

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 2

(иллюстрации к ТОМУ 1)

Научный консультант:

Доктор биологических наук, доцент

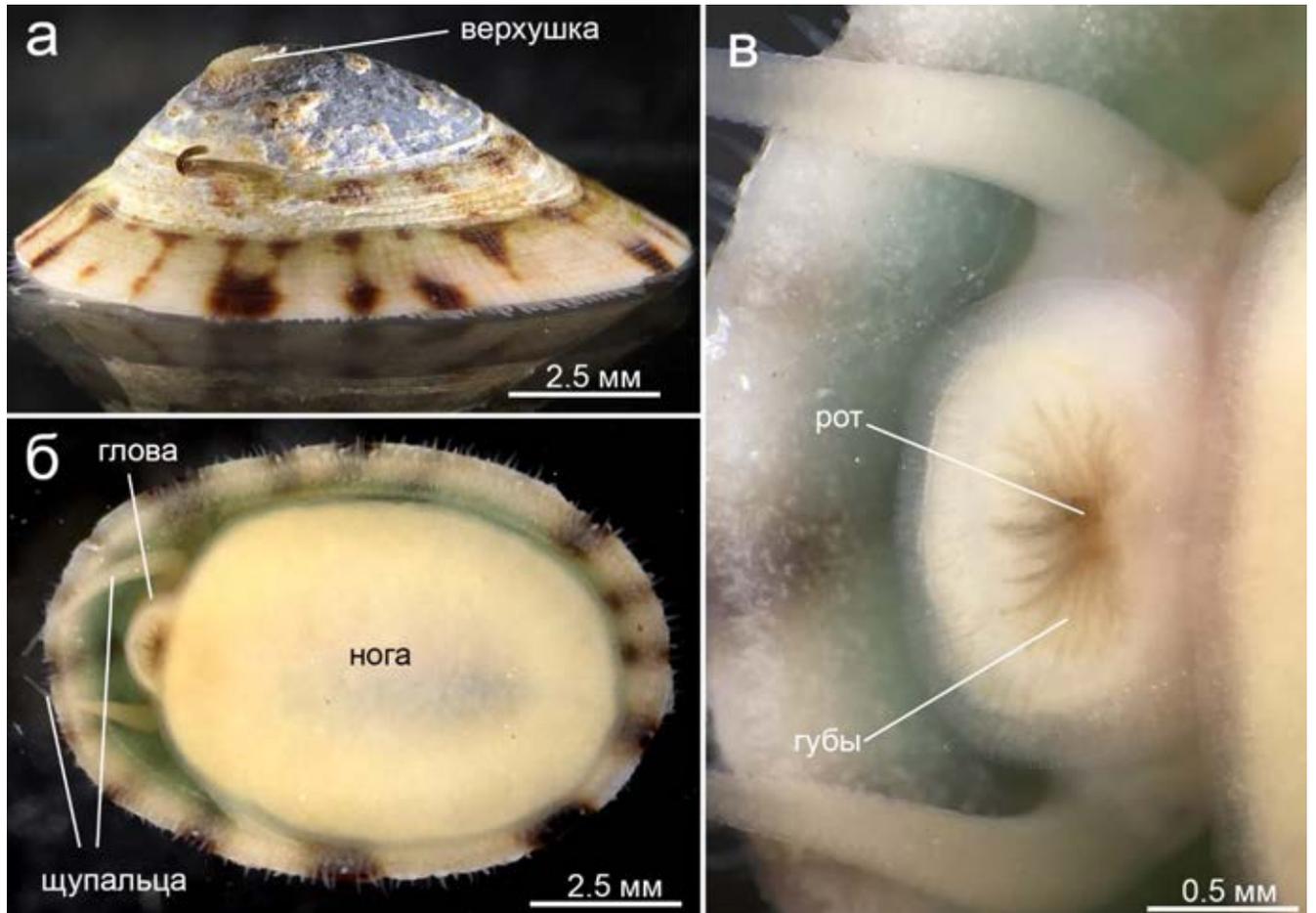
Цетлин Александр Борисович

Москва — 2023

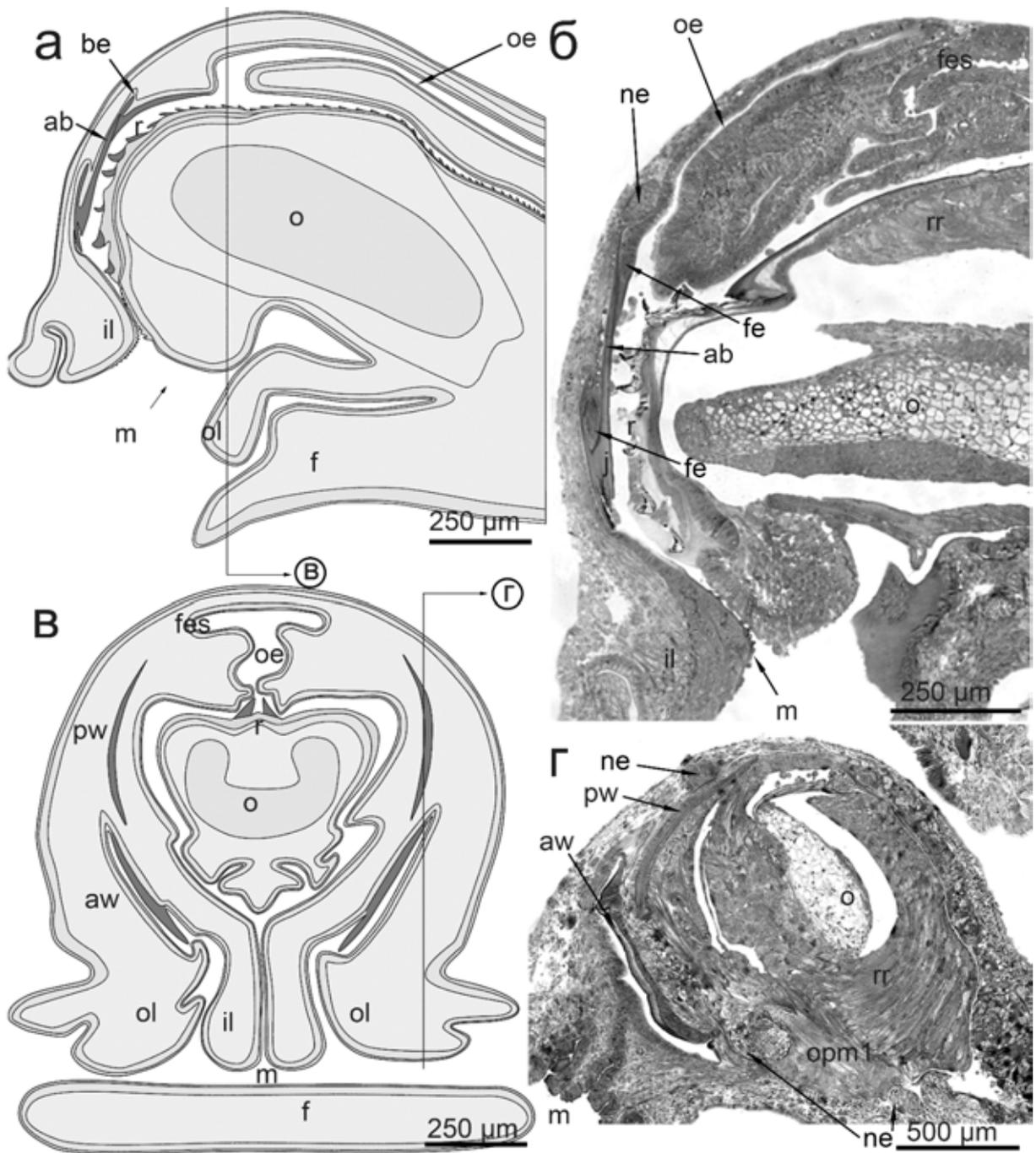
## **Оглавление**

ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.1: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА PATELLOGASTROPODA.....	3
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.2: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА VETIGASTROPODA .....	35
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.3: СТРОЕНИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА NERITIMORPHA.....	75
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.4: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА SAENOGASTROPODA.....	82
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.5: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА HETEROBRANCHIA.....	145
Список обозначений и сокращений к рисункам .....	212

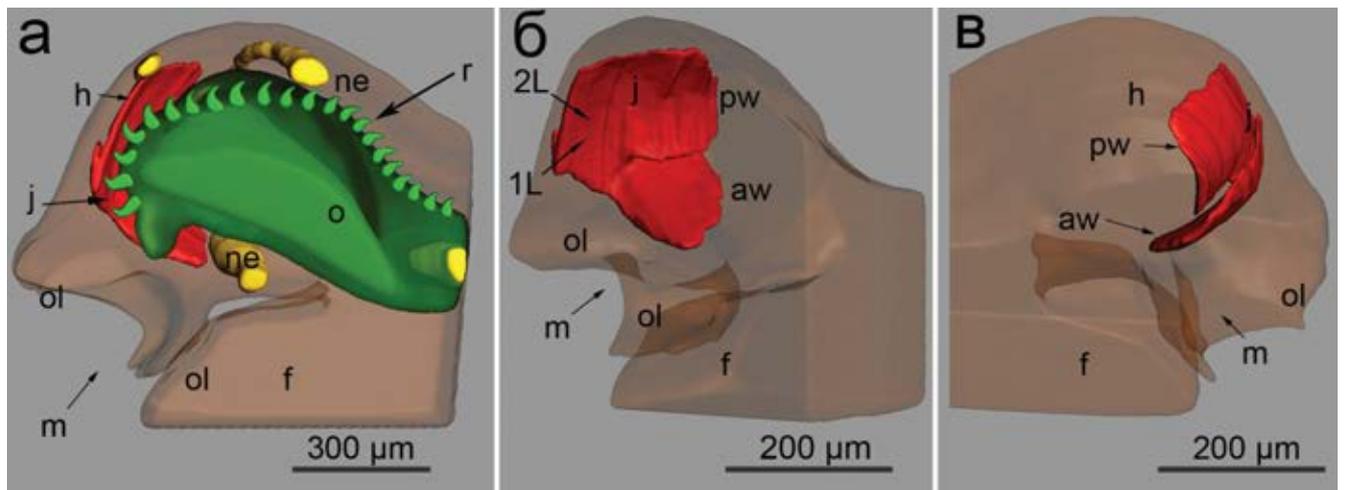
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.1: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ  
ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА PATELLOGASTROPODA



