для этого. Фреттер с соавторами (Fretter et al., 1981) разделяла челюсти гастропод на две группы: непарные у *Patellogastropoda* и парные у всех остальных. Дальнейшие исследования показали, что непарная челюстная пластинка имеется не только у пателлогастропод и *Monoplacophora* (Lemche, Wingstram, 1959), но встречается и в других группах *Gastropoda* (*Volutomitridae* (Kantor, Harasewych, 1992; Bouchet, Kantor, 2004), *Eupulmonata* (Ponder, Lindberg, 1997) и *Cocculinidae* (Haszprunar, 1988)). Неоднократное возникновение непарной пластинки в разных группах привело к гипотезе о независимом происхождении челюстей у брюхоногих моллюсков, и форма челюстной пластинки потеряла свою значимость в филогенетических построениях. Сейчас очевидно, что классическое деление челюстей на парные и непарные образования не охватывает всего их разнообразия.

Полученные в результате этой работы данные по ультратонкому строению позволили впервые определить основные паттерны синтеза и возобновления челюстей. Понимание механизмов возобновления поможет определить основные эволюционные преобразования челюстей у гастропод.

Согласно полученным в этой работе данным, челюсти гастропод можно разделить на простые (однородные) и составные, состоящие из одиночных элементов (родлетов, зубчиков и т. п.). Однородные челюсти характерны для всех *Patellogastropoda*, для группы *Cocculinida* (*Vetigastropoda*), а также для *Nudibranchia* и *Eupulmonata* (*Heterobranchia*) (Ponder, Lindberg, 1997), реже встречаются у *Caenogastropoda*. Составные челюсти характерны для *Caenogastropoda* (*Littorinimorpha*), *Nudibranchia* и *Eupulmonata* (*Heterobranchia*).

Парные челюсти, несущие родлеты, характерны для многих *Vetigastropoda*. Переход от составной к простой челюсти (без родлетов по краю) наблюдается у некоторых aberrantных форм ветигастропод — группы *Cocculinidae* (Haszprunar et al., 2022), которые занимали до недавнего времени неясное положение в системе гастропод. То есть формирование простой однородной челюсти для ветигастропод вероятнее всего — вторично. Для представителей *Littorinimorpha* (*Caenogastropoda*) также характерны составные парные челюстные пластинки, которые, однако,

могут исчезать у целых семейств, как это произошло, например, в целом семействе Littorinidae, или трансформироваться в парные полукруглые в сечении пластинки с терминальными зубцами для прокалывания мягких тканей хозяев, как у видов Eulimidae, перешедших к паразитизму (Warén, 1983). Виды Neogastropoda, как правило, не имеют челюстей, поскольку функционально челюсти нужны, в основном, видам-соскребателям, детритофагам или видам (как Cladobranchia, Nudibranchia), перешедшим к хищничеству с использованием усиленных челюстей. Тем не менее среди неогастропод встречаются виды с челюстями. Для представителей семейства Muricidae характерно утолщение кутикулы по всему периметру, вентральные гребни переходят в латеральные и сливаются с дорсальным склеритом, который, вероятно, представляет собой рудиментарную челюсть, предположительно служащую для очистки радулы от пищевых частиц (Carriker, 1943). Для других мурицид также описаны вентральные и дорсальные челюстные структуры, которые так и называются: вентральная и дорсальная челюсти (Wu, 1965). Для некоторых семейств Cancellariidae описана нематоглоссная радула с очень длинными тонкими центральными зубами, которые входят в парную слившуюся челюсть и участвуют в прокалывании жертвы, у других видов (как описанная в этой работе *Admete*) радула редуцируется вовсе, и остается одна челюсть (Рисунок 4.8).

Heterobranchia — морфологически самая разнообразная группа гастропод, челюсти которой приобрели всевозможные формы. Челюстной аппарат в виде двух отдельных симметричных залегающих дорсо-латерально пластинок характерен для многих гетеробранхий (Cephalaspidea, Thecosomata, Anaspidea, Nudibranchia (Bathydoridoidea) (Gosliner, 1994; Wägele, Willan, 2000) и, наиболее вероятно, является базальным состоянием. Челюсти могут быть однородными, как у кладобранхий, и составными (Marcus, Marcus, 1967; Gosliner, 1994; Wägele, Willan, 2000). Разной степени усложнения при переходе от составной к простой одиночной челюсти можно найти в группе наземных Eupulmonata, для которых отмечен переход от дискретных элементов к монолитной челюстной пластинке (Hubendick, 1978; Haszprunar, 1988; Barker, Efford, 2002). Единая непарная пластинка лёгочных моллюсков рассматривается как результат слияния двух независимых латеральных частей (Ponder, Lindberg, 1997) (Рисунок 4.8). В данной работе впервые детально описана лабиальная кутикула Doridinae (Nudibranchia), которая отличается вентро-латеральным положением, в отличие от всех других челюстей. Вероятно, вентральное положение челюстных структур в классе Gastropoda — не такое редкое явление.

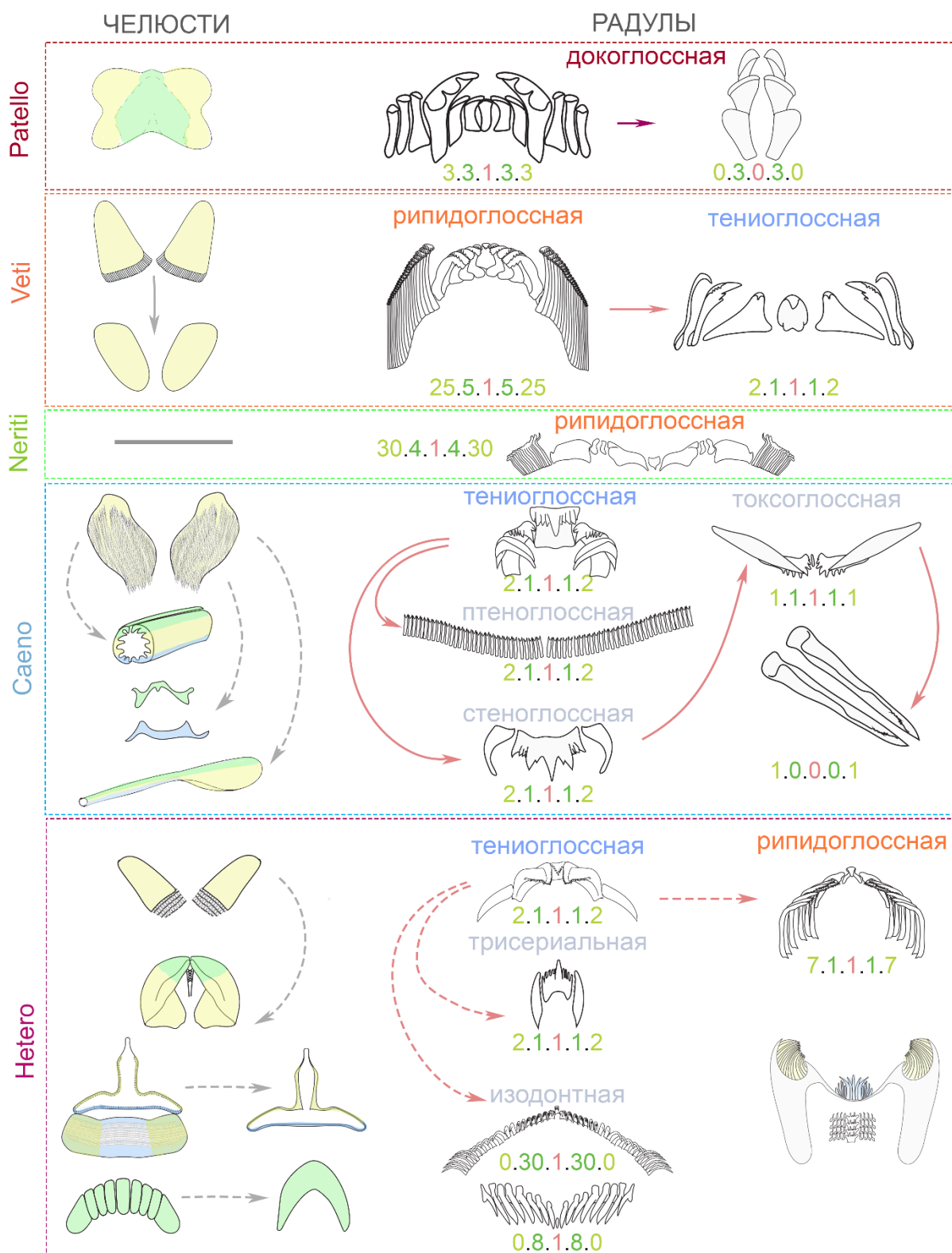


Рисунок 4.8. Схема трансформаций глоточного вооружения у брюхоногих моллюсков. Челюсти или часть челюсти, расположенные дорсально окрашены салатным цветом, летарельно – желтым, вентрально – голубым. Формула радулы: $M.L.R.L$. M , где M – количество маргинальных зубов, L – количество латеральных зубов, R – центральный зуб.

Закономерности формирования челюстей

Если данных по общей морфологии челюстей гастропод немного, то их ультратонкое строение практически не известно и описано по единичным работам (*Coriphella salmonacea* (Nudibranchia) (Hughes, 1979)). Таким образом, полученные в этой работе данные по ультратонкому строению оказались единственными и легли в основу сравнительно-морфологического анализа.

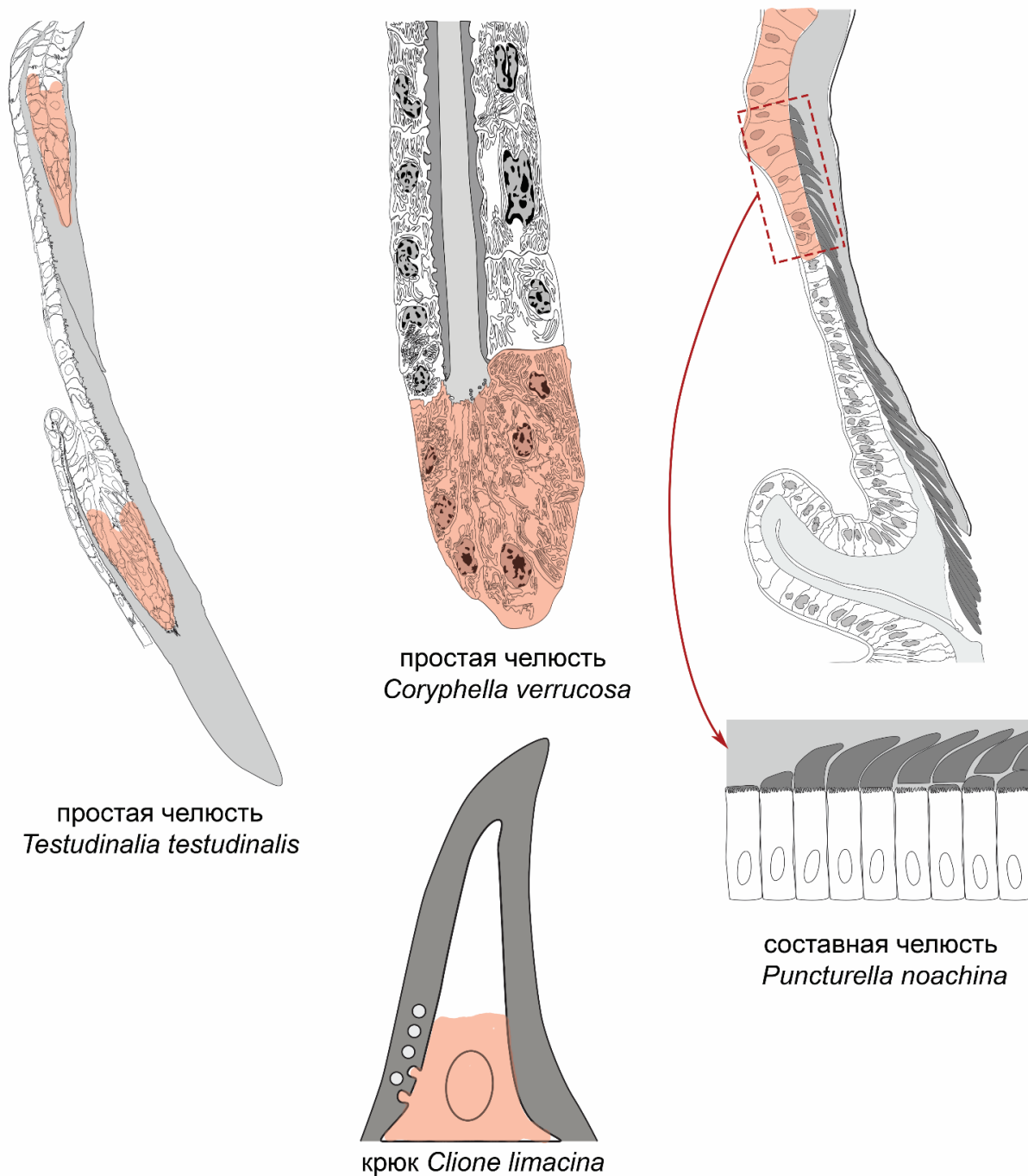


Рисунок 4.9. Примеры синтеза простой и составной челюсти Gastropoda. Красным помечена зона активного синтеза.

1. Все челюсти, вне зависимости от локализации и функции, синтезируются специализированным буккальным эпителием — гнатоэпителием. Основная характеристика клеток гнатоэпителия — это хорошо развитый синтетический аппарат. По своему ультратонкому строению они схожи с одонто- и мембранобластами, без базальных телец. Основной тип секреции — микровиллярный.

2. Простая (однородная) челюсть формируется складкой гнатоэпителия. Латеральные части челюсти, погружённые в эпителиальные складки (как латеральные крылья челюсти *Testudinalia* и *Coryphella*), формируются на дне складки, то есть материал челюсти ограничен эпителием с двух сторон. При этом наращивание челюсти идёт от заднего конца к переднему, обращённому в буккальную полость. Центральная пластинка челюсти *Testudinalia* и жевательные отростки *Coryphella* также формируются складкой, но в этом случае челюсть окружает складку гнатоэпителия (Рисунок 4.9).

3. Составная челюстная пластинка формируется отдельными клетками гнатоэпителия, при этом каждый гнатобласт формирует одну единицу челюсти (один родлет или зубчик). Такой тип роста наиболее подробно описан для *Puncturella noachina* (Vetigastropoda). Челюсти *P. noachina* состоят из внутреннего слоя, который представлен короткими родлетами, а сверху покрыт гомогенным слоем, который синтезируется гнатоэпителием основания челюсти. Таким образом, гнатоэпителий, синтезирующий верхний слой, характеризуется постоянной синтетической активностью, как и мембранобласты, а гнатобласты, которые формируют родлеты, характеризуются периодической синтетической активностью, как и одонтобласты. Это аналогичные процессы, но вполне вероятно, что механизм периодического выключения синтеза зубов радулы и родлетов челюсти имеет единую природу.

Согласно данным по гистологическому строению составной челюсти других видов (*Margarites helycinus* (Vetigastropoda), *Skeneopsis planorbis* (Caenogastropoda), *Marisa cornuarietis* (Caenogastropoda) (Lufty, Demian, 1967)), формирование родлетов происходит у них схожим образом, т. е. один гнатобласт синтезирует одну единицу челюсти. В этом плане интересным и спорным открытием оказались крючья *Clione limacina* (Gymnosomata), которые представляют собой тонкую электронно-плотную коническую полую внутри структуру, покрывающую гнатобласт. Полное отсутствие микровилл на поверхности гнатобласта, за исключением базальной зоны, может свидетельствовать об отсутствии у *C. limacina* способности к перманентному росту крючьев. Таким образом, крючья морских ангелов являются одноразовыми структурами, а отсутствие механизмов их непрерывного роста, скорее всего, связано с коротким жизненным циклом *C. limacina*. Надо отметить, что формирование зубов радулы *Limapontia serrata* (Saccoglossa) имеет

некоторое сходство с формированием крючьев *C. limacina*: у *L. serrata* формирующийся зуб полый, и в него заходят одонтобласти, что напоминает гнатобласт внутри крюка.

Обобщая литературные данные по локализации челюстей у разных групп гастропод, а также данные по ультратонкому строению челюстей, можно заключить, что локализация гнатоэпителия *Gastropoda* циркумбуккальная, а это означает, что челюстные образования могут синтезироваться по всему периметру буккальной полости. Основное местоположение челюстей, характерное для подавляющего большинства видов, — это латеральная и дорсо-латеральная стороны буккальной полости, однако встречаются виды с вентральной и вентро-латеральной локализацией челюстных образований (Рисунок 4.9). Понятно, что вентральное положение челюстей гастропод вторично и связано с существенными адаптивными трансформациями глоточного вооружения, но тем не менее сам факт высокой потенции буккального эпителия формировать челюсть по всему периметру буккальной полости заставляет задуматься о гомологии челюстных образований внутри всей группы трохофорных животных.

ОНТОГЕНЕЗ ГЛОТОЧНОГО ВООРУЖЕНИЯ GASTROPODA

Несмотря на то, что размножение и развитие гастропод довольно подробно изучено, данные по формированию радулы скудны и ограничены, в основном, наблюдениями на уровне световой микроскопии (Таблица 4.2, приложение к главе 4). Полученные в ходе этой работы результаты по закладке радулы в раннем онтогенезе у 11 видов гастропод существенно расширили и дополнили имеющуюся информацию, что позволило сделать обобщения о закладке и развитии глоточного вооружения.

Велигерные личинки *Gastropoda*, насколько это известно, не используют глоточное вооружение в питании (Fretter, Graham, 1962; Ponder et al., 2019, 2020). Тем не менее радула начинает закладываться на ранних стадиях онтогенеза, ещё до метаморфоза. Челюстные образования изученных видов были обнаружены у ювенильных особей сразу после оседания и метаморфоза. Сдвиг закладки дефинитивной радулы на ранние стадии онтогенеза можно охарактеризовать как гетерохронию. Поскольку радула, в отличие от челюсти, — довольно сложная структура, для развития которой требуется больше времени, то такой сдвиг необходим для подготовки моллюска к переходу от личиночного типа питания к питанию взрослой пищей. Самым ярким примером гетерохронии является формирование у плавающего велигера *Neogastropoda* взрослого хобота параллельно с функционирующей личиночной передней кишкой (Page, 2000). Для всех изученных видов, кроме долгоплавающего планктотрофного велигера *Littorinimorpha Velutina velutina* и безрадульного моллюска *Admete viridula* (*Neogastropoda*), была показана гетерохрония закладки радулы. Закладка радулы в развитии была исследована у двух планктотрофных видов

Littorinimorpha. Постторсионный велигер *Littorina littorea* при хорошо развитой пищеварительной системе имел зачаток радулярного мешка и радулы в нём, а вот у *Velutina velutina*, также с хорошо развитой пищеварительной системой, радулярный мешок не был обнаружен. Вероятно, задержка закладки радулы *Velutina velutina* относительно *Littorina littorea* связана с удлинённым (до нескольких месяцев) периодом пребывания велигера *V. velutina* в толще воды.

Сравнительно-морфологический анализ литературных (Чернышев, 2018; Crofts, 1937; Smith, 1935; Kawamura et al., 2001; Kuehl, 2020) и собственных данных выявил, что личиночные радулы состоят из одного, трёх, пяти или семи зубов в поперечном ряду (Рисунок 4.10, Таблица 4.2). У Patellogastropoda личиночная радула всех известных видов изначально содержит три зуба в ряду, которые трансформируются в раннем онтогенезе до взрослой радулы докоглоссного типа. Пателлогастроподы — это единственная группа, конфигурация личиночной радулы которой отчасти отражает анцестральное состояние, а именно наличие центрального зуба. Редукция центрального зуба — одна из основных тенденций в группе. У всех других гастропод личиночная радула модифицированная. Велигерная радула каждого изученного вида имеет тот же тип, что и радула взрослой особи (Рисунок 4.10). Иными словами, можно сказать, что в онтогенезе не происходит рекапитуляция анцестрального состояния радулы. Особенно хорошо это прослеживается на примере закладки рипидоглоссной и тениоглоссной радул, в этих случаях личиночная радула имеет конфигурацию взрослой, за исключением количества зубов в ряду. Таким образом, эволюционные преобразования взрослых радул затрагивают и личиночные стадии, что особенно ярко выражено у *Admete viridula*, у которых редукция взрослой радулы, как адаптация к сосущему типу питания, привела к редукции радулы в эмбриогенезе.

Радулярный мешок личинок всех изученных видов представлен слабодифференцированными клетками с хорошо развитым синтетическим аппаратом и базальными тельцами. Одонтобласты, формирующие личиночную радулу, имеют примерно одинаковый размер и сходное ультратонкое строение. Трансформация личиночной радулы во взрослую включает увеличение размера и, для широких радул, увеличение числа зубов (Рисунок 4.10). Эта перестройка конфигурации радулы приводит к дифференцировке одонтобластов, которая проходит в разных группах по-разному. Одонтобласты латеральных зубов радулы половозрелых *Margarites helycinus* (Vetigastropoda) вытягиваются, но практически не изменяются в размерах, при этом одонтобласты маргинальных зубов сильно видоизменяются по форме, становясь кубическими, и выстраиваются в столбцы вдоль длинного маргинального зуба. Личиночная радула Caenogastropoda с лецитотрофным развитием почти сразу состоит из полного набора зубов (7 зубов в ряду) и уже через несколько рядов напоминает взрослую радулу. Одонтобласты взрослой радулы *Lacuna pallidula* значительно выше,

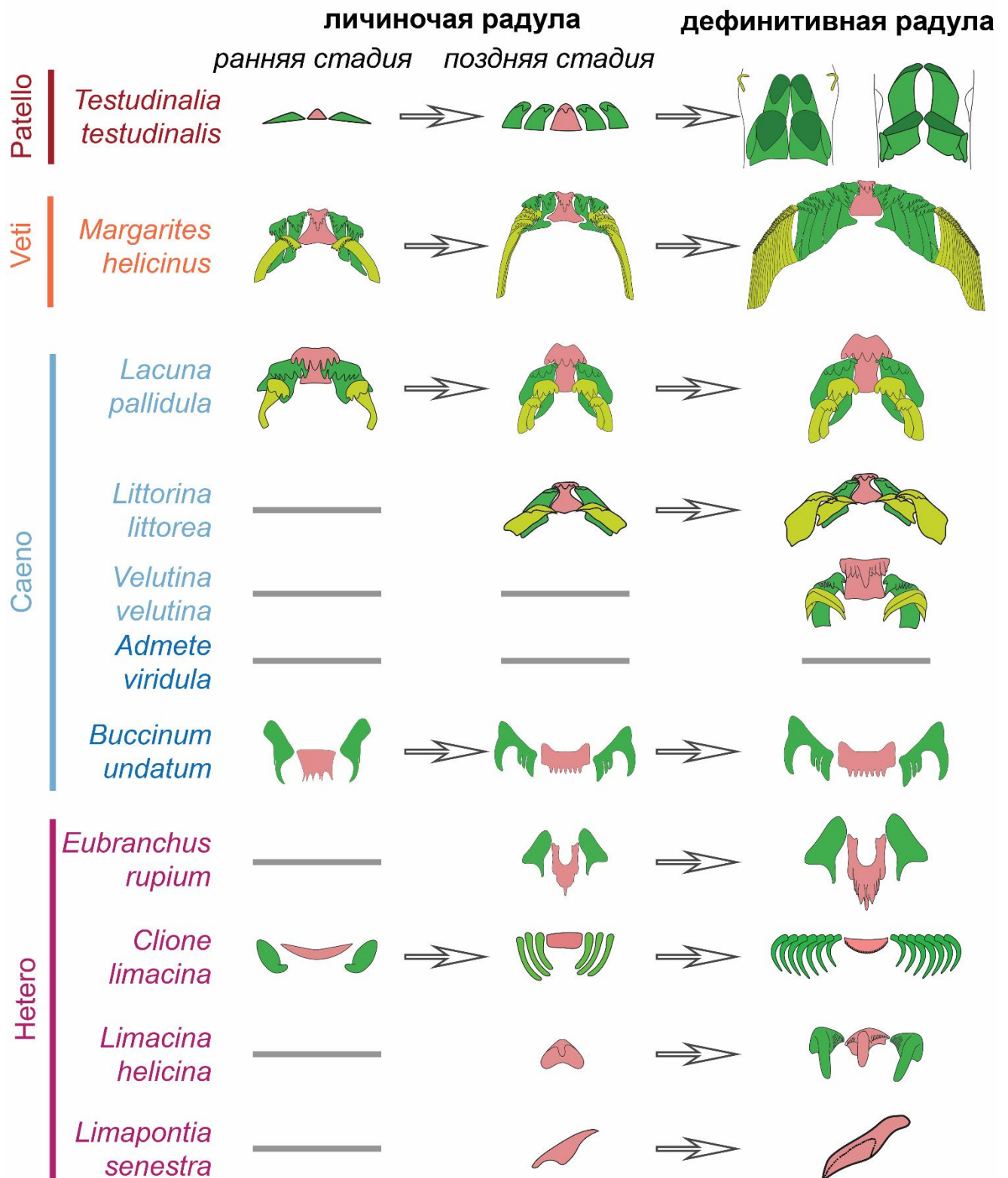


Рисунок 4.10. Схема развития радулы в раннем онтогенезе. Ранняя стадия – это преторсионный велигер для всех групп, кроме гетеробранхий. Поздняя стадия – постторсионная стадия или стадия выщипления для гетеробранхий.

чем у ювенильной (Рисунок 4.10). Для *Buccinum undatum* показано, что личиночная радула формируется сразу же во взрослой конфигурации, за исключением того, что личиночные зубы менее

зубчатые или совсем без зубчиков (Кантор, 1988). Одонтобласты, формирующие взрослую радулу, увеличиваются в размерах. Данные о цитологических трансформациях одонтобластов *Heterobranchia* получены на примере *Clione limacina*. Одонтобласты взрослых и ювенильных радул практически одинаковы по размеру, что может быть связано с незначительным увеличением размеров зубов радулы взрослых *C. limacina* (Рисунок 4.4).

Малоклеточное и единообразное строение личиночного радулярного мешка, при котором клетки ещё не прошли дифференцировку, характерное для всех изученных видов, объясняется, по всей видимости, личиночным состоянием, свойственным всем тканям на ранних стадиях эмбриогенеза.

ЭВОЛЮЦИЯ ГЛОТОЧНОГО ВООРУЖЕНИЯ В ГРУППЕ GASTROPODA

В формирование такого большого разнообразия глоточного вооружения существенный вклад вносят механизмы адаптации, что зачастую усложняет задачу разделения черт, возникших в результате приспособления к определённому типу питания, и филогенетических черт, присущих группе. На данный момент возможно лишь обозначить паттерны и наметить основные эволюционные трансформации глоточного вооружения, в чём помогли полученные данные по ультратонкому строению, формированию и закладке в раннем онтогенезе радулы и челюстей.

Благодаря молекулярным исследованиям, макрофилогенетические отношения гастропод практически устоялись. Исключением является подкласс *Patellogastropoda*: по мнению одних авторов эта группа является базальной по отношению к другим гастроподам (Uribe et al., 2022), по мнению других – сестринской группой *Vetigastropoda* (Cunha, Giribet, 2019). Особенности морфологии глоточного вооружения пателлогастропод стали одной из причин обособленности этой группы. Поскольку стереоглоссная радула характерна для пателлогастропод (Hanzprunal, 1988; Ponder, Lindberg, 1997), а также для всех других классов моллюсков, включая реликтовых *Monoplacophora* (Иванов, 1990), то такое состояние радулы считается базальным для всех гастропод, что, в свою очередь, определяет непарную челюстную пластинку пателлогастропод как анцестральное состояние (Ponder et al., 2020). Однако возможен другой сценарий, при котором стереоглоссность пателлогастропод является вторичной, приобретённой в связи с переходом от детритофагии к соскрёбыванию с твёрдых субстратов. Это послужило причиной возникновения длинной минерализованной радулы, которая могла бы эффективно соскрести биоплёнку с твёрдых камней. Ключевой момент в эволюции пателлогастропод — минерализация радулы гётитом (Runham et al., 1969; van der Wal, 1989) — гидроксидом железа, который не встречается в других группах, — привела к уменьшению количества зубов в поперечном ряду и потере флексиглоссности

вследствие затвердения зубов и мембраны. В пользу этой гипотезы свидетельствуют такие факты, как специализация одонтобластов, описанная в этой работе, и упомянутая минерализация гётитом, уникальная среди моллюсков. Паттерн формирования зубов радулы един для всех блюдечек. Несмотря на то, что зубы по сравнению с зубами других радул не самые крупные, количество одонтобластов на один зуб превосходит почти на порядок количество одонтобластов, формирующих один зуб у *Vetigastropoda* и *Caenogastropoda*, а тем более *Heterobranchia*. Такая глубокая клеточная дифференцировка не может являться базальной и, по всей вероятности, возникла вторично. Таким образом, стереоглоссная радула пателлогастропод является вторичной, развившейся вследствие адаптации к скребущему типу пищедобывания (Рисунок 4.11). То же самое можно постулировать для челюсти. У пателлогастропод уникальная среди гастропод челюстная пластинка, формирование которой на клеточном уровне мало отличается от формирования однородных челюстей у других гастропод, согласно данным, полученным в данной работе. По внешней морфологии челюсть представляет собой структуру, состоящую из двух симметричных половин. Учитывая, что парные латеральные или дорсо-латеральные челюсти других гастропод часто имеют кутикулярное соединение по средней линии, наиболее вероятным кажется сценарий слияния изначально парных дорсо-латеральных простых челюстей пателлогастропод в единую пластинку для защиты буккального эпителия от воздействия твёрдых зубов радулы.

Рипидоглоссная радула *Vetigastropoda* с большим количеством зубов некоторыми авторами определялась как базальная для ветки всех гастропод, кроме *Patellogastropoda* (Hanzprunel, 1988; Ponder, Lindberg, 1997; Ponder et al., 2020). Действительно, рипидоглоссная радула с многочисленными мягкими маргинальными зубами и парные челюсти с родлетами на рабочем крае идеально приспособлены для детритофагии. Однако детальное изучение формирования рипидоглоссной радулы показало существенные перестройки эпителия, синтезирующего зубы. Многочисленные маргинальные зубы рипидоглоссной радулы синтезируются модифицированным многорядным эпителием. Такой же эпителий синтезирует длинные маргинальные зубы *Neritimorpha*. Ветигастроподы и неритиморфы не являются сестринскими группами, и их радулы, хотя и относятся к одному типу, имеют ряд существенных морфологических отличий в конфигурации и организации зоны формирования. Эти признаки указывают, скорее, на конвергентное происхождение рипидоглоссной радулы с длинными маргинальными зубами в двух подклассах, а механизм образования многослойного эпителия в зоне формирования маргинальных зубов развился как приспособление к формированию длинных зубов и компактизации их в радулярном мешке.

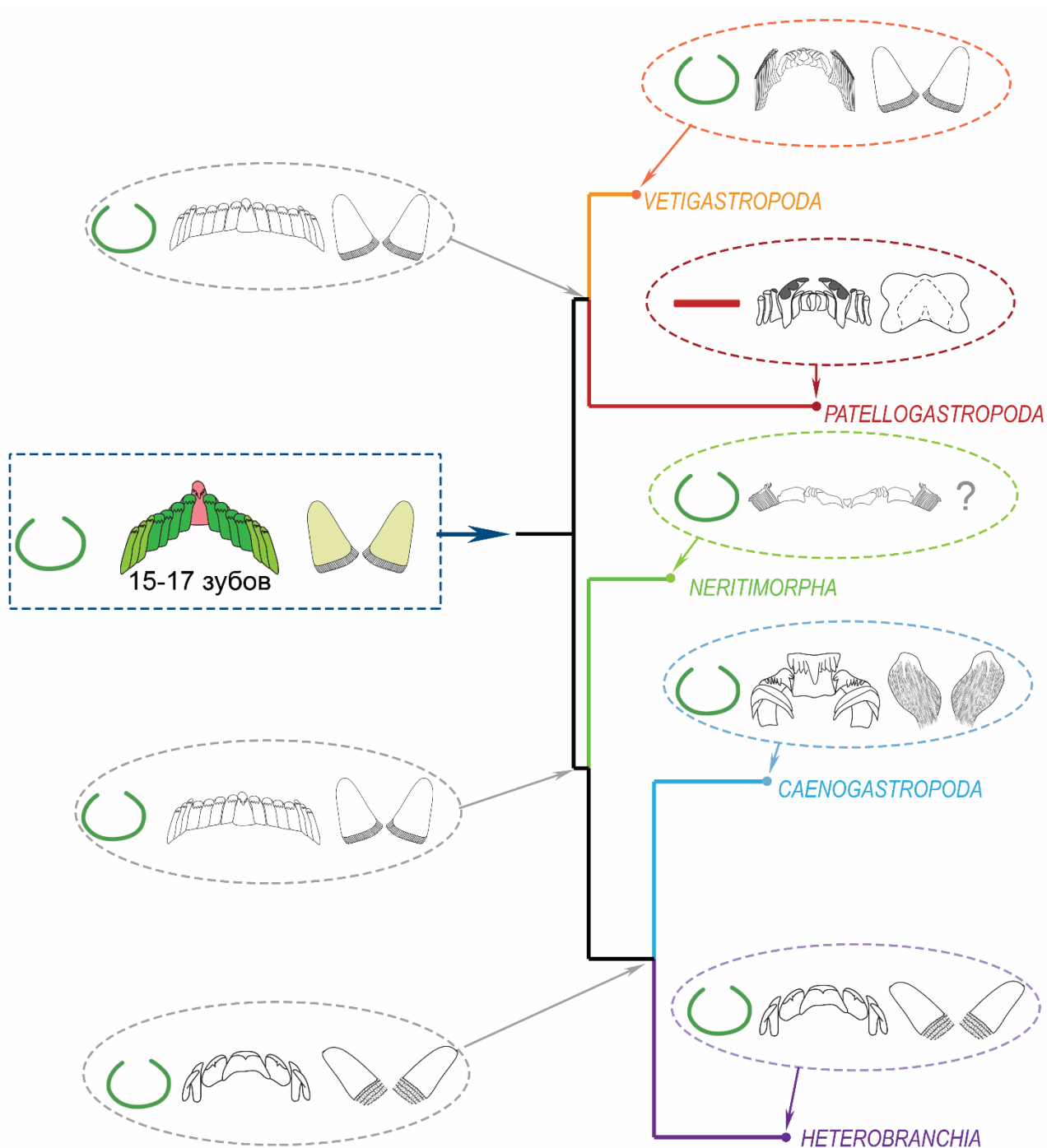


Рисунок 4.11. Схематическое изображение реконструкции предкового состояния глоточного вооружения в основных ветках гастропод. Филогенетическое дерево из статьи Cunha, Giribet, 2019. Зеленый полукруг – символ флексиглосной радулы, красный отрезок – стереоглосной радулы. Знак «?» означает отсутствие точных данных по наличию челюстей в подклассе Neritimorpha.