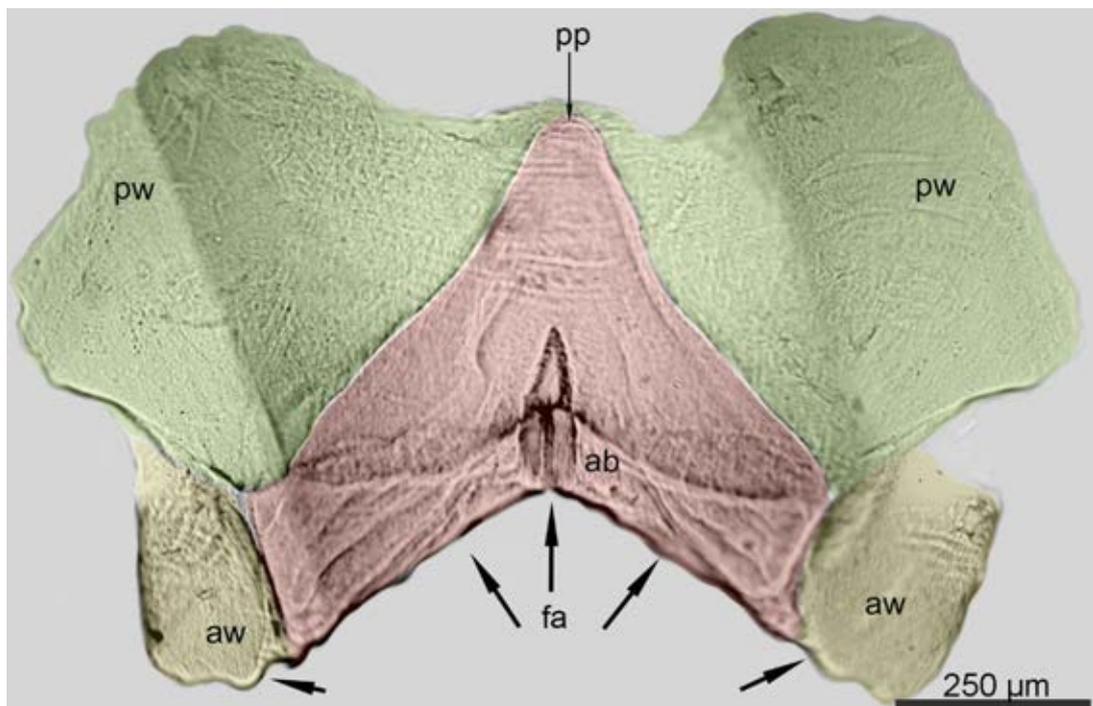
**Рисунок 3.1.1.** Внешний вид *Tsetudinalia testudinalis*, световая микроскопия. **а.** Вид сбоку. **б.** Вид снизу. **в.** Вид головы снизу.



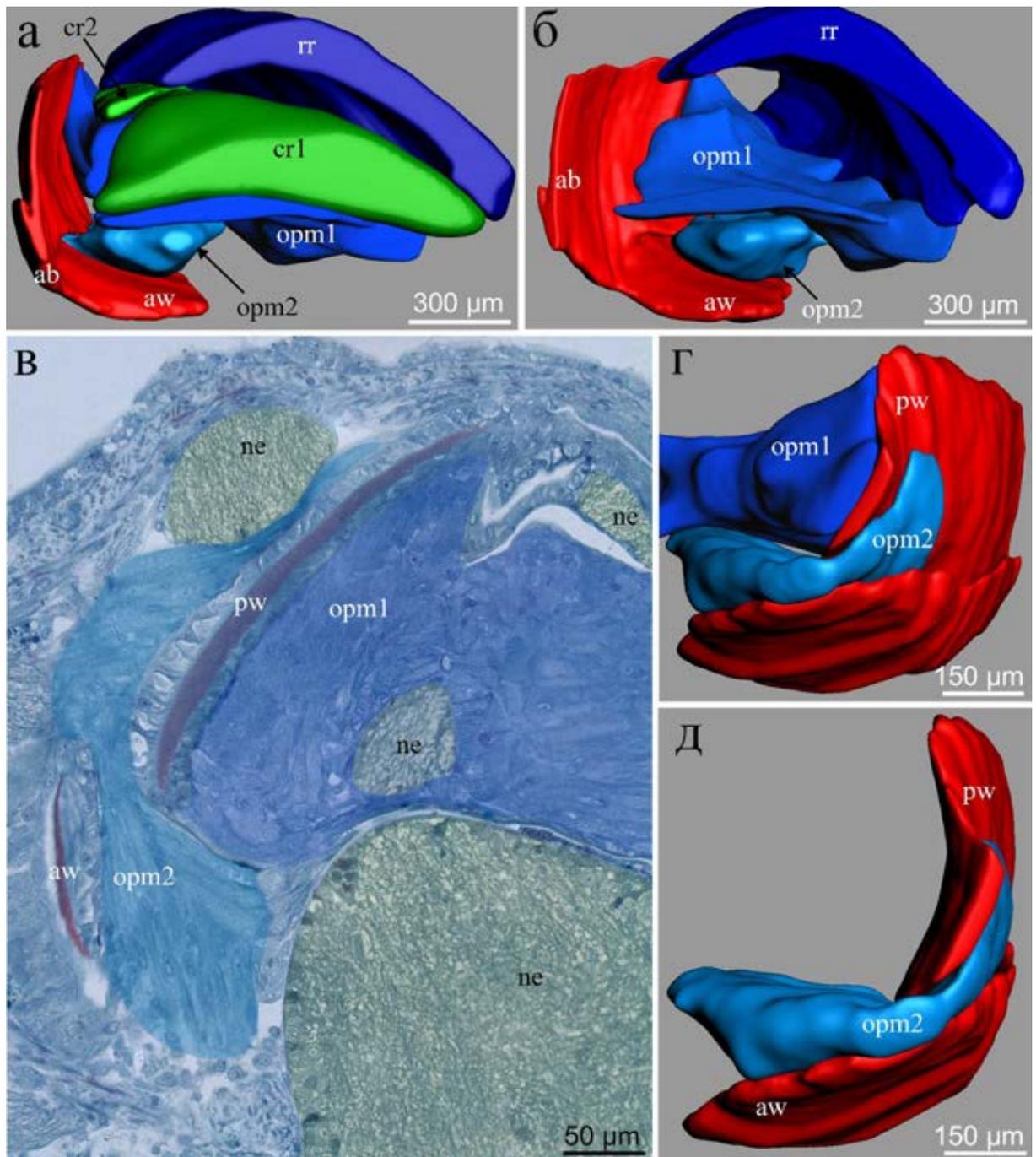
**Рисунок 3.1.2.** Общая морфология головы *Tsetudinalia testudinalis*. **а.** Схема продольного среза через голову. **б.** Парасагиттальный полутонкий срез через одонтофор и пищевод. **в.** Схема поперечного среза через голову, место среза однозначно на схеме (а). **г.** Парасагиттальный полутонкий срез через голову в районе передних и задних крыльев. **Обозначения:** *ab* – передняя часть челюсти, *aw* – передние крылья челюсти, *be* – буккальный эпителий, *f* – нога, *fe* – складка буккального эпителия, *fes* – карман пищевода, *h* – голова, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *m* – рот, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *opt 1* – протрактор одонтофора, *pw* – задние крылья челюсти, *r* – радула, *rr* – ретрактор радулы.



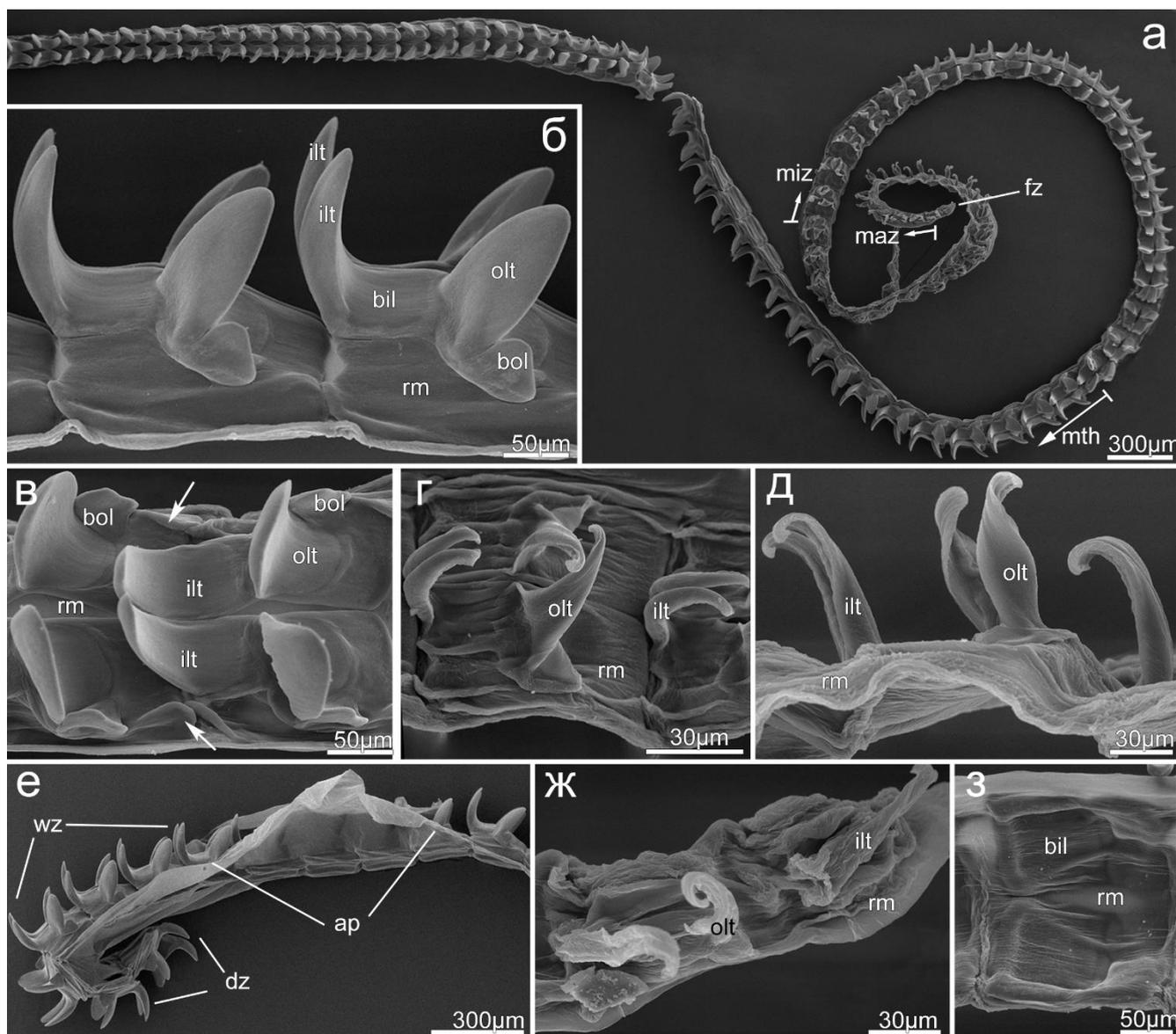
**Рисунок 3.1.3.** Трехмерная модель головы *Tsetudinalia testudinalis*, реконструированная по сериям продольных полутонких срезов. Желтый – нервная система, красный – челюстная пластинка, зеленый – части радулярного аппарата, одонтофор и радула. **а.** Вид сбоку (изнутри) на половину модели, стенка тела полупрозрачная. **б-в.** Модель головы и половины челюсти, развернутой на  $\frac{3}{4}$  (**б**) и сбоку снаружи (**в**). **Обозначения:** *1L* – однослойная часть челюсти, *2L* – двуслойная часть челюсти, *aw* – передние крылья челюсти, *f* – нога, *h* – голова, *j* – челюсть, *m* – рот, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *ol* – внешние губы, *pw* – задние крылья челюсти, *r* – радула.