Для Caenogastropoda характерно глоточное вооружение в виде тенигlossной (семизубой) радулы и парных челюстей с родлетами, что является базальным состоянием для этой группы. От тенигlossной радулы произошли другие типы радул ценогастропод, включая

высокоспециализированные радулы, приспособленные к хищничеству, как, например, токсоглоссная радула неогастропод. Тениоглоссная радула также встречается у Vetigastropoda и является вторичным упрощением рипидоглоссной радулы, связанным со специализированным питанием аберрантных форм (Haszprunar, 1988; Haszprunar et al., 2022). А вот для Heterobranchia тениоглоссная радула, по всей видимости, является базальным состоянием, поскольку спорадически встречается в разных кладах подкласса, включая базальные клады (Bieler, 1988; Climo, 1975; Ponder, Yoo, 1977; Warén, Bouchet, 1993), при том что родство ценогастропод и гетеробранхий не вызывает сомнения (Cunha, Giribet, 2019; Uribe et al., 2022).

Таким образом, вероятным предковым состоянием глоточного вооружения гастропод является флексиглоссная радула со средним количеством зубов. Латеральные и маргинальные зубы имеют небольшие морфологические отличия. Радула (мембрана и зубы) формируются эпителием, состоящим из ещё не разграниченных на группы и не дифференцированных на одонто- и мембранобласты клеток, как это происходит у хитонов (см. в следующей главе). Челюсти парные, с родлетами по рабочему краю, формируются по типу челюстей ветигастропод. Из такого состояния можно вывести все основные типы глоточного вооружения: докоглоссную радулу пателлогастропод — путём уменьшения количества зубов в ряду, минерализацией зубов, а также слиянием челюстей с образованием единой пластинки; рипидоглоссную радулу ветигастропод — путём умножения и вытягивания маргинальных зубов, что приводит к спецификации одонтобластов; и наконец, тениоглоссную радулу, которая наиболее приближена по гистогенезу и общей морфологии к предковому состоянию.

В палеонтологической летописи, к несчастью, не сохранились элементы глоточного вооружения ранних гастропод, поэтому реконструкция анцестрального аппарата может быть основана только на данных по морфологии современных видов, что делает её несколько умозрительной. Тем не менее, понимание гистогенеза и закладки глоточного вооружения в онтогенезе позволяют уточнить основные положения и более точно предположить направления эволюции.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА MOLLUSCA

Согласно современным представлениям, моллюски делятся на две группы: Conchifera и Aculifera. К конхиферам относится пять классов (Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda, Monoplacophora), к акулиферам — два (Aplousophora и Polyplacophora) (Kocot et al., 2020) (Рисунок 4.12). Пищедобывательный аппарат у представителей всех классов конхифер, за исключением Bivalvia, представлен радулой и челюстями; у акулифер, кроме базальных Prochaetodermatida (Chaetodermomorpha), челюсть отсутствует (Ponder et al., 2019, 2020).

Среди всех классов моллюсков только в классе *Gastropoda* можно наблюдать сильно выраженную радиацию пищедобывательных стратегий. Вероятно, морфологическими предпосылками к возникновению разнообразия глоточного вооружения *Gastropoda* являются обособление головы от туловища, что привело к большей её подвижности, а также развитие дополнительных головных органов чувств, включая щупальца и глаза (Иванов, 1990а). У сестринской гастроподам группы *Scaphopoda* (Рисунок 4.12) глоточное вооружение крайне консервативно и представлено непарной дорсальной челюстью и массивной радулой, состоящей из пяти зубов в ряду. Радула скафопод относительно объёма тела самая крупная среди моллюсков. Скудное разнообразие глоточного вооружения скафопод связано с высокой пищевой специализацией, а именно избирательным хищничеством в толще мягких осадков с помощью специализированных щупалец — каптакул (например, Reynolds, 2000). Радула и челюсти служат для раздавливания раковин жертв. *Cephalopoda* — это облигатные хищники, они также отличаются единообразной организацией пищедобывательного аппарата. Для головоногих моллюсков характерно развитие мощного клюва, состоящего из нижней вентральной и верхней дорсальной частей. Радула при этом берёт на себя второстепенную функцию перетирания пищи, поэтому разнообразие радул столь мало: у *Nautilus* 13 зубов в поперечном ряду, а у *Coleoidea* 9, 7 или 5 (например, Salvini-Plawen, 1988). Наиболее близкой к базальному состоянию, вероятно, является радула наутилуса. Челюсти головоногих занимают необычное для других моллюсков положение, что, по мнению некоторых авторов, характеризует их как структуры, не гомологичные челюстям других моллюсков (Boletzky, 2007). Действительно, обычное для моллюсков положение челюстей в буккальной полости — дорсальное, латеральное или дорсо-латеральное. Однако более детальные исследования челюстей, проведённые в этой работе, показали, что вентральное положение также встречается у некоторых гастропод и в целом, по всей вероятности, не такое редкое явление, как считалось ранее. Таким образом, можно говорить о возможности эпителия стомодеума формировать челюстные структуры по всему периметру, что заставляет пересмотреть гомологию челюстей моллюсков. Наиболее вероятным предковым состоянием кажется в этом случае утолщение кутикулы, а может, и формирование мелких зубчиков по периметру буккальной трубки, с последующим развитием челюстей в необходимом положении.

Глоточное вооружение *Monoplacophora*, базальной группы конхифер, — это непарная челюсть и радула, состоящая из 11 зубов (Lemche, Wingstram, 1959). Моноплакофоры — небольшая группа грунтоедов, которые собирают частички грунта с помощью радулы. Радула моноплакофор и хитонов считается докоглоссной, так же как и у пателлогастропод (Ponder et al., 2019). Однако неопубликованные данные, полученные в этой работе, ставят под вопрос стереоглоссное состояние

хитонов. Радула в радулярном мешке хитонов загибается с латеральных краёв (Рисунок 4.13), поэтому вопрос о стереоглосности радулы моноплакофор также остаётся открытым и требует детальных исследований.

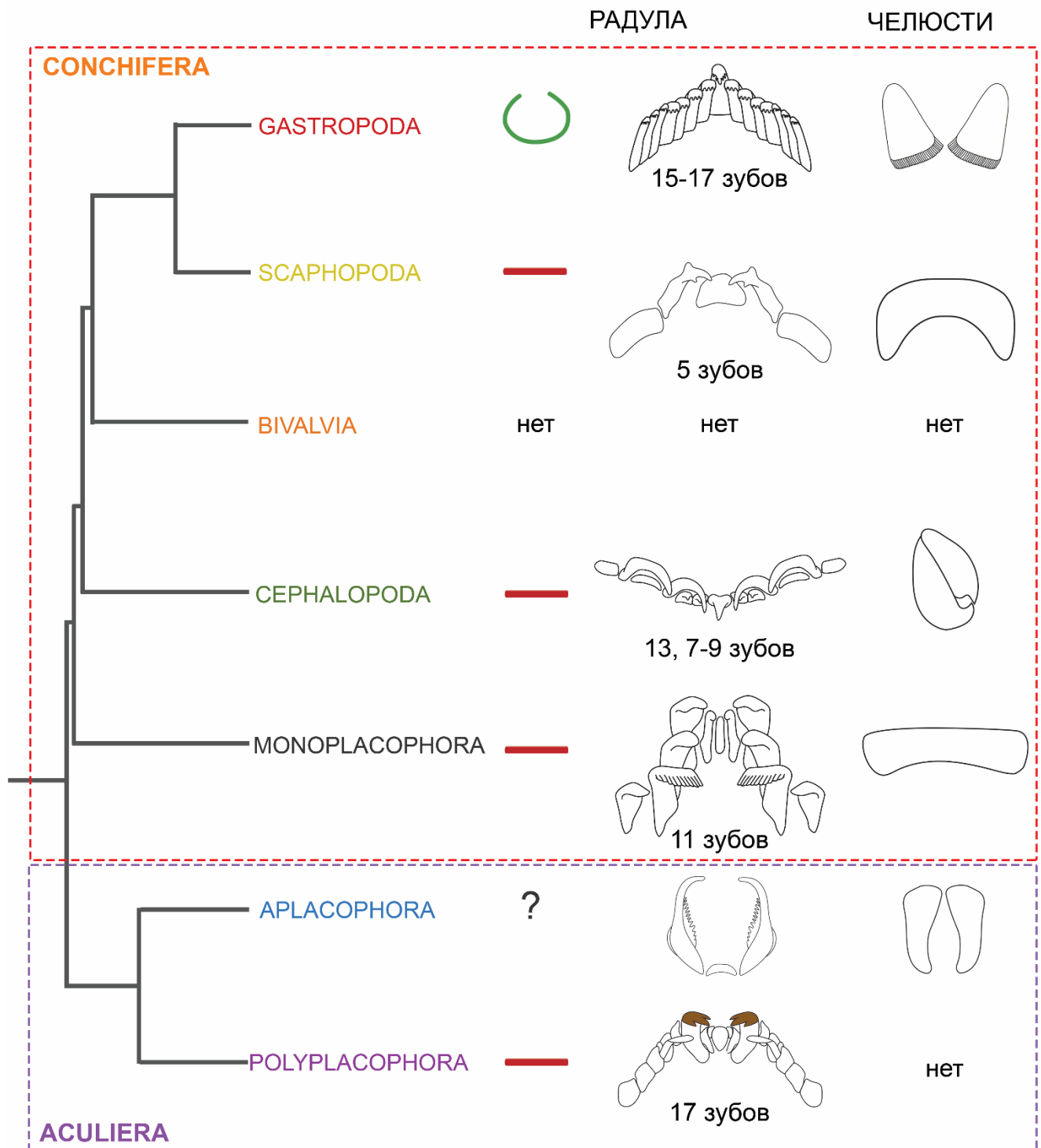


Рисунок 4.12. Разнообразие строения глоточного вооружения в типе Mollusca. Филогенетическое дерево из статьи Kosot et al., 2020. Зеленый полукруг – символ флексиглосной радулы, красный отрезок – стереоглосной радулы. Знак «?» напротив Aplacophora означает не определенной состояние радулы.

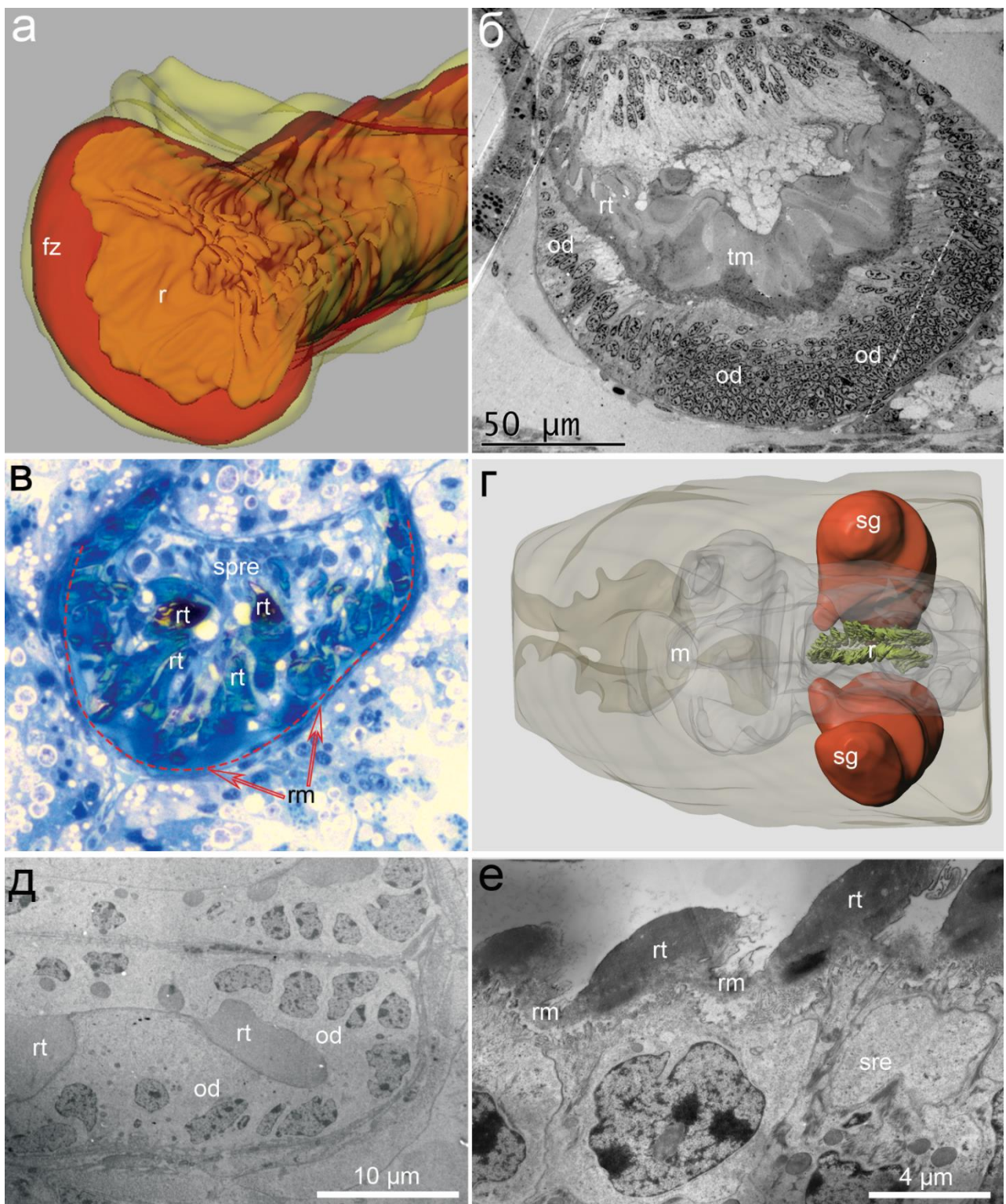


Рисунок 4.13. Примеры строения зоны формирования радулы Aculifera. **а-в.** *Stenosemus albus* (Polyplacophora). **г-е.** *Tigulocharpia* sp. (Solenogaster).

Формирование радулы гастропод также отличается от формирования радулы хитонов. Полученные нами предварительные данные по строению зоны формирования *Stenosemus albus* показывают, что у хитонов нет дифференцировки на одонто- и мембранобласты, а также нет

разделения одонтобластов на группы, соответствующие количеству зубов. Одонтобласты по своему строению мало отличаются от окружающих клеток радулярного мешка. Таким образом, в зоне формирования радулы хитонов отсутствует клеточная дифференцировка: по сути, группа синтетически активных клеток единым пластом синтезирует всю радулу (Рисунок 4.13). Отсутствие дифференцировки клеток может являться базальным состоянием формирования радулы для всех моллюсков.

Радула Aplousophora, несмотря на небольшое количество видов и высокую пищевую специализацию солоногастров и каудофовеат, показывает невероятное разнообразие: от многорядной с большим количеством зубов в ряду до всего двух зубов (Иванов, 1990б; Scheltema et al., 2003). Основной тенденцией группы является редукция центрального зуба и челюсти, которые остаются только у базальной группы каудофовеат Prochaetodermatidae (Scheltema, 2014). Наиболее специализированная радула, непохожая на радулу вовсе, — это два зуба, развёрнутых друг к другу наподобие щипцов, которые растут в течение всей жизни (у видов рода Chaetoderma) (Todt et al., 2008). Вероятно, такое состояние глоточного вооружения является вторичным и связано с высокой специализацией каудофовеат к избирательной микрофагии. Отрывочные данные по ультратонкому строению радулярного мешка солоногастров (Wolter, 1992) говорят о том, что радулярная мембрана очень плохо развита, а радулярный мешок выстлан однотипными крупными клетками, напоминающими в своей однородности клетки радулы личинок гастропод (Рисунок 4.13). Слабая клеточная дифференцировка в зоне формирования радулы акулифер — интересный факт, который может свидетельствовать в пользу того, что такое формирование глоточного вооружения является базальным для всех моллюсков. К сожалению, для более глубокого анализа не хватает данных по строению зоны формирования других групп гастропод.

Анцестральное состояние пищедобывательного аппарата моллюсков

Согласно последним работам (Ponder et al., 2021) анцестральным состоянием глоточного вооружения моллюсков являются однородная дорсальная челюсть, вероятно с латеральными утолщениями, как у моноплакофор и пателлогастропод, и стереоглоссная радула, подобная радуле хитонов или моноплакофор, вероятно с минерализацией латеральных зубов соединениями железа, которая вторично исчезает у моноплакофор. Несколько маргинальных зубов, возможно, были способны выполнять некоторые размашистые движения — другими словами, могли иметь некоторые ограниченные возможности флексиглоссности (Guralnick, Smith 1999). Таким образом, способ питания заключался в скоблении субстрата, возможно с некоторым подметанием субстрата маргинальными зубами, передвигающими смещённые частицы к середине радулы, чтобы их можно было поместить в рот. В результате тщательного анализа формирования радулы представителей

разных подклассов гастропод, представленного в этой работе, было предложено считать стереоглосное состояние пателлогастропод вторичным. В этом случае флексиглосное состояние радулы — анцестральное для гастропод и является апоморфным признаком, учитывая современные представления о том, что радула всех остальных моллюсков относится к стереоглосному типу. Однако данных по ультратонкому строению зоны формирования, да и радулы в целом, для большинства классов, кроме Gastropoda, явно недостаточно для сравнения радул между собой и отнесения их к флексиглосному или стереоглосному типу. Более детальные исследования радул акулифер и высокоспециализированных подклассов Scaphopoda и Cephalopoda могут показать несостоятельность этого признака и выявить новые критерии для сравнения.

Учитывая, что у большинства моллюсков, в том числе реликтовых моноплакофор, радула содержит относительно небольшое количество зубов, несильно дифференцированных на латеральные и маргинальные зубы, а также принимая во внимание, что общепризнанным базальным типом питания является неизбирательная микрофагия или детритофагия, можно предположить, что анцестральным состоянием является радула, осуществляющая простые движения вперёд-назад, вероятно флексиглосного типа, с 11-17-ю зубами, слабо разделёнными на латеральные и маргинальные.

Ситуация с челюстями оказалась непростой. Полученные в этой работе данные свидетельствуют в пользу того, что выстилка буккального эпителия гастропод обладает способностью к формированию челюсти по всему периметру буккальной полости. Вентрально положение счелюстей также характерно и для головоногих моллюсков. Поэтому вполне вероятно, что анцестральным состоянием всего типа Mollusca была не дорсо-латеральная одиночная челюстная пластинка моноплакофор (Ponder et al., 2021), а хитинизированное утолщение по всему периметру буккальной полости, с возможностью к формированию отдельных зубцов в разных местах. Сохранение высокой потенции к формированию челюстей по всему периметру буккальной полости приводит к тому разнообразию челюстей, которое мы наблюдаем в разных классах моллюсков.

ЧЕЛЮСТИ ТРОХОФОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Возникновение вентрального глоточного вооружения у трохофорных животных — нередкое явление, особенно ярко представленное у Annelida. Челюсти аннелид, так же как и радула моллюсков, располагаются в вентральном органе, который, по сути, представляет собой карманы выстилки ротовой полости. Общая и тонкая морфология челюстей кольчатых червей, а также способ их роста были довольно подробно описаны ранее (Wolf, 1980; Paxton, 2000; 2004, Rouse, Pleijel 2001;

Tzetlin et al., 2020). Челюсти Annelida представляют собой кутикулярные структуры, сформированные специализированными эпителиальными клетками (гнатобластами) (Tzetlin, Purschke 2005). Для челюстей аннелид характерен микровиллярный рост, так же как и для глоточного вооружения моллюсков. Челюсти Phyllodocida и многих Eunicida глубоко пронизаны живыми микровиллями гнатобластов на протяжении всего периода жизни, что говорит о перманентном росте и возобновлении челюсти (Tzetlin, Purschke 2005). Для челюсти верхнечелюстного аппарата у Dorvilleidae (Eunicida) характерны гнатобласты с очень короткими микровиллями или совсем лишённые их, что свидетельствует об остановке роста челюсти этого типа после того, как она была сформирована. В некоторых случаях у видов с этим типом челюстей происходит их регулярная смена (Tzetlin, Purschke 2005). Вентральное положение челюсти, сериальность и микровиллярный рост, так же как и смена челюстей в онтогенезе, в общих чертах напоминают формирование и возобновление радулы гастропод. Однако в основе формирования радулы лежит принципиально новый механизм образования сериальных структур, который подразумевает формирование многих зубов одними и теми же клетками путём включения-выключения секреторной активности. Челюсти же аннелид меняются не так часто, но в случае смены новые челюстные элементы синтезируются новыми, соседними группами гнатобластов. Это принципиальное отличие делает радулу уникальной структурой по отношению к глоточному вооружению других трохофорных животных, и отчасти обеспечивает такое большое разнообразие пищевых стратегий и эволюционный успех моллюсков.

Приложение к главе 4.

Таблица 4.1. Разнообразие одонтобластов брюхоногих моллюсков. Н – высота одонтобласта, W – ширина одонтобласта.

Отряд/ надсемейств о	Вид	Радула	Одонтобласты личиночных зубов Н×W, μm	Одонтобласт ы зубов половозрелы х особей Н×W, μm	Количес тво одонтобла стов на один зуб	Ссылка
PATELOGASTROPODA						
Patelloidea	<i>Patella coerulea</i> Linnaeus, 1758	Доко- гlossная	-	300-400×1	тысячи	Peters, 1979
	<i>Patella vulgata</i> Linnaeus, 1758		-	400×2	-	Runham & Isarankura, 1966
Lottoidea	<i>Lottia gigantea</i> G. B. Sowerby I, 1834		-	-	тысячи	Rinkevich, 1993
	<i>Testudinalia testudinalis</i> (O. F. Müller, 1776)		12-13×2-3.5	113-117×2.5-3	тысячи	данная работа
VETIGASTROPODA						
Lepetellida	<i>Puncturella noachina</i> (Linnaeus, 1771)	Рипидо- гlossная	-	латеральный: 65×3.5-4	сотни	данная работа
			-	маргинальный : 6-7×3.5-4		
Trochida	<i>Margarites helicinus</i> Phipps, 1774		23-26×7-12	латеральный: 25-30×2.5-3.2	сотни	данная работа
			-	маргинальный : 2.5-4×3		
NERITIMORPHA						
Cycloneritida	<i>Nerita litterata</i> Gmelin, 1791	Рипидо- гlossная	-	70-200×1-2	тысячи	данная работа
CAENOGASTROPODA						
ARCHITAENIOGLOSSA						
Ampullariidae	<i>Pomacea bridgesii</i> (Reeve, 1856)	Тенио- гlossная	-	92-97×5-7	сотни	Mischor & Märkel, 1984
LITTORINIMORPHA						
Littorinidae	<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	Тенио- гlossная	28-31×3.8-4.2	-	сотни	данная работа
	<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)		-	75-85×5-7	сотни	данная работа
	<i>Lacuna vincta</i> (Montagu, 1803)		-	85-90×5-7	сотни	данная работа
	<i>Lacuna pallidula</i> (da Costa, 1778)		34-36×4-5	90×5-7	сотни	данная работа
Skeneopsidae	<i>Skeneopsis planorbis</i> (O. Fabricius, 1780)	-	-	20-22×4-4.5	десятки	данная работа

Hydrobiidae	<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)		-	38-41×6.5-7	десятки	данная работа
NEOGASTROPODA						
Buccinidae	<i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758)	Стено- гlossная	21-22×3-3.8	45-50×3.8-4	сотни	данная работа
Columbellidae	<i>Pseudanachis basedowi</i> (Hedley, 1918)		-	40-50	-	Guralnick & De Maintenon, 1997
	<i>Euplica bidentata</i> (Menke, 1843)		-	39-42	-	Guralnick & De Maintenon, 1997
Mangeliidae	<i>Oenopota levidensis</i> (Carpenter, 1864)	Токсо- гlossная	-	21-22	сотни	Shimek, 1975
Turridae	<i>Lophiotoma acuta</i> (Perry, 1811)		-	23.5-23×2-3	сотни	данная работа
Drilliidae	<i>Clavus maestratii</i> Kilburn, Fedosov & Kantor, 2014		-	20-23×3,5-4	сотни	данная работа
Conidae	<i>Conus pulicarius</i> Hwass in Bruguière, 1792		-	18-20×2-2.5	сотни	данная работа
HETEROBRANCHIA						
Lymnaeoidea	<i>Biomphalaria glabrata</i> (Say, 1818)	Мульти- серияльная	-	-	10-14	Wiesel & Peters, 1978; Kerth, 1979
	<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)		-	16-23×5.5-7	9-11	Mackenstedt & Märkel, 1987; 2001
Stylommatophora	<i>Limacus flavus</i> (Linnaeus, 1758)		-	-	15	Kerth & Krause, 1969
	<i>Helix pomatia</i> Linnaeus, 1758		-	-	10-12	Kerth, 1979
	<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus, 1758)		-	16-23×5.5-7	несколько	Mackenstedt & Märkel, 1987
Gymnosomata	<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)		-	13-14×3.4-4.6	19-22×2-8	5-7
	<i>Limacina helicina</i> (Phipps, 1774)	Три- серияльная	10-8.5×4.3-4.7	20-22×10-23	5-7	данная работа
Cephalaspidea	<i>Papawera zelandiae</i> (Gray, 1843)	Мульти- серияльная	-	-	несколько	Rudman, 1971
	<i>Bulla quoyii</i> J. E. Gray, 1843		-	-	несколько	Rudman, 1971
Sacoglossa	<i>Limapontia senestra</i> (Quatrefages, 1844)	Уни- серияльная	13×7	50-54×14-15	1	данная работа
Nudibranchia	<i>Coryphella verrucosa</i> (M. Sars, 1829)		-	35×23	1-5	данная работа

	<i>Ziminella salmonacea</i> (Couthouy, 1838)	Три-серийная	-	-	1-3	Hughes, 1979
	<i>Eubbranchus rupium</i> (Møller, 1842)		-	17-20×6.5-7.5	несколько	данная работа
	<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius, 1774)	Мульти-серийная	-	46-48×23-26	несколько	данная работа
	<i>Vayssierea elegans</i> (Baba, 1930)		-	8-9×3-4	несколько	данная работа
	<i>Cadlina laevis</i> (Linnaeus, 1767)		-	40-45×5-9	3	данная работа

Таблица 4.2. Онтогенетическая динамика радулы. Формура радулы описывает конфигурацию одного поперечного ряда, где R – центральный зуб, L – латеральные зубы, M – маргинальный зубы.

Вид	Личиночная радула M.L.R.L.M	Ювенильная радула M.L.R.L.M	Взрослая радула M.L.R.L.M	Ссылка
PATELLOGASTROPODA				
<i>Patella vulgata</i> Linnaeus, 1758	0.1.1.1.0	1.2.1.2.1	3.1.2.0.2.1.3	Smith, 1935
<i>Testudinalia testudinalis</i> (O. F. Müller, 1776)	0.1.1.1.0 0.2.1.2.0	1.2.0.2.1	0.2.0.2.0	данная работа
<i>Erginus</i> sp.	1.1.1.1.1	1.2.1.2.1	0.3.0.3.0	Chernyshev, 2018
VETIGASTROPODA				
<i>Haliotis tuberculata</i> Linnaeus, 1758	0.3.1.3.0	5.4.1.4.5	∞.5.1.5.∞	Crofts, 1937
<i>Haliotis kamtschatkana</i> Jonas, 1845	1.2.1.2.1		∞.5.1.5.∞	Kuehl, 2020
<i>Haliotis discus hannai</i> Ino, 1953	1.2.1.2.1	2.2.1.2.2	∞.5.1.5.∞	Kawamura et al., 2001
<i>Margarites helycinus</i> , Phipps, 1774	1.2.1.2.1	4.2.1.2.4	∞.5.1.5.∞	данная работа
CAENOGASTROPODA				
<i>Lacuna vincta</i> (Montagu, 1803)	0.2.1.2.0	-	0.3.1.3.0	данная работа
<i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758)	0.1.1.1.0	-	0.1.1.1.0	данная работа, Кантор, 1988
HETEROBRANCHIA				
<i>Limapontia senestra</i> (Quatrefages, 1844)	0.0.1.0.0	-	0.0.1.0.0	данная работа
<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)	0.1.1.1.0	-	0.7-12.1.7-12.0	данная работа
<i>Eubbranchus rupium</i> (Møller, 1842)	0.0.1.0.0	-	0.0.1.0.0	данная работа

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе работы данные существенно расширили наши представления о морфогенезе глоточного вооружения моллюсков, что позволило выявить основные закономерности формирования радулы и челюстей. Радула — это уникальная структура, которая отличается от челюстей других трохофорных животных способностью к возобновлению идентичных зубов в течение всей жизни моллюска. Как показали морфологические исследования, основой для формирования сериальных зубов является возникновение клеточного механизма периодической секреции, позволяющего переключать клетку из состояния покоя в состояние активного синтеза, что и обеспечивает формирование одинаковых зубов одной группой одонтобластов. Похожее переключение синтетической активности клеток можно наблюдать, например, при линьке в группе Ecdysozoa, однако не с такой периодичностью. Из всех трохофорных животных только моллюски смогли реализовать подобный механизм роста твёрдых структур. Этот же механизм, хотя и не в таком явном виде, характерен также и для дискретных элементов челюстей гастропод, что может свидетельствовать о его универсальности в типе Mollusca. Вероятно, при более внимательном изучении формирования других твёрдых элементов моллюсков, таких как спикулы аплакофор и полиплакофор, можно будет обнаружить те же процессы.

Понимание разнообразия морфогенеза и эмбриогенеза глоточного вооружения гастропод станет надёжной платформой для изучения механизмов синтеза и возобновления хитинизированных структур на молекулярном уровне.

ВЫВОДЫ

1. Формирование челюстей и радулы Gastropoda имеет общие черты на клеточном уровне и может быть описано как сочетание непрерывной (синтез радулярной мембраны и простой челюсти) и периодической (синтез зубов радулы и родлетов челюстей) секреции. Периодический тип секреции, при котором происходит смена периода активного синтеза периодом покоя одонтобластов, обеспечивает формирование сериальных зубов и является новоприобретённым для моллюсков.
2. Радула начинает закладываться у личинок гастропод, что можно рассматривать как гетерохронию, потому что на личиночной стадии она не функционирует. В каждом ряду формирующейся радулы закладывается небольшое число (3-7) слабо дифференцированных зубов, при этом один зуб формируется небольшим (5-10) числом клеток. Эти особенности являются следствием гетерохронии, то есть сдвига закладки радулы на ранние стадии развития.
3. Нефункциональная личиночная радула сразу закладывается с характерными особенностями того или иного типа организации, который соответствует взрослой радуле того же вида. Таким

образом, в развитии радулы в большинстве случаев не происходит рекапитуляции анцестрального состояния. Черты рекапитуляции можно отметить только у *Patellogastropoda*, так как у них радула закладывается с центральным зубом (как у всех остальных гастропод), а впоследствии этот зуб редуцируется.