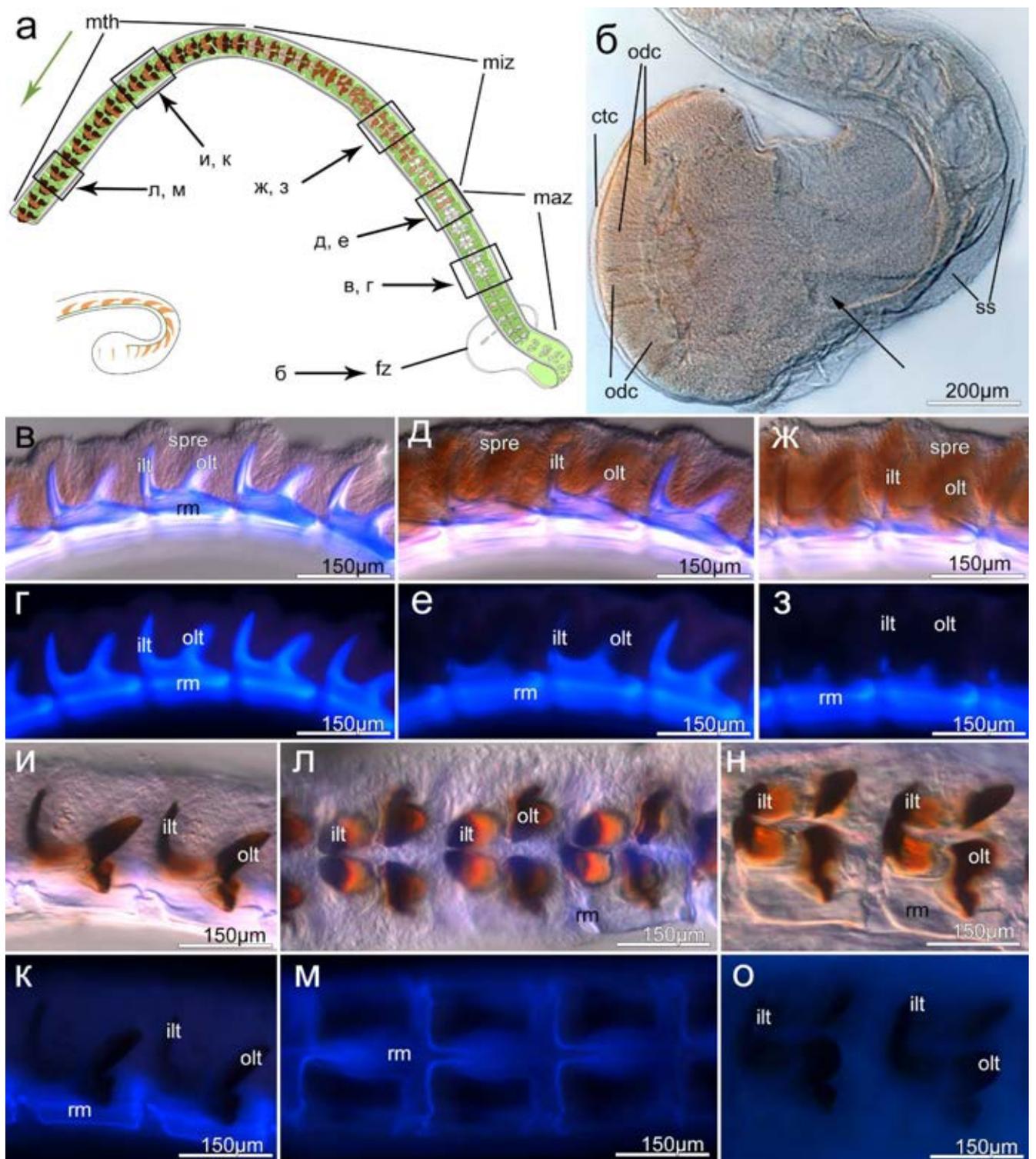
**Рисунок 3.1.4.** Внешний вид челюсти *Tsetudinalia testudinalis*, очищенной от мягких тканей, световая микроскопия. Фронтальный край челюсти, не окружённый эпителием, обращен в буккальную полость (обозначено стрелками). **Обозначения:** *ab* – передняя часть челюсти (обозначено красным цветом), *aw* – передние крылья челюсти (обозначено желтым цветом), *fa* – фронтальный край передней части челюсти, *pp* – задняя часть челюсти, *pw* – задние крылья челюсти (обозначено зеленым цветом).



**Рисунок 3.1.5.** Мускулатура пищедобывательного аппарата *Tsetudinalia testudinalis*. **а, б, г, д.** Трехмерная модель буккального аппарата, включающего три пары мышц одонтофора (синие), две пары хрящей (зеленые) и челюсти (красные). **б.** Хрящи соединяются с пластиной челюсти двумя протракторами одонтофора. **в.** Парасагиттальный полутонкий срез через переднее и заднее крылья, световая микроскопия. **Обозначения:** *aw* – передние крылья челюсти, *cr* – хрящи одонтофора, *ne* – нервная система, *opm 1-2* – протрактор одонтофора, *pw* – задние крылья челюсти, *rr* – ретрактор радулы.

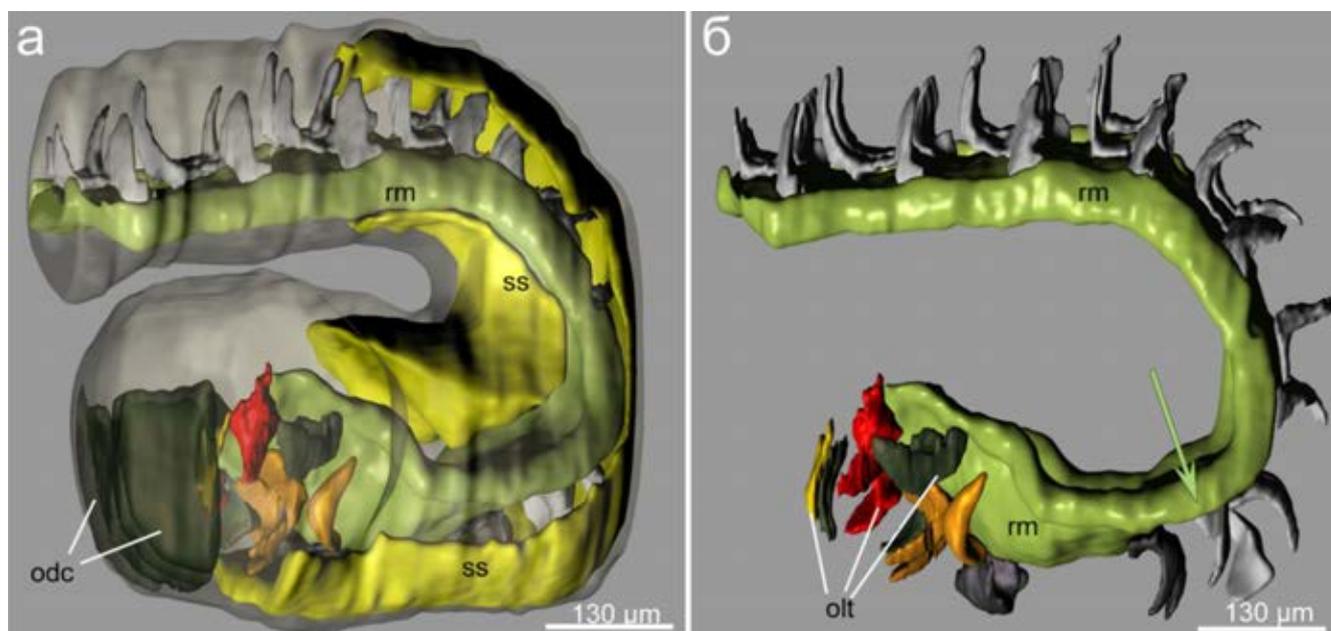


**Рисунок 3.1.6.** Общая морфология радулы *Tsetudinalia testudinalis*, СЭМ. **а.** Общий вид радулы: зоны формирования, созревания, минерализации и зрелых зубов. **б.** Вид сбоку на зрелую радулу. Один поперечный ряд радулы состоит из пары внутренних и пары внешних латеральных зубов. **в.** Вид сверху на радулу в зоне сформированных зубов. Внешний латеральный зуб несет дополнительную лопасть, мембрана образует дополнительные складки (обозначено стрелками). **г.** Вид сверху на радулу в зоне созревания зубов. **д.** Вид сбоку на радулу в зоне созревания зубов. **е.** Вид сбоку на радулу в рабочей зоне. Мембрана с крыловидными придатками, зона деградации загибается под одонтофор. **ж.** Вид сверху на зону формирования зубов. **з.** Вид снизу на радулярную мембрану в зоне созревания зубов. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *bil* – основание внутреннего латерального зуба, *bol* – боковой вырост внешнего латерального зуба, *dz* – зона деградации радулы, *fz* – зона формирования зубов, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *maz* – зона созревания зубов, *miz* – зона минерализации, *mth* – зона зрелых зубов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана.