4. Анцестральный тип секреции зубов радулы состоит в формировании одного зуба несколькими сотнями унифицированных одонтобластов (как у *Caenogastropoda*). В пределах класса гастропод есть два основных направления эволюции механизма формирования зубов. Один из них — полимеризация одонтобластов до нескольких тысяч (как у *Patellogastropoda*), другой — олигомеризация одонтобластов вплоть до одного одонтобласта на зуб (как у некоторых *Heterobranchia*). Исходно зубы формируются однослойным эпителием, но у *Vetigastropoda* и *Neritimorpha* особенно удлинённые и многочисленные зубы формируются видоизменённым многорядным эпителием.

5. Сравнительно-морфологический анализ глоточного вооружения брюхоногих моллюсков позволяет предполагать, что анцестральным состоянием для *Gastropoda* является флексиглоссная радула, в которой в каждом поперечном ряду содержится 11-17 слабо дифференцированных зубов. Наличие парных латеральных челюстных пластинок можно рассматривать как анцестральную черту, с сохранением потенции к формированию челюстей по всему периметру выстилки буккальной полости.

6. СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов Д.Л. Происхождение и ранние этапы эволюционных преобразований радулярного аппарата //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990а. — С. 5–37.
2. Иванов Д.Л. Радула в классе беспанцирных моллюсков //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990б. — С. 149–158.
3. Иванов Д.Л., Старобогатов Ю.И. К вопросу о происхождении и эволюции челюстных образований в типе Mollusca //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 177–198.
4. Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Особенности морфологии и эволюции переднего отдела переднего отдела пищеварительной системы *Toxoglossa* //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 91–134.
5. Козин В.В., Бабаханова Р.А., Костюченко Р.П. 2013. Участие мар-киназного сигналинга в спецификации клеточных линий и дорсовентральной оси (Patellogastropoda, Mollusca) //Онтогенез. — 2013. — № 44. — С. 42–56. DOI 10.7868/S0475145013010035.
6. Мединская А. И. Анатомия пищеварительной системы *Turrinae* (Gastropoda, Conoidea, Turridae) //Ruthenica. — 2002. — Т. 12. — № 2. — С.135–159.
7. Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. Подклассы брюхоногих и их филогенетические отношения //Зоологический журнал. — 1979. — Т. 58. — № 3. — С. 293–305.
8. Старобогатов Я.И. Типология радулы //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990а. — С. 37–48.
9. Старобогатов Я.И. Эволюционные преобразования радул //Эволюционная морфология моллюсков. М.: Изд-во МГУ, 1990б. — С. 48–91.
10. Чернышев А. В., Чернова Т. В. О роде *Testudinalia* Moskalev, 1966 (Lottiidae, Patellogastropoda) //Ruthenica. — 2005. — Т. 15. — № 1. — С.1–7.
11. Чернышев А.В. Erginidae fam. nov. (Patellogastropoda) – новое семейство морских блюдечек //Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. — 2018. — Т. 22 — № 1-2. — С. 1–6.
12. Aboul-Ela I.A. On the food of nudibranchs //Biological Bulletin. — 1959. — № 117. — P. 439–442.
13. Aktipis S.W., Giribet G. A phylogeny of Vetigastropoda and other ‘archaeogastropods’: re-organizing old gastropod clades //Invertebrate Biology. — 2010. — Vol. 129. — P. 220–240.
14. Angulo-Campillo O., Aceves-Medina G. Two new species of gymnosomatous pteropods from the Gulf of California (Gymnosomata: Pneumodermatidae) //Hidrobiologica. — 2018. — Vol. 28. — № 3. — P. 231–237.

15. Baba K. Contribution to the knowledge of a nudibranch, *Okadaia elegans* Baba //Japanese Journal of Zoology. — 1937. — Vol. 7. — № 2. — P. 147–190.
16. Baker B.H. Notes on the radula of the Neritidae //Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. — 1923. — Vol. 75. — P. 117–178. DOI: 10.1038/139103c0.
17. Ball A.D. Foregut ontogeny of the Neogastropoda: comparison of development in *Nucella lapillus* and *Conus anemone* //Bollettino Malacologico. — 2002. — Vol. 38. — P. 51–78.
18. Barker G.M. Gastropods on land: Phylogeny, diversity and adaptive morphology //The Biology of Terrestrial Molluscs. G.M. Barker (Ed.) UK: CABI Publishing, 2001. — P. 146.
19. Barker G.M., Efford M.G. Predatory gastropods as natural enemies of terrestrial gastropods and other Invertebrates. USA: CABI Publishing, 2002. — p— P. 320.
20. Bates A.E. Persistence, morphology, and nutritional state of a gastropod-hosted bacterial symbiosis in different levels of hydrothermal vent flux //Marine Biology. — 2007. — Vol. 152. — P. 557–568.
21. Becerro M.A., Turon X., Uriz M.J., Templado J. Can a sponge feeder be a herbivore? *Tyrodina perversa* (Gastropoda) feeding on *Aplysina aerophoba* (Demospongiae) //Biological Journal of the Linnean Society. — 2003. — Vol. 78. — P. 429–438.
22. Belmonte T., Alvim J., Padula V., Muricy G. Spongivory by nudibranchs on the coast of Rio De Janeiro State, Southeastern Brazil: (Mollusca, Gastropoda) //Spixiana. — 2015. — Vol. 38. — № 2. — P. 187–195.
23. Bickell L.R., Chia F. S. Organogenesis and histogenesis in the planktotrophic veliger of *Doridella steinbergae* (Opisthobranchia: Nudibranchia) //Marine Biology. — 1979. — Vol. 52. — № 4. — P. 291–313. DOI: 10.1007/BF00389071
24. Bickell L.R., Chia F.S., Crawford B.J. Morphogenesis of the digestive system during metamorphosis of the nudibranch *Doridella steinbergae* (Gastropoda): conversion from phytoplanktivore to carnivore //Marine Biology. — 1981. — Vol. 62. — P. 1–16.
25. Bieler R. Gastropod phylogeny and systematics //Annual Review of Ecology and Systematics. — 1992. — Vol. 23. — P. 311–338.
26. Bieler R. Phylogenetic relationships in the gastropod family Architectonicidae, with notes on the family Mathildidae (Allogastropoda) //Malacological Review. — 1988. — Vol. 4. — P. 205–240.
27. Boletzky S. Origin of the lower jaw in cephalopods: a biting issue //Paläontologische Zeitschrift. — 2007. — Vol. 81. — № 3. — P. 328–333.
28. Bouchet P., Rocroi J.— P. Classification and nomenclator of gastropod families //Malacologia. — 2005. — Vol. 47. — p— P. 397.
29. Bouchet P., Rocroi J.-P., Hausdorf B., Kaim A., Kano Y., Nützel A., Parkhaev P., Schrödl M., Strong

E.E. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families //Malacologia. — 2017. — Vol. 61. — P. 1–526.

30. Branch G.M. Ecology of *Patella* species from the Cape Peninsula, South Africa, IV. Desiccation //Marine Biology. — 1975. — Vol. 32. — P. 179–188.

31. Branch G.M. Limpets: evolution and adaptation //The Mollusca: evolution. E.R. Trueman, M.R. Clarke (eds.). New York: Academic Press, 1985. — P. 187–220.

32. Brenzinger B., Schrödl M., Kano Y. Origin and significance of two pairs of head tentacles in the radiation of euthyneuran sea slugs and land snails //Scientific Reports. — 2021. — Vol. 11. — № 1. — P. 1–14. DOI 10.1038/s41598-021-99172-5.

33. Buckland-Nicks J., Chia F.-S., Behrens S. Oviposition and development of two intertidal snails, *Littorina sitkana* and *Littorina scutulata* //Canadian Journal of Zoology. — 1973. — Vol. 51. — № 3. — P. 359–365. DOI 10.1139/z73-050.

34. Carlton J.T., Vermeij G.J., Lindberg D.R., Carlton D.A., Dudley E.C. The first historical extinction of a marine invertebrate in an ocean basin: the demise of the eelgrass limpet *Lottia alveus* //Biological Bulletin. — 1991. — Vol. 180. — P. 72–80.

35. Carriker M.R. Variability, developmental changes, and denticle-replacement in the radula of *Lymnaea stagnalis* appressa Say //The Nautilus. — 1943. — Vol. 57. — № 2. — P. 52–59.

36. Carriker M.R., Bilstad N.M. Histology of the alimentary system of the snail *Lymnaea stagnalis* appressa Say //Transactions of the American Microscopical Society. — 1946. — Vol. 65. — № 3. — P. 250–275.

37. Castelin M., Puillandre N., Kantor Yu.I., Modica M.V., Terryn Y., Cruaud C., Bouchet P., Holford M. Macroevolution of venom apparatus innovations in auger snails (Gastropoda; Conoidea; Terebridae) //Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2012. — Vol. 64. — № 1. — P. 21–44. DOI 10.1016/j.ympev.2012.03.001.

38. Cattaneo-Vietti R., Balduzzi A. Relationship between radular morphology and food in the Doridina (Mollusca, Nudibranchia) //Malacologia. — 1991. — Vol. 32. — P. 211–217.

39. Cimino G., Ghiselin M.T. Chemical defense and evolutionary trends in biosynthetic capacity among dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) //Chemoecology. — 1999. — Vol. 9. — P. 187–207.

40. Clark K.B. *Phyllaplysia smaragda* (Opisthobranchia: Notarchidae), a new Anaspidaen from Florida //Bulletin of marine science. — 1977. — Vol. 27. — № 4. — P. 651–657.

41. Clark K.B., Jensen K.R. A comparison of egg size, capsule size, and development patterns in the order Ascoglossa (Sacoglossa) (Mollusca: Opisthobranchia) //International Journal of Invertebrate Reproduction. — 1981. — Vol. 3. — № 2. — P. 57–64. DOI 10.1080/01651269.1981.10553382.
42. Climo F.M. The anatomy of *Gegania valkyrie* Powell (Mollusca: Heterogastropoda: Mathildidae) with notes on other heterogastropods //Journal of the Royal Society of New Zealand. — 1975. — Vol. 5. — № 3. — P. 275–288. DOI 10.1080/03036758.1975.10421851.
43. Cole A.G., Hall B.K. The nature and significance of invertebrate cartilages revisited: distribution and histology of cartilage and cartilage-like tissues within the Metazoa //Zoology. — 2004. — Vol. 107. — P. 261–273.
44. Cole A.G., Hall B.K. Cartilage is a metazoan tissue; integrating data from nonvertebrate sources //Acta Zoologica. — 2004. — Vol. 85. — № 2. — P. 69–80.
45. Colgan D.J., Ponder W.F., Egglar P.E. Gastropod evolutionary rates and phylogenetic relationships assessed using partial 28s rDNA and histone H3 sequences //Zoologica Scripta. — 1999. — Vol. 29. — № 1. — P. 29–63. DOI 10.1046/j.1463-6409.2000.00021.x.
46. Conklin E.G. The embryology of *Crepidula*: a contribution to the cell lineage and early development of some marine gastropods //Journal of Morphology. — 1897. — Vol. 13. — P. 1–226.
47. Connors M.J., Ehrlich H., Hog M., Godeffroy C., Araya S., Kallai, I., Ortiz C. Three-dimensional structure of the shell plate assembly of the chiton *Tonicella marmorea* and its biomechanical consequences //Journal of Structural Biology. — 2012. — Vol. 177. — P. 314–328. DOI 10.1016/j.jsb.2011.12.019.
48. Conover R.J., Lalli C.M. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism, and growth efficiency //Journal of Experimental Marine Biology of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1974. — Vol. 16. — № 2. — P. 131–154.
49. Creek G.A. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* (Müller) //Proceedings of the Zoological Society of London. — 1951. — Vol. 121. — № 3. — P. 599–640. DOI 10.1111/j.1096-3642.1951.tb00759.x.
50. Crofts D.R. The development of *Haliotis tuberculata*, with special reference to organogenesis during torsion //Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1937. — Vol. 228. — № 552. — P. 219–268.
51. Crofts D.R. Muscle morphogenesis in primitive gastropods and its relation to torsion //Proceedings of the Zoological Society of London. — 1955. — Vol. 125. — P. 711–750.
52. Cunha T.J., Giribet G. A congruent topology for deep gastropod relationships //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2019. — Vol. 286. — № 1898. DOI 10.1098/rspb.2018.2776.
53. Curtis S.K., Cowden R.R. Ultrastructure and histochemistry of the supportive structures associated

- with the radula of the slug, *Limax maximus* //Journal of Morphology. — 1977. — Vol. 151. — № 2. — P. 187–211. DOI 10.1002/jmor.1051510203.
54. D'Asaro C.N. Organogenesis, development, and metamorphosis in the queen conch, *Strombus gigas*, with notes on breeding habits //Bulletin of Marine Science. — 1965. — Vol. 15. — P. 359–416.
55. D'Souza M. The food of some neritid prosobranch molluscs found at Mkomaini Mombasa, Kenya //Kenya Aquatica. — 1981. — Vol. 3. — P. 46–49.
56. Dantart L., Luoue A. Cocculiniformia and Lepetidae (Gastropoda: Archaeogastropoda) from Iberian waters //Journal of Molluscan Studies. — 1994. — Vol. 60. — № 3. — P. 277–313. DOI 10.1093/mollus/60.3.277.
57. Dattagupta S., Martin J., Liao S.-M., Carney R.S., Fisher, C.R. Deep-sea hydrocarbon seep gastropod *Bathynnerita naticoidea* responds to cues from the habitat-providing mussel *Bathymodiolus childressi* //Marine Ecology. — 2007. — Vol. 28. — P. 193–198.
58. Declerck C.H. The evolution of suspension feeding in gastropods //Biological Reviews. — 1995. — Vol. 70. — P. 549–569.
59. deMaintenon M.J. Phylogenetic analysis of the Columbellidae (Mollusca: Neogastropoda) and the evolution of herbivory from carnivory //Invertebrate Biology. — 1999. — Vol. 118. — P. 258–288.
60. Ehrlich H. Biological materials of marine origin //USA: Springer, 2010. — p— P. 436. DOI 10.1007/978-90-481-9641-8.
61. Ekimova I., Valdés A., Chichvarkhin A., Antokhina T., Lindsay T., Schepetov D. Diet-driven ecological radiation and allopatric speciation result in high species diversity in a temperate-cold water marine genus *Dendronotus* (Gastropoda: Nudibranchia) //Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2019. — Vol. 141. 106609.
62. Ekimova I.A., Malakhov V.V. Progenesis in the evolution of the nudibranch mollusks genus *Dendronotus* (Gastropoda: Nudibranchia) //Doklady Biological Sciences. — 2016. — Vol. 467. — № 1. — P. 86–88. DOI 10.1134/S0012496616020113.
63. Ferreira A.J. A review of the genus *Triopha* (Mollusca: Nudibranchia) //Veliger. — 1977. — Vol. 19. — P. 387–417.
64. Fretter V. Aspects of metamorphosis in prosobranch gastropods //Proceedingd of Malacoligical Society of London. — 1969. — Vol. 38. — P. 375–386.
65. Fretter V. Some observations on *Tricolia pullus* (L.) and *Margarites helycinus* (Fabricius) //Journal of Molluscan Studies. — 1955. — Vol. 31. — P. 159–162.
66. Fretter V. *Umbonium vestiarium*, a filter-feeding trochid //Journal of Zoology. — 1975. — Vol. 177. — № 4. — P. 541–552.

67. Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology //UK: London, 1962. — p— P. 790.
68. Fretter V., Graham A., McLean J.H. The anatomy of the Galapagos Rift limpet *Neomphalus fretterae* //Malacologia. — 1981. — Vol. 21. — № 1-2. — P. 332–361.
69. Fukumori H., Kano Y. Evolutionary ecology of settlement size in planktotrophic neritimorph gastropods //Marine Biology. — 2014. — Vol. 161. — P. 213–227.
70. Geiger D.L., Nutzel A., Sasaki T. Vetigastropoda //Phylogeny and Evolution of the Mollusca. W.F. Ponder, D.R. Lindberg (eds.). USA: University of California Press, 2008. — p— P. 297–330.
71. Ghose K.C. Origin and development of the digestive system of the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich //Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences. — 1962. — Vol. 68. — № 3. — P. 186–207.
72. Gilmer R.W., Harbison G.R. Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata) //Marine Biology. — 1986. — Vol. 91. — № 1. — P. 47–57. DOI 10.1007/BF00397570.
73. Giribet G., Okusu A., Lindgren A.R., Huff S. W., Schrödl M. Evidence for a clade composed of mollusks with serially repeated structures: monoplacophorans are related to chitons //Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. — 2006. — Vol. 103. — P. 7723–7728.
74. Göbbeler K., Klussmann-Kolb A. Molecular phylogeny of the Euthyneura (Mollusca, Gastropoda) with special focus on Opisthobranchia as a framework for reconstruction of evolution of diet //Thalassas. — 2011. — Vol. 27. — P. 121–154.
75. Goddard J.H.R. Patterns of development in nudibranch mollusks from the northeast Pacific Ocean, with regional comparisons //Thesis (Ph. D.). University of Oregon. — 1992. — p— P. 237.
76. Golikov A.N., Starobogatov Y.I. Systematics of prosobranch gastropods //Malacologia. — 1975. — Vol. 15. — № 1. — P. 185–232.
77. Gosliner T.M. Gastropoda: Opisthobranchia //Microscopic anatomy of invertebrates. Mollusca One (Volume 5). Harrison F.W., Kohn A.J. (eds). Wiley-Liss, New York, 1994. — P. 253–355.
78. Graham A.L. Evolution within the Gastropoda: Prosobranchia //Evolution. The Mollusca. E.R. Truman, M.R. Clarke (Eds.). New York, Academic Press, 1985. — Vol. 10. — P. 151–186.
79. Gray J.E. On the division of ctenobranchous gastropodous Mollusca into larger groups and families //Proceedings of the zoological Society of London. — 1853. — T. 21. — № 1. — P. 3244.
80. Goodheart J.A., Bazinet, A.L., Valdés A., Collins, A.G., Cummings, M.P. Prey preference follows phylogeny: evolutionary dietary patterns within the marine gastropod group Cladobranchia (Gastropoda: Heterobranchia: Nudibranchia) //BMC Evolutionary Biology. — 2017. — Vol. 17. — № 1. — P. 1-14.

81. Hadfield M.G., Strathmann M.F., Strathmann R.R. Ciliary currents of non-feeding veligers in putative basal clades of gastropods //Invertebrate Biology. — 1997. — Vol. 116. — № 4. — P. 313–321.
82. Harasewych M., Petit R. Notes on the morphology of *Admete viridula* (Gastropoda: Cancellariidae) //The Nautilus. — 1986. — Vol. 100. — № 3. — P. 85–91.
83. Petit R.E., Harasewych M.G. New Philippine Cancellariidae (Gastropoda: Cancellariacea), with notes on the fine structure and function of the nematoglossan radula //The Veliger. — 1986. — T. 28. — № 4. — C. 436–443.
84. Harasewych M.G., Adamkewicz S.L., Blake J.A., Saudek D., Spriggs T., Bult C.J. Phylogeny and relationships of pleurotomariid gastropods (Mollusca: Gastropoda): an assessment based on partial 18S rDNA and cytochrome c oxidase I sequences //Molecular Marine Biology and Biotechnology. — 1997. — Vol. 6. — P. 1–20.
85. Harasewych M.G., Askew T.M. *Peretrochus maureri*, a new species of pleurotomariid from the western Atlantic (Gastropoda: Pleurotomariidae) //The Nautilus. — 1993. — Vol. 106. — № 4. — P. 130–136. DOI 10.5962/bhl.part.9720.
86. Harasewych M.G., McArthur A.G. A molecular phylogeny of the Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda) //Marine Biology. — 2000. — Vol. 137. — P. 183–194.
87. Harasewych M.G., Petit R.E. Notes on the morphology of *Admete viridula* (Gastropoda: Cancellariidae) //Nautilus. — 1986. — Vol. 100. — № 3. — P. 85–91.
88. Harms K.S., Hesketh A.V., Page L.R. Foregut development and metamorphosis in a pyramidellid gastropod: modularity and constraint within a complex life cycle //Biological Bulletin. — 2019. — Vol. 237. — № 3. — P. 254–269. DOI 10.1086/705357.
89. Haszprunar G. The fine morphology of the osphradial sense organs of the Mollusca. Part 2: Allogastropoda (Architectonicidae and Pyramidellidae) //Philosophical Transactions of the Royal Society B. — 1985a. — Vol. 307. — P. 497–505.
90. Haszprunar G. The Heterobranchia: A new concept of the phylogeny and evolution of the higher Gastropoda //Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. — 1985b. — Vol. 23. — P. 15–37.
91. Haszprunar G. The fine structure of the ctenidial sense organs (bursicles) of Vetigastropoda (Zeugobranchia, Trochoidea) and their functional and phylogenetic significance //Journal of Molluscan Studies. — 1987. — Vol. 53. — № 1. — P. 46–61.
92. Haszprunar G. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura //Journal of Molluscan Studies. — 1988. — Vol. 54. — P. 367–441.

93. Haszprunar G., Speimann E., Hawe A., Heß M. Interactive 3D anatomy and affinities of the Hyalogyrinidae, basal Heterobranchia (Gastropoda) with a rhipidoglossate radula //Organisms Diversity and Evolution. — 2011. — Vol. 11. — № 3. — P. 201–236.
94. Haszprunar G., Wendler S.Y.C., Jöst A.B., Ruthensteiner B., Heß M. 3D-anatomy and systematics of cocculinid-like limpets (Gastropoda: Cocculiniformia): more data, some corrections, but still an enigma //Zoomorphology. — 2022. — Vol. 141. — № 2. — P. 151–171.
95. Hawkins S.J., Watson D.C., Hill A.S., Harding S.P., Kyriakides M.A., Hutchinson S., Norton T.A. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal, prosobranchs in relation to resource partitioning //Journal of Molluscan Studies. — 1989. — Vol. 55. — № 2. — P. 151–165. DOI 10.1093/mollus/55.2.151.
96. Hedegaard C. Shell structures of the Recent Vetigastropoda //Journal of Molluscan Studies. — 1997. — Vol. 63. — P. 369–377.
97. Hickey P.C., Swift S.R., Roca M.G., Read N.D. Live-cell imaging of filamentous fungi using vital fluorescent dyes and confocal microscopy //Methods Microbiol. — 2004. — Vol. 34. — P. 63–87.
98. Hickman C.S. Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology //Paleobiology. — 1980. — Vol. 6. — № 3. — P. 276–294. DOI 10.1017/S0094837300006801.
99. Hickman C.S. Implications of radular tooth-row functional integration for archaeogastropod systematics //Malacologia. — 1981. — Vol. 25. — P. 143–160.
100. Hickman C.S. Form and function of the radulae of pleurotomariid gastropods //The Veliger. — 1984. — Vol. 27. — P. 29–36.
101. Hickman C.S., McLean J.H. Systematic revision and suprageneric classification of trochacean gastropods //Science Series: Natural History Museum of Los Angeles County. — 1990. — Vol. 35. — № 1-4. — P. 1–169.
102. Hickman C.S. Tracing gastropod phylogeny through a suspension feeding design space //Geological Society of America, 28th Annual Meeting October 28–31 1996. Abstracts with Programs: Geological Society of America. — 1996. — Vol. 28. — P. 293.
103. Holyoak A. Spawning, egg mass formation, and larval development of the trochid gastropod *Margarites helycinus* (Fabricius) //The Veliger. — 1988. — Vol. 31. — P. 111–113.
104. Holyoak A.R., Brooks D.J., Coblenz S. Observations on the winter spawning and larval development of the ribbed limpet *Lottia digitalis* (Rathke, 1833) in the San Juan Islands, Washington, USA //The Veliger. — 1999. — Vol. 42. — № 2. — P. 181–182.
105. Hua T.E., Li C. W. Silica biomineralization in the radula of a limpet *Notoacmea schrenckii* (Gastropoda: Acmaeidae) //Zoological Studies. — 2007. — Vol. 46. — № 4. — P. 379–388.

106. Hubendick B. Chapter 1: Systematics and comparative morphology of the Basommatophora //Pulmonates. Systematics, evolution and ecology Volume. L.: Academic Press. — 1978. — P. 1–47.
107. Hughes R. Ultrastructure of the buccal mass in juvenile *Coryphella salmonacea* (Gastropoda: Nudibranchia) //Journal of Molluscan Studies. — 1979. — Vol. 45. — P. 289–295.
108. Isarankura K., Runham N.W. Studies on the replacement of the gastropod radula //Malacologia. — 1968. — Vol. 7. — № 1. — P 71–91.
109. Ivanova N.V., Dewaard J.R., Hebert P.D. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA //Molecular ecology notes. — 2006. — Vol. 6. — № 4. — P. 998–1002.
110. Jensen K.R. Morphological adaptations and plasticity of radular teeth of the Sacoglossa (=Ascoglossa) (Mollusca: Opisthobranchia) in relation to their food plants //Biological Journal of the Linnean Society. — 1993. — T. 48. — №. 2. — C. 135-155.
111. Jensen K.R. Evolution of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia) and the ecological associations with their food plants //Evolutionary Ecology. — 1997. — Vol. 11. — №. 3. — P. 301-335.
112. Johnson S. Cannibalism and mating in *Gymnodoris citrina* (Bergh, 1877) //Hawaiian Shell News. — 1992. — Vol. 40. — № 20. — P. 3-6.
113. Jørgensen A. Variation in radular teeth and acuspid side of the radula in *Lacuna pallidula*, *L. parva* and *L. vincta* (Gastropoda: Littorinidae) from the Isle of Wight, United Kingdom //Helgoland Marine Research. — 2001. — Vol. 55. — P. 95–100. DOI 10.1007/s101520000069.
114. Kano Y., Chiba S., Kase T. Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records //Proceedings of the Royal Society B. — 2002. — Vol. 269. — P. 2457–2465.
115. Kantor Y.I., Harasewych M.G. Morphology of the digestive system of *Volutomitra alaskana* Dall, 1902 (Gastropoda, Pectinibranchia, Volutomitridae), with notes on a possible mechanism of feeding //Ruthenica. — 1992. — Vol. 2. — № 1. — P. 45–53.
116. Kantor Yu.I., Puillandre N. Evolution of the radular apparatus in Conoidea (Gastropoda: Neogastropoda) as inferred from a molecular phylogeny //Malacologia. — 2012. — Vol. 55. — № 1. — P. 55-90. DOI 10.4002/040.055.0105.
117. Kantor I., Taylor J.D. Evolution of the toxoglossan feeding mechanism: New information on the use of the radula //Journal of Molluscan Studies. — 1991. — Vol. 57. — P. 129–134.
118. Kantor Y.I., Taylor J.D. Formation of marginal radular teeth in Conoidea (Neogastropoda) and the evolution of the hypodermic envenomation mechanism //Journal of Zoology. — 2000. — Vol. 252. — P. 251–262.

119. Kase T., Kano Y. *Trogloconcha*, a new genus of larocheine Scissurellidae (Gastropoda: Vetigastropoda) from tropical Indo-Pacific submarine caves //The Veliger. — 2002. — Vol. 45. — P. 25–32.
120. Katsuno S., Sasaki T. Comparative histology of radula-supporting structures in Gastropoda //Malacologia. — 2008. — Vol. 50. — № 1. — P. 13–56.
121. Kawamura T., Robertsand R. D., Yamashita Y. Radula development in abalone *Haliotis discus hannai* from larva to adult in relation to feeding transitions //Fisheries Science. — 2001. — Vol. 67. — P. 596–605.
122. Kay M.C., Emler R.B. Laboratory spawning, larval development, and metamorphosis of the limpets //Invertebrate Biology. — 2002. — Vol. 121. — № 1. — P. 11–24.
123. Kerth K. Radulaersatz und Zellproliferation in der röntgenbestrahlten Radulascheide der Nacktschnecke *Limax flavus* L. Ergebnisse zur Arbeitsteilung der Scheidengewebe //Wilhelm Roux Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen. — 1973. — Vol. 172. — № 4. — P. 317–348. DOI 10.1007/BF00577884.
124. Kerth K. Electron microscopic studies on radular tooth formation in the snails *Helix pomatia* L. and *Limax flavus* L. (Pulmonata, Stylommatophora) //Cell and Tissue Research. — 1979. — Vol. 203. — P. 283–289. DOI 10.1007/BF00237242.
125. Kerth K. Radulaapparat und Radulabildung der Mollusken. II: Zahnbildung, Abbau und Radulawachstum //Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. — 1983. — Vol. 110. — P. 239–269.
126. Kerth K., Krause G. Untersuchungen mittels Röntgenbestrahlung über den Radula-Ersatz der Nacktschnecke *Limax flavus* L. //Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen. — 1969. — Vol. 164. — № 1. — P. 48–82. DOI 10.1007/BF00577681.
127. Kessel M.M. Reproduction and larval development of *Acmaea testudinalis* (Müller) //Biological Bulletin. — 1964. — Vol. 127. — № 2. — P. 294–303.
128. Kirkendale L.A., Meyer C.P. Phylogeography of the *Patelloida profunda* group (Gastropoda: Lottiidae): diversification in a dispersal-driven marine system //Molecular Ecology. — 2004. — Vol. 13. — P. 2749–2762.
129. Klussmann-Kolb A., Dinapoli A. Systematic position of the pelagic Thecosomata and Gymnosomata within Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) – Revival of the Pteropoda //Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. — 2006. — Vol. 44. — № 2. — P. 118–129.
130. Knight J.B. Primitive fossil gastropods and their bearing on gastropod classification //Smithsonian Miscellaneous Collections. — 1952. — Vol. 117. — P. 1–56.

131. Kocot K.M., Poustka A.J., Stöger I., Halanych K.M., Schrödl M. New data from Monoplacophora and a carefully-curated dataset resolve molluscan relationships //Scientific Reports. — 2020. — Vol. 10. — № 1. — P. 1-8.
132. Koppen C.L., Glascock J.R., Holyoak A.R. Spawning and larval development of the ribbed limpet, *Lottia digitalis* (Rathke, 1833) //Veliger. — 1996. — Vol. 39. — № 3. — P. 241–243.
133. Korshunova T., Martynov A., Bakken T., Evertsen J., Fletcher K., Mudianta I. W., Saito H., Lundin K., Schrödl M., Picton B. Polyphyly of the traditional family Flabellinidae affects a major group of Nudibranchia: aeolidacean taxonomic reassessment with descriptions of several new families, genera, and species (Mollusca, Gastropoda) //ZooKeys. — 2017. — Vol. 717. — P. 1–139.
134. Kriegstein A.R. Stages in the post-hatching development of *Aplysia californica*. Journal of Experimental Zoology. — 1977. — Vol. 199. — P. 275–288.
135. Krings W., Brütt J. O., Gorb, S.N. Elemental analyses reveal distinct mineralization patterns in radular teeth of various molluscan taxa //Scientific Reports. — 2022. — Vol. 12. — 7499. DOI 10.1038/s41598-022-11026-w.
136. Krings W., Gorb S.N. Substrate roughness induced wear pattern in gastropod radulae //Biotribology. — 2021. — Vol. 26. — P. 100164.
137. Krings W., Hempel C., Siemers L., Neiber M. T., Gorb S.N. Feeding experiments on *Vittina turrita* (Mollusca, Gastropoda, Neritidae) reveal tooth contact areas and bent radular shape during foraging //Scientific Reports. V— 2021. — Vol. 11. — № 1. — P. 1–18. DOI 10.1038/s41598-021-88953-7.
138. Kristof A., de Oliveira A.L., Kolbin K.G., Wanninger A. Neuromuscular development in Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda) and its importance for reconstructing ancestral gastropod bodyplan features //Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. — 2016. — Vol. 54. — № 1. — P. 22–39.
139. Kuehl L. M. Survival, growth, and radula morphology of postlarval pinto abalone (*Haliotis kamtschatkana*) when fed six species of benthic diatoms //WWU Grad Sch Collect. — 2020. — P. 1–57.
140. Lalli C.M. Structure and function of the buccal apparatus of *Clione limacine* (Phipps) with a review of feeding in gymnosomatous pteropods //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1970. — Vol. 4. — P. 101–118.
141. Lalli C.M., Gilmer R.W. Pelagic snails: the biology of holoplanktonic gastropod mollusks //Stanford University Press, 1989. — P. 1–276.
142. Lambert W.J. Coexistence of hydroid eating nudibranchs: do feeding biology and habitat use matter? //Biological Bulletin. — 1991. — Vol. 181. — P. 248–260.
143. Lee H., Samadi D.S., Puillandre N., Tsai M.-H., Dai C.-F., Chen W.-J. Eight new mitogenomes for