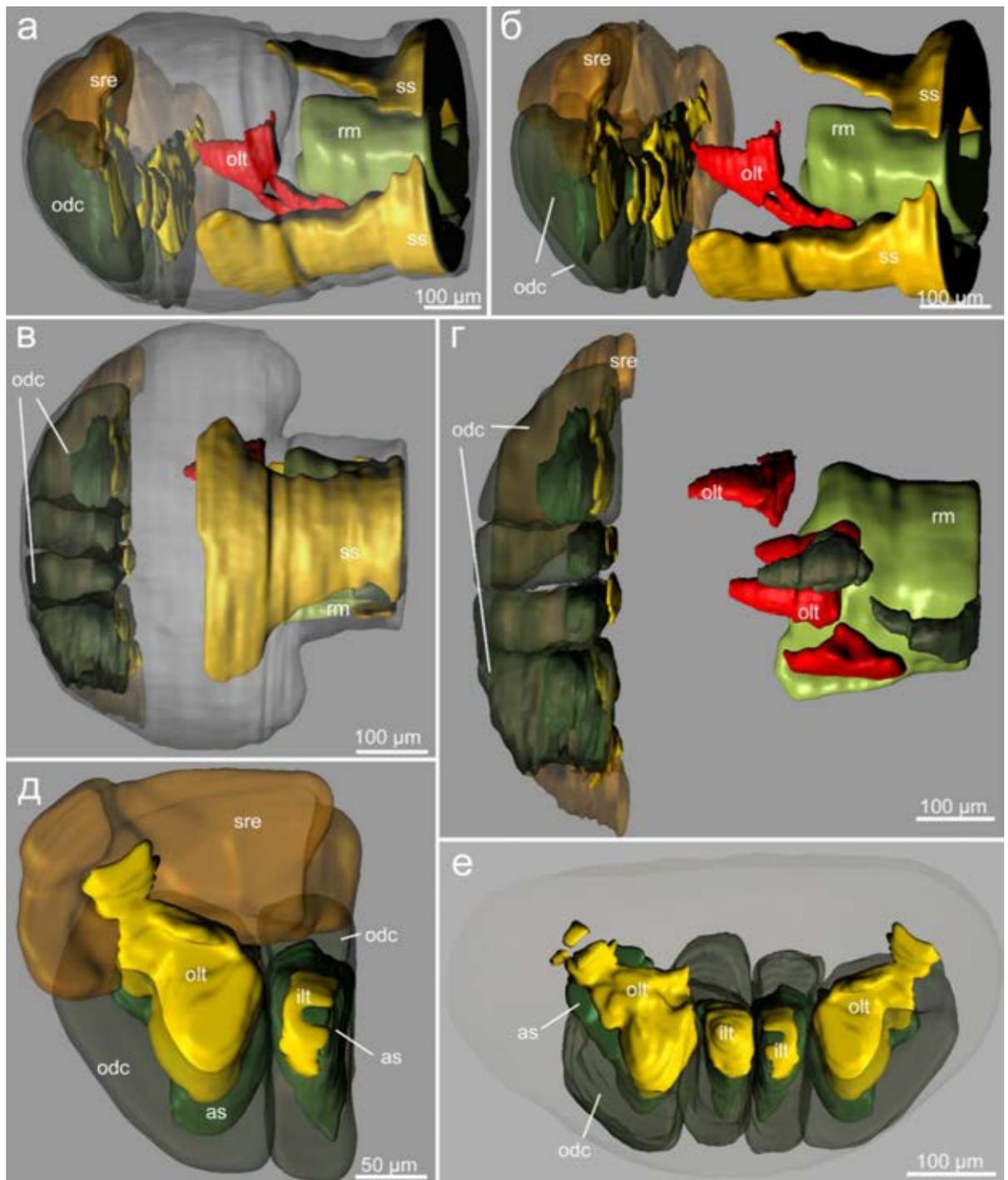


**Рисунок 3.1.7.** Подпись на следующей странице. Общая морфология радулы *Tsetudinalia testudinalis*.

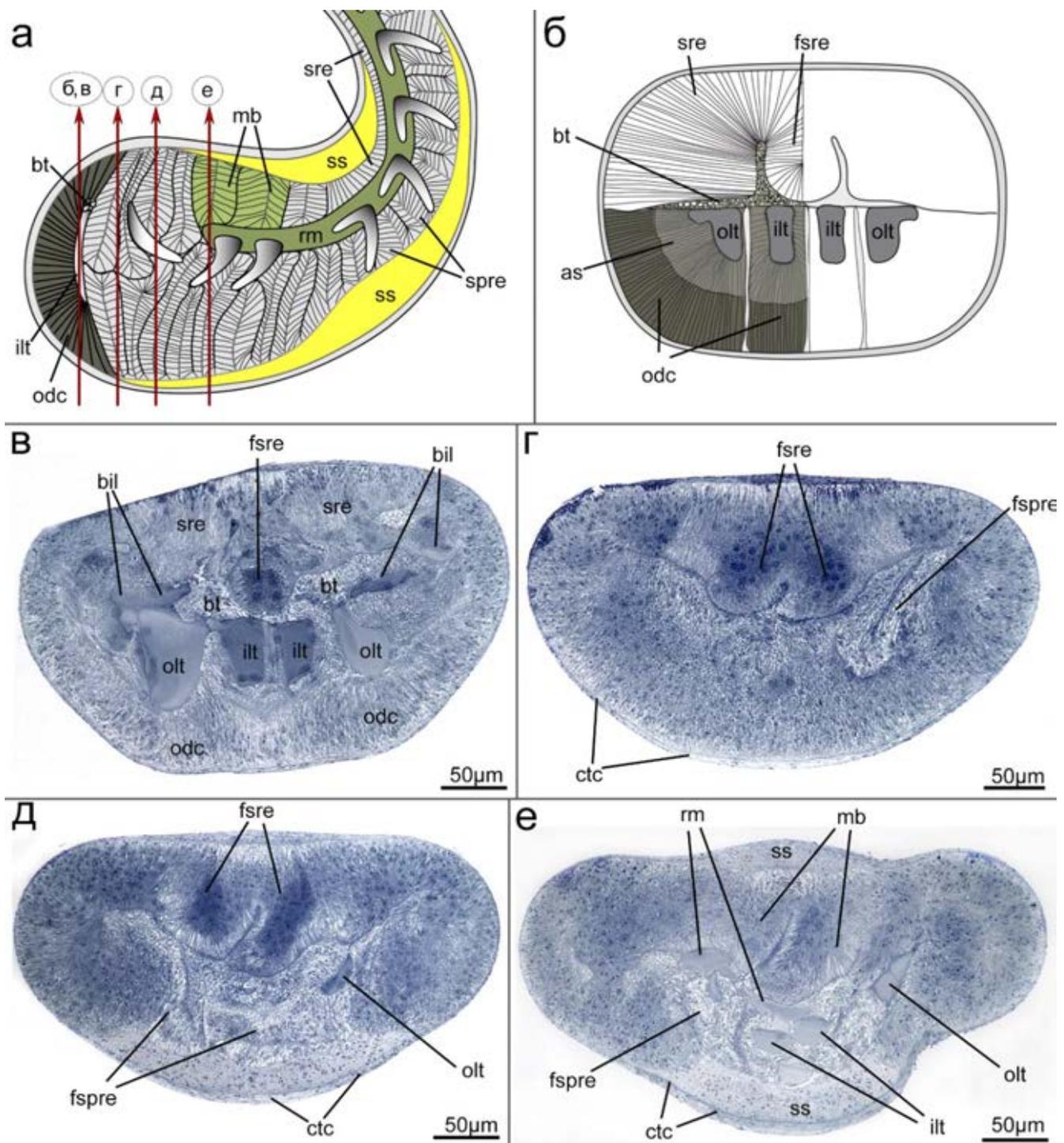
**Рисунок 3.1.7.** Общая морфология радулы *Tsetudinalia testudinalis*. Радулярный мешок был инкубирован в CalcofluorWhite с целью выявления неполимеризованного хитина в радуле, световая и люминесцентная микроскопия. **а.** Схема распределения зон радулы в радулярном мешке, квадратами обозначены места, с которых сделаны соответствующие фотографии. **б.** Вид сверху на зону формирования радулы. Группы одонтобластов, располагающиеся в терминальной части слепого конца, обозначены стрелками. **в-г.** Зона минерализации, вид сбоку. Супрарадулярный эпителий, заходящий между зубами, желтого цвета. **д-е.** Средняя часть зоны минерализации, супрарадулярный эпителий коричнево-оранжевого цвета (**д**). Сигнал, детектирующий неполимеризованный хитин, ослабевает по направлению к рабочему краю (**е**). **ж-з.** Окончание зоны минерализации: супрарадулярный эпителий коричнево-оранжевого цвета (**ж**), неполимеризованный хитин детектируется только в радулярной мембране (**з**). **и-к.** Зона зрелых зубов. Супрарадулярный эпителий практически прозрачный, верхушки зубов приобретают коричневый цвет из-за минерализации (**и**). Неполимеризованный хитин детектируется только в основании зубов (**к**). **л-м.** Зона зрелых зубов на границе с рабочей зоной. **н-о.** Радула в рабочей зоне. **Обозначения:** *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *fz* – зона формирования зубов, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *maz* – зона созревания зубов, *miz* – зона минерализации, *mth* – зона зрелых зубов, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