- exploring the phylogeny and classification of Vetigastropoda //Journal of Molluscan Studies. — 2016. — Vol. 82. — P. 534–541.
144. Lemche H., Wingstrand K.G. The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957 //Galathea report. — 1959. — Vol. 3. — P. 9–71.
145. Liddiard K.J., Hockridge J. G., Macey D.J., Webb J., van Bronswijk W. Mineralisation in the teeth of the limpets *Patelloida alticostata* and *Scutellastra laticostata* (Mollusca: Patellogastropoda) //Molluscan Research. — 2004. — Vol. 24. — № 21–31. DOI 10.1071/MR03012
146. Lindberg D.R. Acmaeidae: Gastropoda, Mollusca. Boxwood Press, Pacific Grove, CA. — 1981. — P. 1–122.
147. Lindberg D.R. Systematics of the Scurriini (new tribe) of the northern Pacific Ocean (Patellogastropoda: Lottiidae) //The Veliger. — 1988. — Vol. 30. — P. 387–394.
148. Lindberg D.R. The Patellogastropoda //Malacological Review Supplement. — 1988. — Vol. 4. — P. 35–63.
149. Lindberg D.R. Systematics of *Potamacmaea fluviatilis* (Blanford): a brackish water patellogastropod (Patelloidinae: Lottiidae) //Journal of Molluscan Studies. — 1990. — Vol. 56. — № 2. — P. 309–316.
150. Lindberg D.R. Patellogastropoda, Neritimorpha, and Cocculinoidea //Phylogeny and evolution of the Mollusca. W.F. Ponder, D.R. Lindberg (Eds.). University of California Press, California, 2008. — P. 271–296.
151. Lindberg D.R., Vermeij G.J. *Patelloida chamorrorum* spec. nov.: a new member of the Tethyan *Patelloida profunda* group (Gastropoda: Acmaeidae) //The Veliger. — 1985. — Vol. 27. — P. 411–417.
152. Little C., Stirling P., Pilkington M., Pilkington J. Larval development and metamorphosis in the marine pulmonate *Amphibola crenata* (Mollusca: Pulmonata) //Journal of Zoology. — 1985. — Vol. 205. — P. 489–510.
153. Lowenstam H.A. Goethite in radular teeth of recent marine gastropods //Science. — 1962. — Vol. 137. — № 3526. — P. 279–280.
154. Lutfy R.G., Demian E.S. The histology of the alimentary system of *Marisa cornuarietis* (Mesogastropoda: Ampullariidae) //Malacologia. — 1967. — Vol. 5. 375–422.
155. MacDonald J.D. On the homologies of the dental plates and teeth of probosciferous Gasteropoda //Annals and Magazine of Natural Histor. — 1869. — Vol. 3. — P. 113–117.
156. Macey D. J., Brooker L.R. The junction zone: Initial site of mineralization in radula teeth of the chiton *Cryptoplax striata* (Mollusca: Polyplacophora) //Journal of Morphology. — 1996. — Vol. 230. — № 1. — P. 33–42.
157. Macey D.J., Brooker L.R., Cameron, V. Mineralisation in the teeth of the gastropod mollusc *Nerita*

- atramentosa* //Molluscan Research. — 1997. — Vol. 18. — P. 33–41. DOI 10.1080/13235818.1997.10673679.
158. Mackenstedt U., Märkel K. Experimental and comparative morphology of radula renewal in pulmonates (Mollusca, Gastropoda) //Zoomorphology. — 1987. — Vol. 107. — № 4. — P. 209–239.
159. Manly R. The larval development of *Tricolia pullus* (L.) //Journal of Molluscan Studies. — 1976. — Vol. 42. — P. 361–369. DOI 10.1093/oxfordjournals.mollus.a065343.
160. Mann S., Perry C.C., Webb J., Luke B., Williams, R.J.P. Structure, morphology, composition and organization of biogenic minerals in limpet teeth //Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences. — 1986. — Vol. 227. — № 1247. — P. 179–190.
161. Marcus Er., Marcus Ev. American opisthobranch mollusks //Studies in Tropical Oceanography. — 1967. — Vol. 6. P. —1–256.
162. Marshall B.A. Recent and Tertiary deep-sea limpets of the genus *Pectinodonta* Dall (Mollusca: Gastropoda) from New Zealand and New South Wales //New Zealand Journal of Zoology. — 1985. — Vol. 12. — P. 273–282.
163. Marshall B.A. The systematic position of *Larochea* Finlay, 1927, and introduction of a new genus and two new species (Gastropoda: Scissurellidae) //Journal of Molluscan Studies. — 1993. — Vol. 59. — P. 285–294.
164. Martínez-Pita I., Guerra-garcía J.M., Sánchez-España A.I., García F.J. Observations on the ontogenetic and intraspecific changes in the radula of *Polycera aurantiomarginata* García and Bobo, 1984 (Gastropoda: Opisthobranchia) from Southern Spain //Scientia Marina. — 2006. — Vol. 70. — № 2. — P. 227–234.
165. Martynov A., Korshunova T. A new deep-sea genus of the family Polyceridae (Nudibranchia) possesses a gill cavity, with implications for the cryptobranch condition and a ‘Periodic Table’ approach to taxonomy //Journal of Molluscan Studies. — 2015. — Vol. 81. — P. 365–379.
166. McArthur A.G., Harasewych M.G. Molecular systematics of the major lineages of the Gastropoda //Molecular systematics and phylogeography of mollusks. Lydeard C., Lindberg D.R., (Eds.). Smithsonian Books, Washington, 2003. — P. 140–160.
167. McBeth J. Studies on the food of nudibranchs //Veliger. — 1971. — Vol. 14. — P. 158–161.
168. McLean J.H. Shell reduction and loss in fissurellids: a review of genera and species in the *Fissurellidea* group //American Malacological Bulletin. — 1984. — Vol. 2. — P. 21–34.
169. Mikkelsen P.M. The evolutionary relationships of Cephalaspidea s.l. (Gastropoda: Opisthobranchia): a phylogenetic analysis //Malacologia. — 1996. — Vol. 37. — P. 375–442.
170. Mischor B., Märkel K. Histology and regeneration of the radula of *Pomacea bridgesi*(Gastropoda,

- Prosobranchia) //Zoomorphology. — 1984. — Vol. 104. — P. 42–66.
171. Moran A.L. Intracapsular feeding by embryos of the gastropod genus *Littorina* //Biological Bulletin. — 1999. — Vol. 196. — P. 229–244.
172. Moran A.L., Harasewych M.G., Miller B.A., Woods H.A., Tobalske B.W., Marko P.B. Extraordinarily long development of the Antarctic gastropod *Antarctodomus thielei* (Neogastropoda: Buccinoidea) //Journal of Molluscan Studies. — 2019. — Vol. 85. — P. 319–326.
173. Mörch O. A. L. On the systematic value of the organs which have been employed as fundamental characters in the classification of Mollusca //Annals and Magazine of Natural History. — 1865. — Vol. 16. — P. 396–401.
174. Morse M.P. On the structure and function of the digestive system of the Nudibranch mollusc *Acanthodoris pilosa* //Department of Zoology, University of New Hampshire, New Hampshire. — 1966. — P. 1–102.
175. Morton J.E. Observations on the gymnosomatous pteropod *Clione limacina* (Phipps) //Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1958. Vol. 37. — P. 287 – 297.
176. Morton J.E., Yonge, C.M. Classification and structure of the Mollusca //Physiology of Mollusca. Wilbur K.M., Yonge C.M. (Eds.). New York, Academic Press, 1964. — Vol. 1. — P. 1–58.
177. Morton B. Selective site segregation in *Patelloida* (*Chiazamea*) *pygmaea* (Dunker) and *P.(C.) lampanicola* (Gastropoda: Patellacea) on a Hong Kong shore //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1980. — Vol. 47. — № 2. — P. 149–171.
178. Nakano T., Ozawa T. Phylogeny and historical biogeography of limpets of the order Patellogastropoda based on mitochondrial DNA sequences //Journal of Molluscan Studies. — 2004. — Vol. 70. — P. 31–41.
179. Nakano T., Ozawa T. Worldwide phylogeography of limpets of the order Patellogastropoda: molecular, morphological and palaeontological evidence //Journal of Molluscan Studies. — 2007. — Vol. 73. — № 1. — P. 79–99.
180. Nakano T., Sasaki T. Recent advances in molecular phylogeny, systematics and evolution of patellogastropod limpets evidence //Journal of Molluscan Studies. — 2011. — Vol. 77. — № 3. — P. 203–217.
181. Nisbet R.H. The role of the buccal mass in the trochid //Journal of Molluscan Studies. — 1973. — Vol. 40. — № 6. — P. 435–468.
182. Norekian T.P., Hermans C.O., Satterlie R.A. Organization of buccal cone musculature in the pteropod mollusc *Clione limacina* //Biological Bulletin. — 2019. — Vol. 237. — № 1. — P. 36–47.
183. Norton T.A., Hawkins S.J., Manley N.L., Williams G.A., Watson D.C. Scraping a living: a review

of littorinid grazing //Hydrobiologia. — 1990. — Vol. 193. — P. 117–138.

184. Nybakken J. Possible ontogenetic change in the radula of *Conus putricius* of the Eastern Pacific //The Veliger. — 1988. — Vol. 31. — P. 222–225.

185. Ocaña A., Sánchez-Tocino L., García F.J. Ontogenetic radular variation in species of *Tambja* Burn, 1962 (Gastropoda, Opisthobranchia, Polyceratidae), from the eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea //Scientia Marina. — 2004. — № 2. — Vol. 68. — P. 205–210.

186. Ockelmann K.W., Nielsen C. On the biology of the prosobranch *Lacuna parva* in the Øresund //Ophelia. — 1981. — Vol. 20. — P. 1–16.

187. Otero-Schmitt J., Cruz R., García C., Rolán-Alvarez E. Feeding strategy and habitat choice in *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia) and their role in the origin and maintenance of a sympatric polymorphism //Ophelia. — 1997. — Vol. 46. — P. 205–216.

188. Padilla D.K. Inducible phenotypic plasticity of the radula in *Lacuna* (Gastropoda: Littorinidae) //The Veliger. — 1998. — Vol. 41. — P. 201–204.

189. Padilla D.K., Dittman D.E., Franz J., Sladek R. Radular production rates in two species of *Lacuna turton* (Gastropoda: Littorinidae) //Journal of Molluscan Studies. — 1996. — Vol. 62 — № 3. — P. 275–280. DOI 10.1093/mollus/62.3.275.

190. Page L.R. Ontogenetic torsion and protoconch form in the archaeogastropod *Haliotis kamtschatkana*: evolutionary implications //Acta Zoologica. — 1997. — Vol. 78. — № 3. — P. 227–245. DOI 10.1111/j.1463-6395.1997.tb01009.x.

191. Page L.R. Development and evolution of adult feeding structures in Caenogastropods: overcoming larval functional constraints //Evolution and Development. — 2000. — Vol. 2. — P. 25–34.

192. Page L.R. Apical sensory organ in larvae of the patellogastropod *Tectura scutum* //Biol Bull. — 2002. — Vol. 202. — № 1. — P. 6–22.

193. Page L.R. Development of foregut and proboscis in the buccinid neogastropod *Nassarius mendicus*: evolutionary opportunity exploited by a developmental module //Journal of Morphology. — 2005. — Vol. 264. — P. 327–338.

194. Page L.R. Early differentiating neuron in larval abalone (*Haliotis kamtschatkana*) reveals the relationship between ontogenetic torsion and crossing of the pleurovisceral nerve cords //Evolution and Development. — 2006. — Vol.8. — № 5. — P. 458–467. DOI 10.1111/j.1525-142X.2006.00119.x.

195. Page L.R. Molluscan larvae: Pelagic juveniles or slowly metamorphosing larvae? //Biological Bulletin. — 2009. — Vol. 216. — № 3. — P. 216–225. DOI 10.2307/25548156.

196. Page L.R., Ferguson S.J. The other gastropod larvae: Larval morphogenesis in a marine neritimorph //Journal of Morphology. — 2013. — Vol. 274. — № 4. — P. 412–428. DOI 10.1002/jmor.20103.

197. Page L.R., Pedersen R. Transformation of phytoplanktivorous larvae into predatory carnivores during the development of *Polinices lewisii* (Mollusca, Caenogastropoda) //Invertebrate Biology. — 1998. — Vol. 117. — P. 208–220.
198. Page A.J., Willan, R.C. Ontogenetic change in the radula of the gastropod *Epitonium billeana* (Prosobranchia: Epitoniidae) //Veliger. — 1988. — Vol. 30. — P. 222–229.
199. Paoulayan R.C., Remigio E.A. Notes on the Family Ampullariidae (Gastropoda: Prosobranchia) in the Philippines: I. Digestive, Circulatory, and Excretory Systems //Biotropia. — 1992. — Vol. 6. — P. 1–32. DOI 10.11598/btb.1992.0.6.104.
200. Paxton H. Jaw growth and replasment in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae) //Zoo-morphology. — 2004. — Vol. 123. — P. 147–154.
201. Person P., Philpott D. The nature and significance of invertebrate cartilages //Biological Reviews. — 1969. — Vol. 44. — P. 1–16.
202. Peters W. Basal bodies in the odontoblasts of the limpet, *Patella coerulea* L. (Gastropoda) //Cell and Tissue Research. — 1979. — Vol. 202. — P. 295–301.
203. Petit R. E., Harasewych M. G. New Philippine Cancellariidae (Gastropoda: Cancellariacea), with notes on the fine structure and function of the nematoglossan radula //The Veliger. — 1986. — Vol. 28. — № 4. — P. 436–443.
204. Ponder W.F. Marine Valvatoidean Gastropods — Implications for early heterobranch phylogeny //Society. — 1990a. — P. 21–32.
205. Ponder W. F. The anatomy and relationships of a marine valvatoidean (Gastropoda: Heterobranchia) //Journal of Molluscan Studies. — 1990b. — Vol. 56. — №4. — P. 533–555. DOI 10.1093/mollus/56.4.533.
206. Ponder W.F., Colgan D.J., Healy J.M., Alexander N., Simone L.R.L., Mielke E.E. Caenogastropoda //Phylogeny and Evolution of the Mollusca. — 2012. — P. 331–383. DOI 10.1525/california/9780520250925.003.0013
207. Ponder W.F., Lindberg D.R. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters //Zoological Journal of the Linnean Society. — 1997. — Vol. 119. — P. 83–265.
208. Ponder W. F., Lindberg D. R., Ponder J. M. Biology and Evolution of the Mollusca. Volume 1. CRC Press, 2019.
209. Ponder W. F., Lindberg D. R., Ponder J. M. Biology and Evolution of the Mollusca. Volume 2. CRC Press, 2020.
210. Ponder W.F., Yoo E.K. A revision of the Australian species of the Rissoellidae (Mollusca: Gastropoda) //Records of the Australian Museum. — 1977. — Vol. 31. — P. 133–185.
211. Pruvot-Fol A. Faune De France. 58 Mollusques Opisthobranches. Paris. — 1954. — P. 1–460.