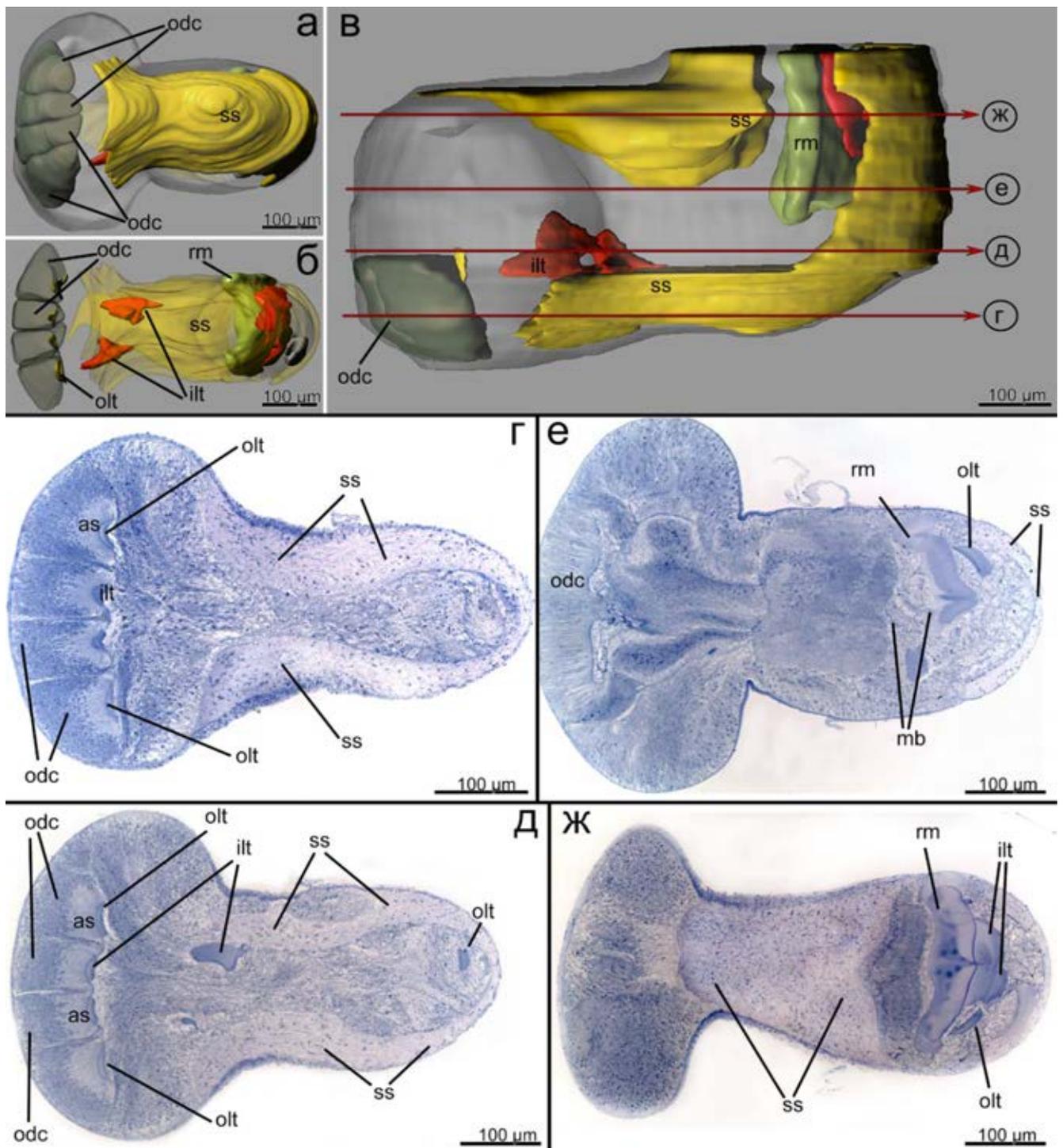
**Рисунок 3.1.8.** Трехмерная модель зоны формирования *Testudinalia testudinalis*, реконструированная по серии продольных полутонких срезов. Сформированные зубы обозначены серым цветом, формирующиеся – разноцветные, радулярная мембрана – светло-зеленым, группы одонтобластов – темно-зеленые, опорная структура радулярного мешка – желтым. **а.** Вид сбоку, покровы полупрозрачные. **б.** Вид сбоку на радулярную мембрану и зубы. Контур эпителия удален. Стрелкой обозначено место организации зубов в нормальные ряды. **Обозначения:** *ilt* – внутренний латеральный зуб, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



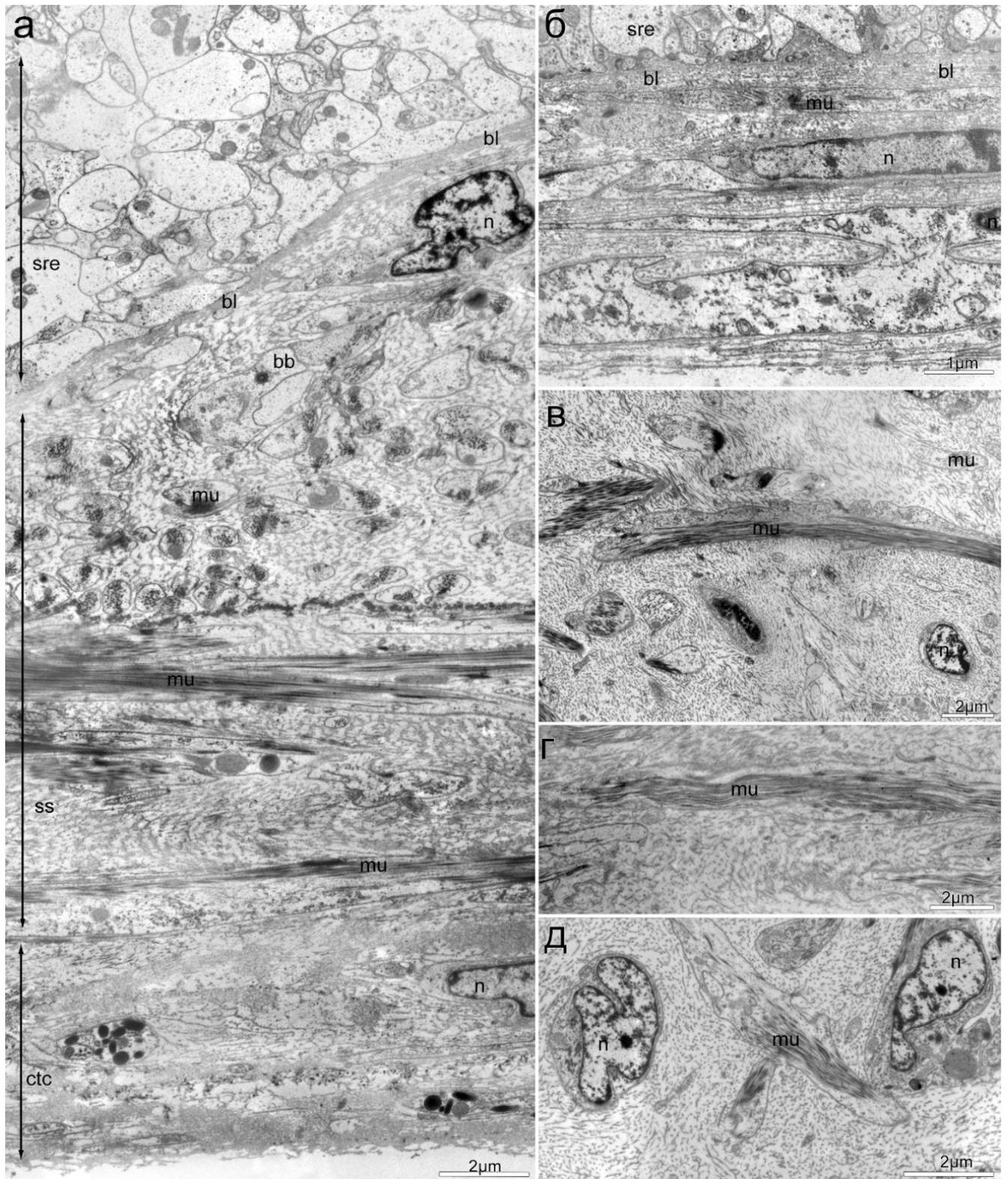
**Рисунок 3.1.9.** Трехмерная модель зоны формирования радулы *Testudinalia testudinalis* по серии поперечных полутонких срезов. Контур радулярного мешка обозначен серым цветом, радулярная мембрана – светло-зеленым, опорная структура на рисунках (а) – (в) – темно-желтым, группы одонтобластов – зеленым, субрадулярный эпителий – коричневым, зона апокринной секреции окружает сформированный зуб и обозначена темно-зеленым, сформированные новые зубы на рисунках (д) и (е) – желтым, сформированные зубы, прикрепленные к мембране – красным и бурым. **а-б.** Вид сбоку на зону формирования. **а.** Покровы полупрозрачные. **б.** Тот же ракурс, без покровов. **в-г.** Вид сверху на радулярный мешок. **в.** Покровы полупрозрачные. **г.** Тот же ракурс, без покровов. **д-е.** Фронтальный вид на новый формирующийся зуб, субрадулярный эпителий подстилает зуб (д); группы одонтобластов формируют с фронтальной стороны зону апокринной секреции, в центре располагается сформированный зуб (желтый цвет). **Обозначения:** *as* – зона апокринной секреции, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *sre* – субрадулярный эпителий.