212. Purshke G. Anatomy and ultrastructure of ventral pharyngeal organs and their phylogenetic importance in Polychaeta (Annelida). IV. The pharynx and jaws of Dorvilleidae //Acta Zoologica. — 1987. — Vol. 68. — № 2. — P. 83–105.
213. Quinn J.F. A revision of the Seguenziacea Verrill, 1884 (Gastropoda: Prosobranchia) //I. Summary and evaluation of the superfamily. Proceedings of the Biological Society of Washington. — 1983. — Vol. 96. — P. 725–757.
214. Quinn J.F. Systematic position of Basilissopsis and Guttula, and a discussion of the phylogeny of the Seguenzioidea (Gastropoda: Prosobranchia) //Bulletin of Marine Science. — 1991. — Vol. 49. — P. 575–598.
215. Raven C.P. Morphogenesis (Second Edition): The Analysis of Molluscan Development. — 1966.
216. Reynolds P. D. The scaphopoda //Advances in marine biology. — 2002. — Vol. 42. — P. 137–236.
217. Richling R. Poorly explored jewels of the tropics: estimating diversity in non-pulmonate land snails of the family Helicinidae (Gastropoda: Neritopsina) //American Malacological Bulletin. — 2014. — Vol. 32. — P. 246–258.
218. Rinkevich W. Major primary stages of biomineralization in radular teeth of the limpet *Lottia gigantea* //Marine Biology. — 1993. — Vol. 117. — P. 269–277.
219. Rivera-Ingraham G. A., García-Gómez J. C. 2010. Early stages of development in the endangered limpet *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 (Gastropoda: Patellidae) //Nautilus (Philadelphia). — Vol. 124. — №1. — P. 51–53.
220. Rivest B.R. Development of the eolid nudibranch *Cuthona nana* (Alder and Hancock, 1842), and its relationship with a hydroid and hermit crab //The Biological Bulletin. — 1978. — Vol. 154. — №1. — P. 157–175.
221. Robertson R. Snail handedness: The coiling directions of gastropods //National Geographic Research and Exploration. — 1993. — Vol. 9. — P. 104–119.
222. Rouse G., Pleijel F. Polychaetes //Oxford university press, 2001. — P. 1–354.
223. Rudman W.B. Structure and functioning of the gut in the *Bullomorpha* (Opisthobranchia) Part 1. Herbivores //Journal of Natural History. — 1971. — Vol. 5. — №6. — P. 647–675.
224. Rudman, W.B., Willan, R. C. Opisthobranchia: Introduction //Mollusca: The Southern Synthesis. Part B. Fauna of Australia. Beesley P.L., Ross G.J.B., Wells A. (Eds.) Melbourne, Australia, CSIRO Publishing, 1998. — Vol. 5. — P. 915–942.
225. Runham N.W. Rate of replacement of the molluscan radula //Nature. — 1962. — Vol. 19. — P. 992–993. DOI 10.1038/194992b0.
226. Runham N.W. A study of the replacement mechanism of the pulmonate radula //The Quarterly Journal

- of Microscopical Science. — 1963a. — Vol. 104. — P. 271–277.
227. Runham N.W. The histochemistry of the radulas of *Acanthochitona communis*, *Lymnaea stagnalis*, *Helix pomatia*, *Scaphander lignarius* and *Archidoris pseudoargus* //Annales d'histochimie. — 1963b. — Vol. 8. — P. 433–441.
228. Runham N. W. Alimentary canal //Pulmonates. Vol. 1. Functional anatomy and physiology. Fretter V., Peake J. (Eds.). Academic Press, New York, 1975. — P. 53–105.
229. Runham N.W., Isarankura K. Studies on radula replacement //Malacologia. — 1966. — Vol. 5. — P. 73.
230. Runham N.W., Thornton P.R. Mechanical wear of the gastropod radula: a scanning electron microscope study //Journal of Zoology — 1967. — Vol. 153. — № 4. — P. 445–452. DOI 10.1111/j.1469-7998.1967.tb04976.x.
231. Runham N.W., Thornton P.R., Shaw D.A., Wayte R.C. The mineralization and hardness of the radular teeth of the limpet *Patella vulgata* L. //Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie. — 1969. — Vol. 99. — № 4. — P. 608–626.
232. Rumney R.M.H., Robson S.C., Kao A.P., Barbu E., Bozycki, L., Smith J. R., ... Górecki D.C. Biomimetic generation of the strongest known biomaterial found in limpet tooth //Nature Communications. — 2022. — Vol. 13. — № 1. — P. 3753.
233. Ruthensteiner B., Heß M. Embedding 3D models of biological specimens in PDF publications //Microscopy Research and Technique. — 2008. — Vol. 71. — P. 778–786.
234. Salvini-Plawen L. The molluscan digestive system in evolution //Malacologia. — 1981. — Vol. 21. — P. 371–401.
235. Salvini-Plawen L. The structure and function of molluscan digestive systems //Form and Function. The Mollusca. Trueman E.R., Clarke M.R. (Eds.). New York, Academic Press, 1988. — Vol. 11. — P. 301–379.
236. Salvini-Plawen L.V., Haszprunar G. The Vetigastropoda and the systematics of streptoneurous Gastropoda (Mollusca) //Journal of Zoology. — 1987. — Vol. 211. — № 4. — P. 747–770.
237. Salvini-Plawen L., Steiner G. Synapomorphies and plesiomorphies in higher classification of Mollusca //Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. Taylor J.D. (Eds.) Oxford, Oxford University Press. — 1996. — P. 29–51.
238. Sargent P.S., Hamel J.F., Mercier A. The life history and feeding ecology of velvet shell, *Velutina velutina* (Gastropoda: Velutinidae), a specialist predator of ascidians //Canadian Journal of Zoology. — 2019. — Vol. 97. — № 12. — P. 1164–1176. DOI 10.1139/cjz-2018-0327.

239. Sars G.O. Mollusca regions arcticae Norvegiae //Bidrag til Kundskaben om Norges Artiske Fauna. Christiania. — 1878. — P. 1–466.
240. Sasaki T. Comparative anatomy and phylogeny of the recent Archaeogastropoda (Mollusca: Gastropoda) //University Museum, University of Tokyo, Bulletin. — 1998. — Vol. 38. — № 38. — P. 1–223. DOI 10.3109/05678066709170546.
241. Sasaki T., Okutani T., Fujikura K. Molluscs from hydrothermal vents and cold seeps in Japan: A review of taxa recorded in twenty recent years (1984–2004) //Venus. — 2005. — Vol. 64. — P. 87–133.
242. Satterlie R.A. Electrophysiology of swim musculature in the pteropod mollusc *Clione limacina* //Journal of experimental biology. — 1991. — Vol. 301. — P. 285–301.
243. Scheel C., Gorb S. N., Glaubrecht M., Krings K., Krings W. Not just scratching the surface: distinct radular motion patterns in Mollusca //Biology Open. — 2020. — Vol. 9. — № 10. — P. 1–11. DOI 10.1242/bio.055699.
244. Scheltema A.H., Kerth K., Kuzirian A. M. Original molluscan radula: comparisons among Aplacophora, Polyplacophora, Gastropoda, and the Cambrian fossil *Wiwaxia corrugata* //Journal of Morphology. — 2003. — Vol. 257. — № 2. — P. 219–245.
245. Scheltema A.H. The original molluscan radula and progenesis in Aplacophora revisited //Journal of Natural History. — 2014. — Vol. 48. — № 45–48. — P. 2855–2869.
246. Schilthuizen M., Rutten E. M.J., Haase M. Small-scale genetic structuring in a tropical cave snail and admixture with its above-ground sister species //Biological Journal of the Linnean Society. — 2012. — Vol. 105. — P. 727–740.
247. Shaw J. A., Macey D. J., Brooker L. R., Clode P. L. Tooth use and wear in three iron-biomineralizing mollusc species //Biological Bulletin. — 2010. — Vol. 218. — № 2. — P. 132–144. DOI 10.1086/BBLv218n2p132.
248. Shaw J.A., Macey D. J., Brooker L. R. Radula synthesis by three species of iron mineralizing molluscs: production rate and elemental demand //Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 2008. — Vol. 88. — № 3. — P. 597–601. DOI 10.1017/S0025315408000969.
249. Shimek R. L. The morphology of the buccal apparatus of *Oenopota levidensis* (Gastropoda, Turridae) //Zeitschrift Für Morphologie Der Tiere. — 1975. — Vol. 80. — № 1. — P. 59–96. DOI 10.1007/BF00280739.
250. Shimek R.L., Kohn A.J. Functional morphology and evolution of the toxoglossan radula //Malacologia. — 1981. — Vol. 20. — P. 423–438.
251. Smith F.G.W. The development of *Patella vulgata* //Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences. — 1935. — Vol. 225. — P.95–125.

252. Sollas I. B. J. Memoirs: the molluscan radula: its chemical composition, and some points in its development //Journal of Cell Science. — 1907. — Vol. 2. — № 201. — P. 115-136.
253. Spengel J. W. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken //Zeitschrift for wissenschaftliche Zoologie. — 1881. — Vol. 35. — P. 333–383.
254. Strong E.E. Refining molluscan characters: morphology, character coding and a phylogeny of the Caenogastropoda //Zoological Journal of the Linnean Society. — 2003. — Vol. 137. — № 4. — P. 447–554. DOI 10.1046/j.1096-3642.2003.00058.x.
255. Struhsaker J.W., Costlow J.D. Larval development of *Littorina picta* (Prosobranchia, Mesogastropoda), reared in the laboratory //Journal of Molluscan Studies. — 1968. — Vol. 38. — P. 153–160.
256. Tardy J. Organogenèse de l'appareil génital chez les mollusques //Bulletin de la Société zoologique de France. — 1970. — Vol. 95. — P. 407–428.
257. Taylor J.D., Kantor Yu.I., Sysoev A.V. Foregut anatomy, feeding mechanisms, relationships and classification of Conoidea (=Toxoglossa) (Gastropoda) //Bulletin of the natural History Museum. — 1993. — Vol. 59. — P. 125-169.
258. Taylor J.D., Morris N. J. Relationships of neogastropods //Prosobranch Phylogeny. Malacological Review Supplement. Ponder W.F., Eernisse D.J., Waterhouse J.H. (Eds.), Ann Arbor M.I. — 1988. — P. 167–179.
259. Taylor J.D., Morris N.J., Taylor C.N. Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods //Palaeontology. — 1980. — Vol. 23. — № 2. — P. 375–409.
260. Thiele J. Gastropoda //Handbuch der Zoologie. T. Krumbach (Ed.). Leipzig, Walter de Gruyter, 1925. — Vol. 5. — P. 38–96.
261. Thompson T.E. The natural history, embryology, larval biology and post-larval development of *Adalaria proxima* (Alder and Hancock) (Gastropoda Opisthobranchia) //Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1958. — Vol. 242. — № 686. — P. 1–58.
262. Thompson T.E. Studies on the ontogeny of *Tritonia hombergi* Cuvier (Gastropoda Opisthobranchia) //Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1962. — Vol. 245. — № 722. — P.171–218.
263. Thompson T. E. Direct development in a nudibranch, *Cadlina laevis*, with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia //Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1967. — Vol. 47. — № 1. — P. 1–22.

264. Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund) //Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havunder Smaagelser. Serie Plankton. — 1946. — Vol. 4. — P.1–523.
265. Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates //Biological Reviews. — 1950. — Vol. 25. — P.1–45.
266. Tillier S.T., Masselot M., Guerdoux J., Tiller A. Monophyly of major gastropod taxa tested from partial 28S rRNA sequences with emphasis on Euthyneura and hot-vent limpets Peltospiroidea //Nautilus Supplement. — 1994. Vol. 2. — P.122–140.
267. Todt C., Okusu A., Schander C., Schwabe E. Solenogastres, Caudofoveata, and Polyplacophora //Phylogeny and Evolution of the Mollusca. — 2008. — Vol. 4. — P. 71-96.
268. Troschel F. H. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification //1. Berlin. — 1856 – 1863.
269. Tzetlin A., Purschke G., Pharynx and intestine //Morphology, molecules, evolution and phylogeny in Polychaeta and related taxa. Bartolomaeus T., Purschke G. (Eds). Hydrobiologia. — 2005. — Vol. Vol. 535/536. — P. 199–225.
270. Unabia C.R.C. Radular structure in the gastropod order Neritopsina: a source of phylogenetic information //Dissertation, Ph.D. Thes, 1995. — P. 1–274.
271. Unabia C.R.C. The snail *Smaragdia bryanae* (Neritopsina, Neritidae) is a specialist herbivore of the seagrass *Halophila hawaiiiana* (Alismatidae, Hydrocharitaceae) //Invertebrate Biology. — 2011. — Vol. 130. — № 2. — P. 100–114. DOI 10.1111/j.1744-7410.2011.00225.x
272. Underwood A. J. Microalgal food and the growth of the intertidal gastropods *Nerita atramentosa* Reeve and *Bembicium nanum* (Lamarck) at four heights on a shore //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1984. — Vol. 79. — № 3. — P. 277–291. DOI 10.1016/0022-0981(84)90201-6.
273. Uribe J.E., González V.L., Irisarri I., Kano Y., Herbert D. G., Strong E.E., Harasewych M.G. A phylogenomic backbone for gastropod molluscs //Systematic Biology, syac045. — 2022. DOI 10.1093/sysbio/syac045_
274. Valdés A. Phylogeography and phyloecology of dorid nudibranchs (Mollusca, Gastropoda) //Biol. J. Linn. Soc. — 2004. — Vol. 83. — P. 551–559.
275. Valdés A., Gosliner T. M. Phylogeny of the radula-less dorids (Mollusca, Nudibranchia), with the description of a new genus and a new family //Zoologica Scripta. — 1999. — Vol. 28. — № 3-4. — P. 315–360.
276. van den Biggelaar J. A. M. Development of dorsoventral polarity and mesentoblast determination in *Patella vulgata* //Journal of Morphology. — 1977. — Vol. 154. — № 1. — P. 157–186.

277. van den Biggelaar J.A.M. Cleavage pattern in embryos of *Haliotis tuberculata* (Archaeogastropoda) and gastropod phylogeny //Journal of Morphology. — 1993. — Vol. 216. — № 2. — P. 121–139. DOI 10.1002/jmor.1052160203.
278. van der Spoel S. Pseudothecosomata, Gymnosomata and Heteropoda (Gastropoda) //Utrecht: Bohn, Scheltema and Holkema. — 1976. — P.1–484.
279. van der Wal P. Structural and material design of mature mineralized radula teeth of *Patella vulgata* (Gastropoda) //Journal of ultrastructure and molecular structure research. — 1989. — Vol. 102. — № 2. — P. 147–161.
280. Vermeij G.J. Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails //Nature. — 1975. — Vol. 254. — P. 419–420.
281. Wal I. B. The molluscan radula: its chemical composition, and some points in its development //Quarterly Journal of Microscopical Science. — 1907. — № 51. — P.115-136.
282. Wanninger A., Ruthensteiner B., Haszprunar G. Torsion in *Patella caerulea* (Mollusca, Patellogastropoda): ontogenetic process, timing, and mechanisms //Invertebr Biol. — 2000. — Vol. 119. — № 2. — P. 177–187. DOI 10.1111/j.1744-7410.2000.tb00006.x
283. Wanninger A., Ruthensteiner B., Lobenwein S., Salvenmoser W., Dictus W.J.A.G, Haszprunar G. Development of the musculature in the limpet *Patella* (Mollusca, Patellogastropoda) //Dev Genes E— 1999. — Vol. 209. — № 4. — P. 226–238.
284. Warén A. Ontogenetic changes in the trochoidean (Archaeogastropoda) radula, with some phylogenetic interpretations //Zoologica Scripta. — 1990. — Vol. 19. — № 2. — P. 179–187. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1990.tb00253.x>.
285. Warén A., Bouchet P. New records, species, genera, and a new family of gastropods from hydrothermal vents and hydrocarbon seeps //Zoologica Scripta. — 1993— Vol. 22. — № 1. — P. 1–90. DOI 10.1111/j.1463-6409.1993.tb00342.x.
286. Warén, A., Bouchet P. Gastropoda and Monoplacophora from hydrothermal vents and seeps: New taxa and records //The Veliger. — 2001. — Vol. 44. — P.116–231.
287. Wägele H., Willan R.C. Phylogeny of the Nudibranchia //Zoological Journal of the Linnean Society. — 2000. — Vol. 130. — № 1. — P. 83-181.
288. Wealthall R. J., Brooker L. R., Macey D. J., Griffin B. J. Fine structure of the mineralized teeth of the chiton *Acanthopleura echinata* (Mollusca: Polyplacophora) //Journal of Morphology. — 2005. — Vol. 265. — № 2. — P. 165–175. DOI 10.1002/jmor.10348.

289. Werner B. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia) //Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. — 1955. — Vol. 5. — № 2. — P. 169–217. DOI 10.1007/BF01610508.
290. Wiesel R., Peters W. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen am Radulakomplex und zur Radulabildung von *Biomphalaria glabrata* Say (= *Australorbis* gl.) (Gastropoda, Basommatophora) //Zoomorphologie. — 1978. — Vol. 98. — P. 73–92.
291. Wolf G. Morphologische Untersuchungen an den Kieferapparaten einiger rezenter und fossiler Euni-coidea (Polychaeta) //Senckenbergiana Marit. — 1980. — Vol. 12. — P. 1–182.
292. Wolter K. Ultrastructure of the radula apparatus in some species of aplacophoran molluscs //Journal of molluscan studies. — 1992. — Vol. 58. — № 3. — P. 245-256.
293. Wu S.K. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata* //Malacologia. — 1965. — Vol. 3. — № 2. — P. 211-233.
294. Yahagi T., Thaler A.D., Van Dover C.L., Kano Y. Population connectivity of the hydrothermal-vent limpet *Shinkailepas tollmanni* in the Southwest Pacific (Gastropoda: Neritimorpha: Phenacolepadidae) //PLoS ONE 15(9): e0239784. — 2020. DOI 10.1371/journal.pone.0239784.
295. Yamazaki T., Kuwahara T. A new species of *Clione* distinguished from sympatric *C. limacina* (Gastropoda: Gymnosomata) in the southern Okhotsk Sea, Japan, with remarks on the taxonomy of the genus //Journal of Molluscan Studies. — 2017. — Vol. 83. — № 1. — P. 19–26.
296. Young D.K. The functional morphology of the feeding apparatus of some Indo-West-Pacific dorid nudibranchs //Malacologia. — 1969. — Vol. 9. — № 2. — P. 421–446.
297. Zande J.M., Carney R.S. Population size structure and feeding biology of *Bathynnerita naticoidea* Clarke 1989 (Gastropoda: Neritacea) from Gulf of Mexico hydrocarbon seeps //Gulf of Mexico Science. — 2001. — Vol. 19. — № 2. — P. 107-118.
298. Zapata F., Wilson N.G., Howison M., Andrade S.C.S, Jörger K.M., Schrödl M., Goetz F.E., Giribet G., Dunn C.W. Phylogenomic analyses of deep gastropod relationships reject Orthogastropoda //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2014. — Vol. 281. 1794.