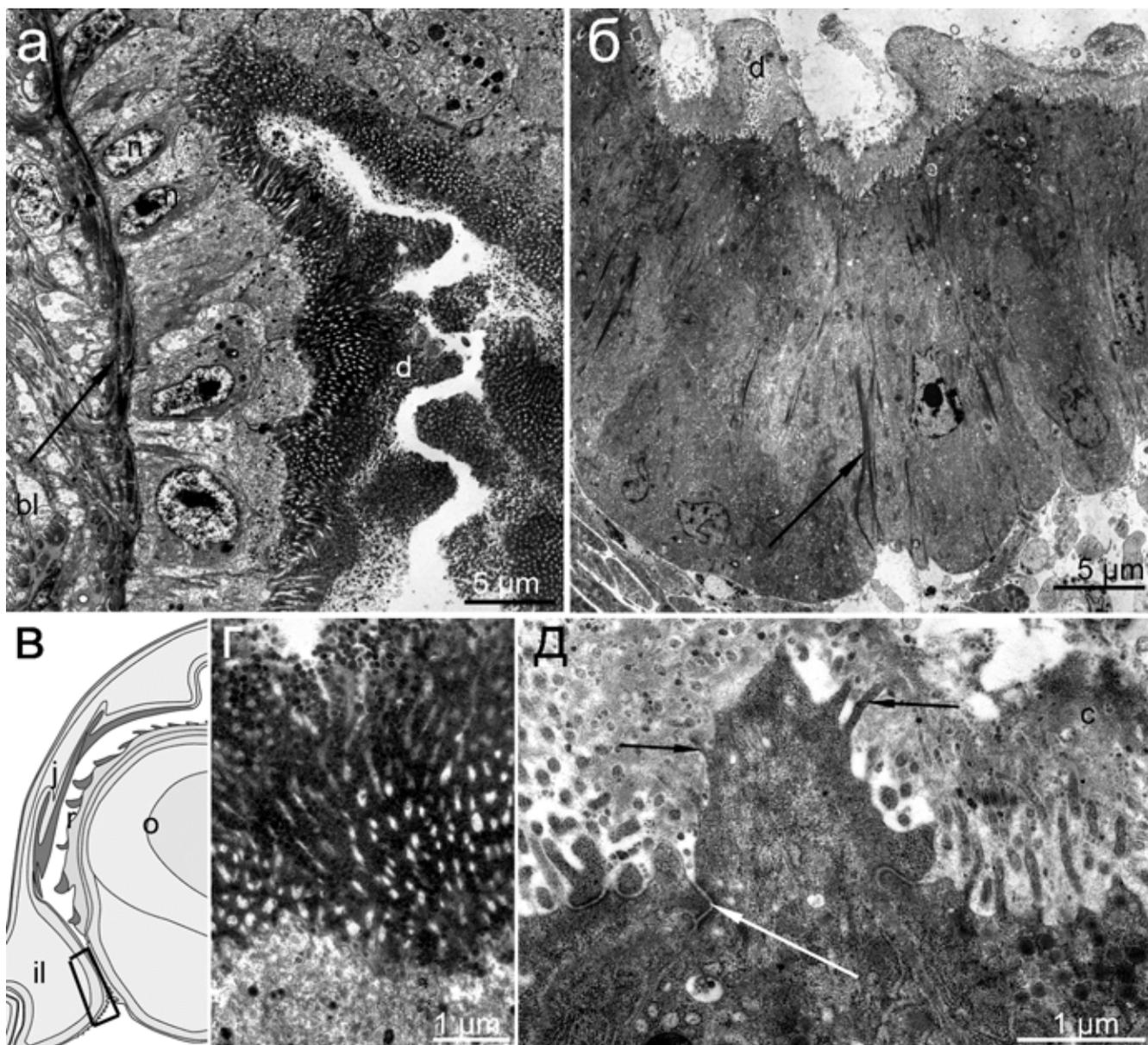
**Рисунок 3.1.10.** Гистологическое строение зоны формирования радулы *Testudinalia testudinalis*. **а.** Схема продольного среза через зону формирования радулы. Стрелками и буквами обозначены соответствующие полутонкие поперечные срезы (в-е). **б.** Схема поперечного среза через зону одонтобластов и новых зубов. **в-е.** Поперечные срезы через участки, оозначенные на схеме (а). **в.** Срез через зону формирования зубов. **г.** Срез через складки субрадулярного эпителия. **д.** Срез через складки субрадулярного эпителия и латеральный зубы. **е.** Срез через мембранобласты и формирующуюся мембрану. **Обозначения:** *as* – зона апокринной секреции, *bil* – основание внутреннего латерального зуба, *bt* – основание нового зуба, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *fspre* – складка супрарадулярного эпителия, *fsre* – складка субрадулярного эпителия, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



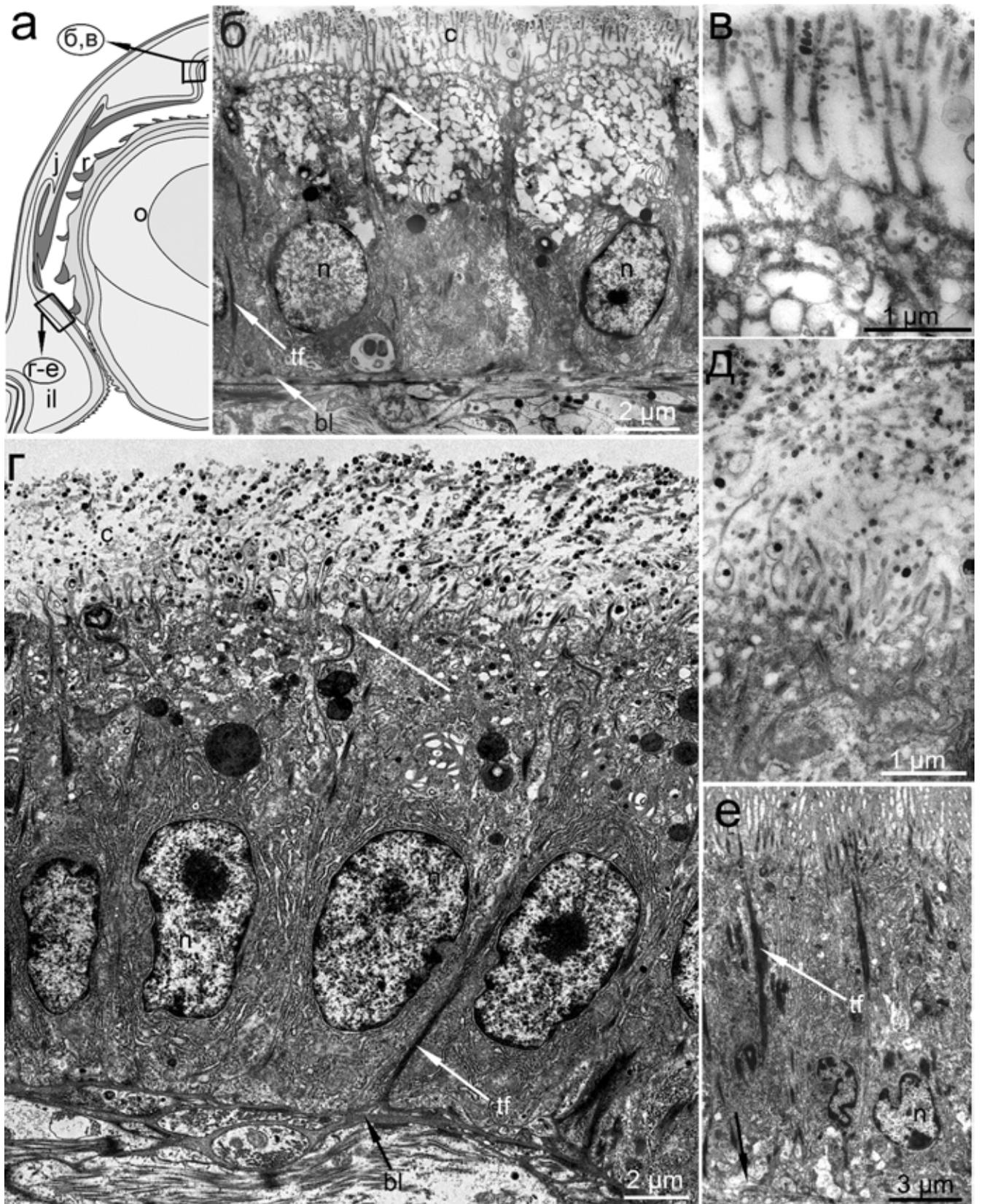
**Рисунок 3.1.11.** Гистологическое строение зоны формирования радулы *Testudinalia testudinalis*. **а-в.** Трёхмерная реконструкция зоны формирования по серии полутонких фронтальных срезов. На рисунке (в) стрелками обозначены соответствующие гистологические срезы. **г.** Срез через апикальную часть новых зубов и опорную структуру. **д.** Срез через базальную часть новых зубов. **е.** Срез через радулярную мембрану. **ж.** Срез через вентральную часть опорной структуры. **Обозначения:** *as* – зона апокринной секреции, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



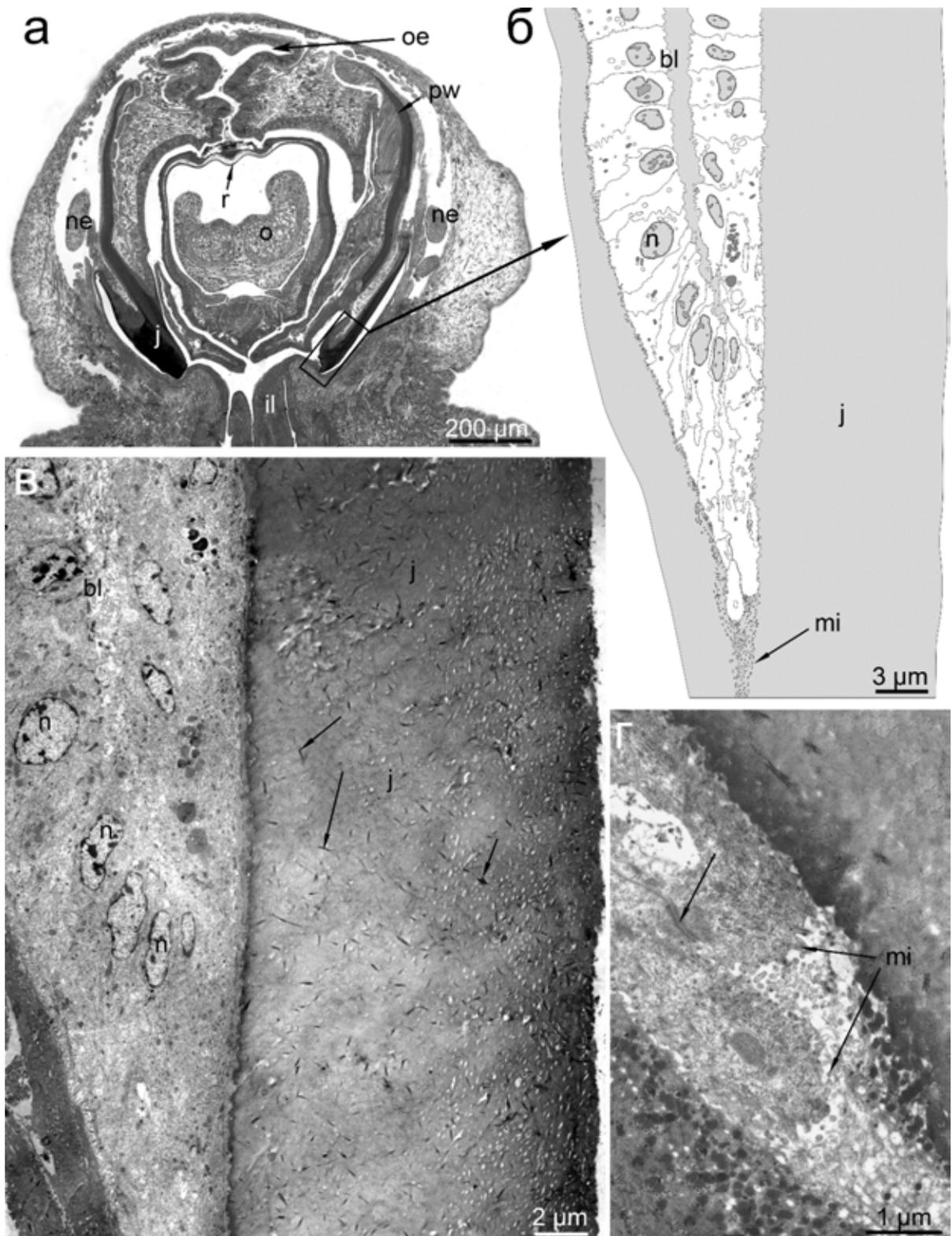
**Рисунок 3.1.12.** Ультратонкое строение соединительнотканной оболочки в зоне формирования радулы *Testudinalia testudinalis*. **а.** Общий вид поперечного среза опорной структуры, которая состоит из коллагеновых волокон и мышечных клеток. **б.** Срез через соединительнотканную оболочку, покрывающую радулярный мешок. **в-д.** Опорная структура на большем увеличении. **Обозначения:** *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



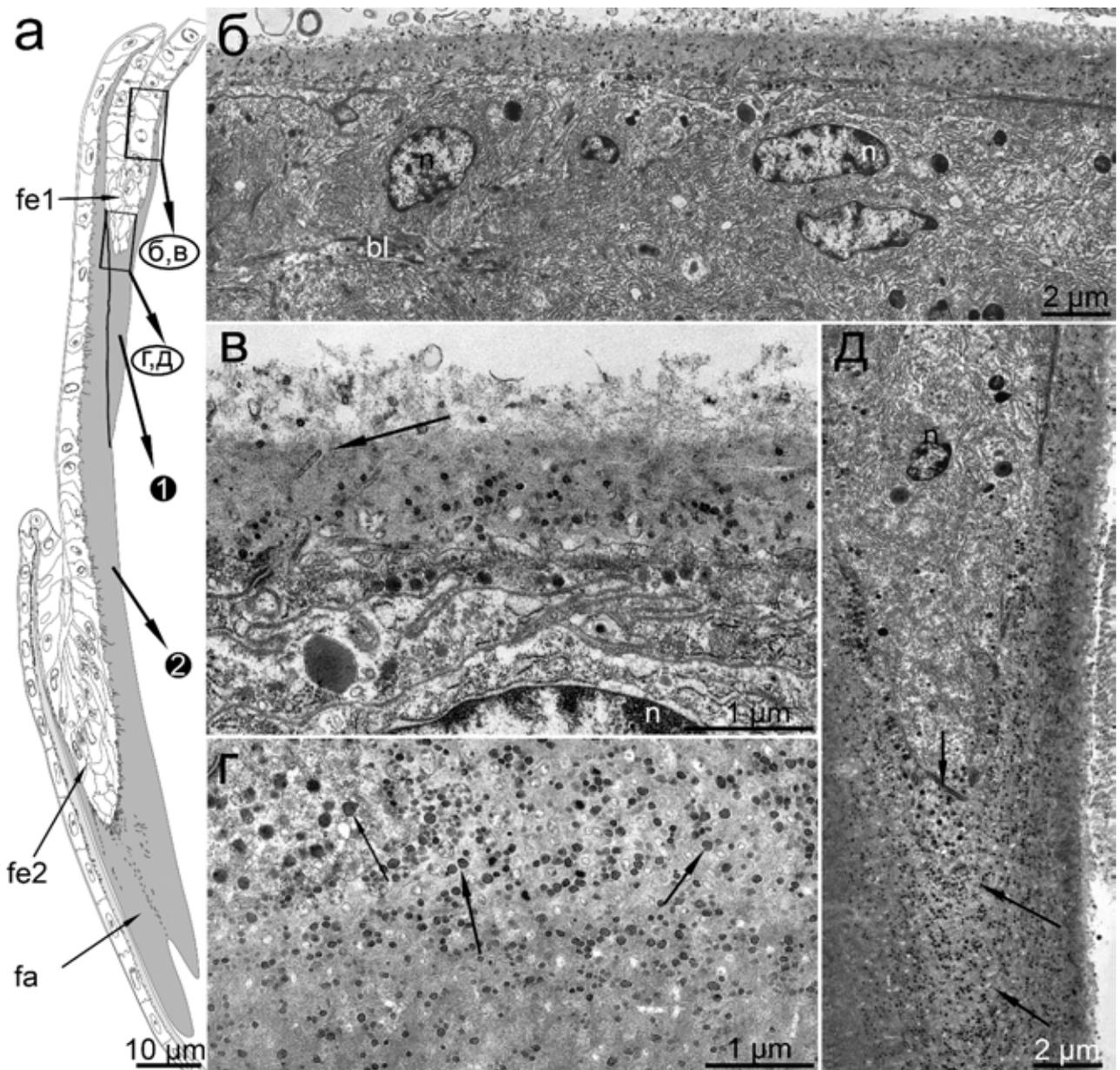
**Рисунок 3.1.13.** Ультратонкое строение эпителия внутренних губ *Testudinalia testudinalis*, место среза помечено на схеме продольного среза (в). **а-б.** Общий вид эпителия. **г.** Увеличенные зубцы эпителия внутренних губ. **д.** Участок эпителия на большем увеличении. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *с* – кутикула, *д* – зубец, *il* – внутренние губы, *ж* – челюсть, *п* – ядро.



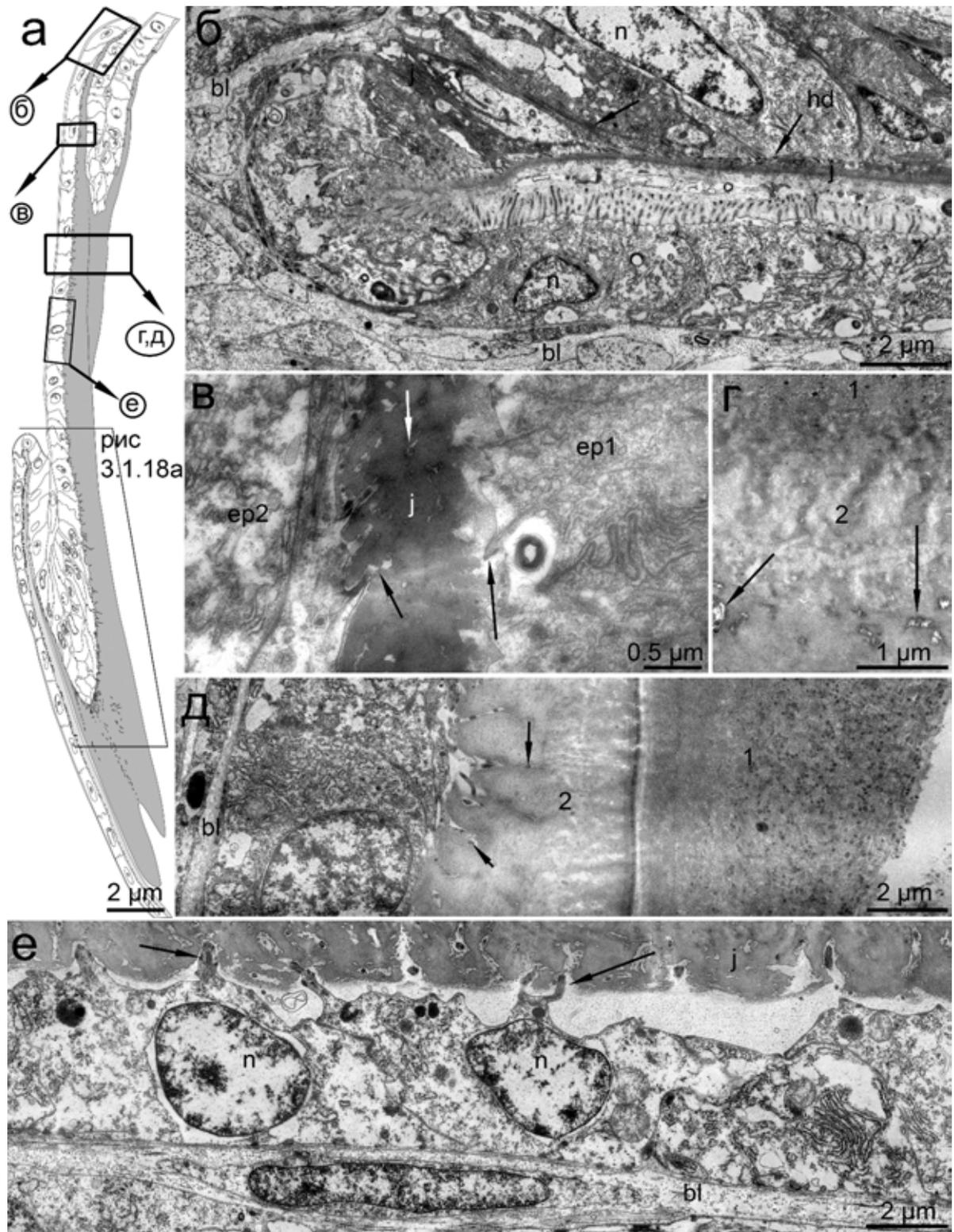
**Рисунок 3.1.14.** Ультратонкое строение эпителия буккальной полости *Testudinalia testudinalis*. **а.** Схема продольного среза через буккальную полость. Квадратами отмечены соответствующие ультратонкие срезы. **б-в.** Эпителий на границе пищевода и буккальной полости. Стрелками отмечены адгезивные контакты в апикальной части эпителия. **г-е.** Эпителий около рта. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *с* – кутикула, *il* – внутренние губы, *ж* – челюсть, *н* – ядро, *о* – одонтофор, *р* – радула, *tf* – тонофиламенты.



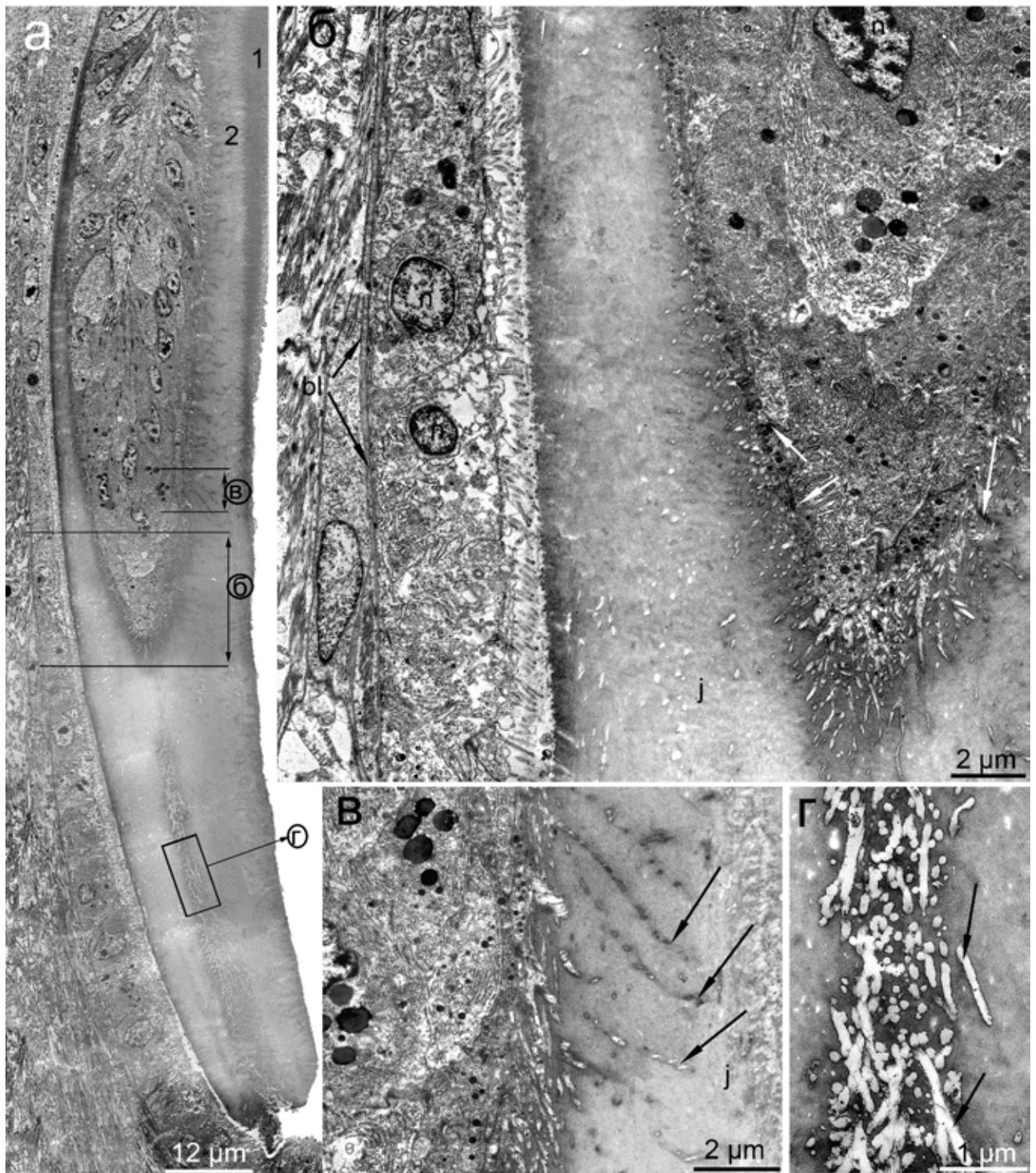
**Рисунок 3.1.15.** Ультратонкое строение переднего крыла челюсти *Testudinalia testudinalis*. **а.** Поперечный полутонкий разрез головы в районе пищевода. Задние крылья погружены в ткань, а передние крылья свободно лежат в ротовой полости. **б.** Схема продольного среза через свободный край передних крыльев, обозначено квадратом на рисунке (а). Микровилли проникают через пластину челюсти минимум на 20 мкм. **в.** Продольный срез переднего крыла челюсти. Фото ТЕМ. Электронно-плотные структуры в виде палочек отмечены стрелками. Передние крылья образованы складкой гнатозэпителия. **г.** Ультратонкое строение апикальной часть переднего крыла челюсти. Адгезивные контакты отмечены стрелками. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *pw* – задние крылья челюсти, *r* – радула.



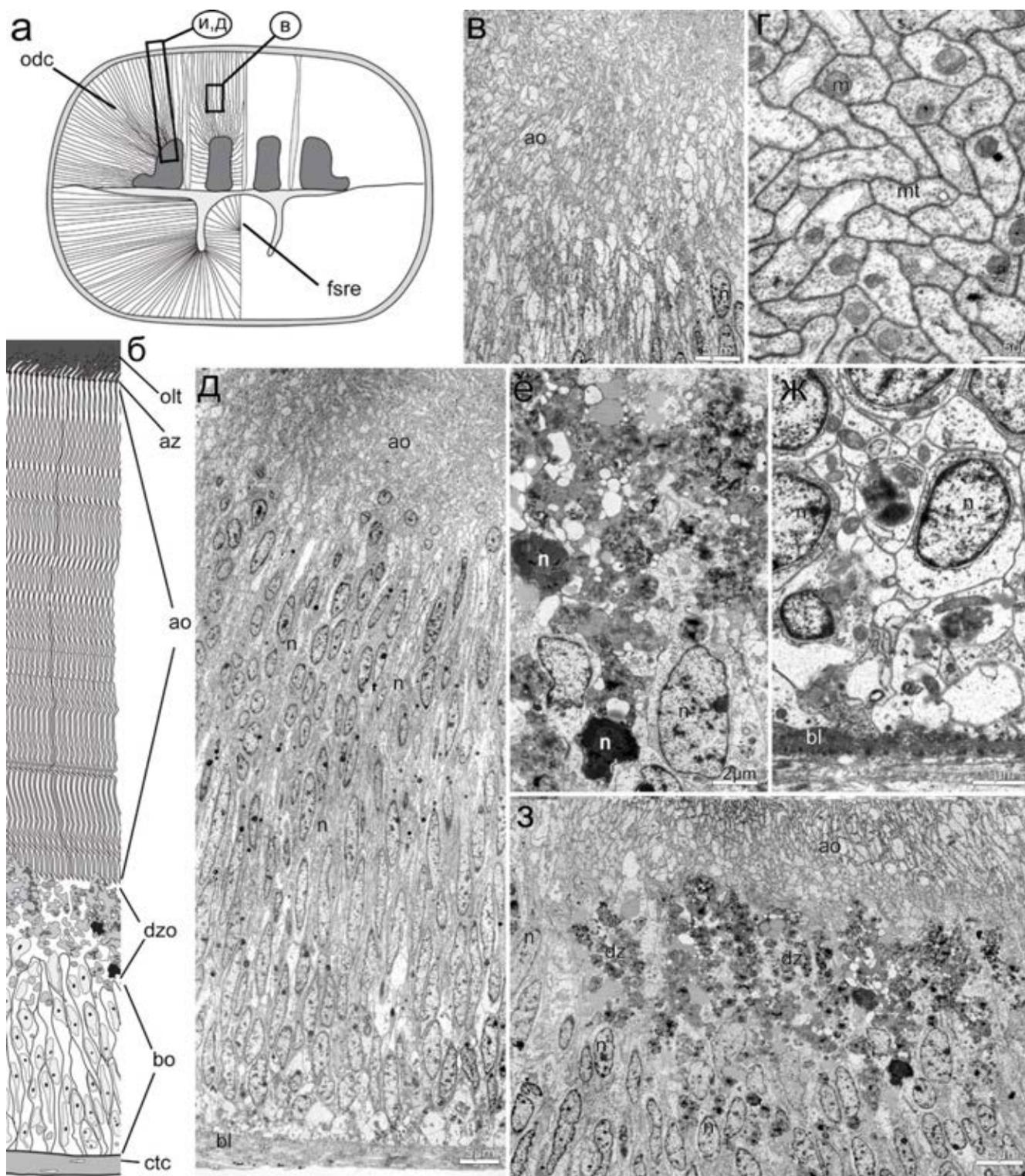
**Рисунок 3.1.16.** Ультратонкое строение средней части челюсти *Testudinalia testudinalis*, ТЕМ. **а.** Схема продольного через челюсти. Квадратами обозначены соответствующие микрофотографии. **б-в.** Ультратонкое строение гнатоэпителия первой складки, формирующего верхнюю часть челюсти. **г.** Увеличенный участок складки гнатоэпителия. **д.** Ультратонкое строение первой складки гнатоэпителия и средней части челюсти. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *fa* – фронтальный край передней части челюсти, *fe 1-2* – складка буккального эпителия (гнатобластов), *j* – челюсть, *n* – ядро.



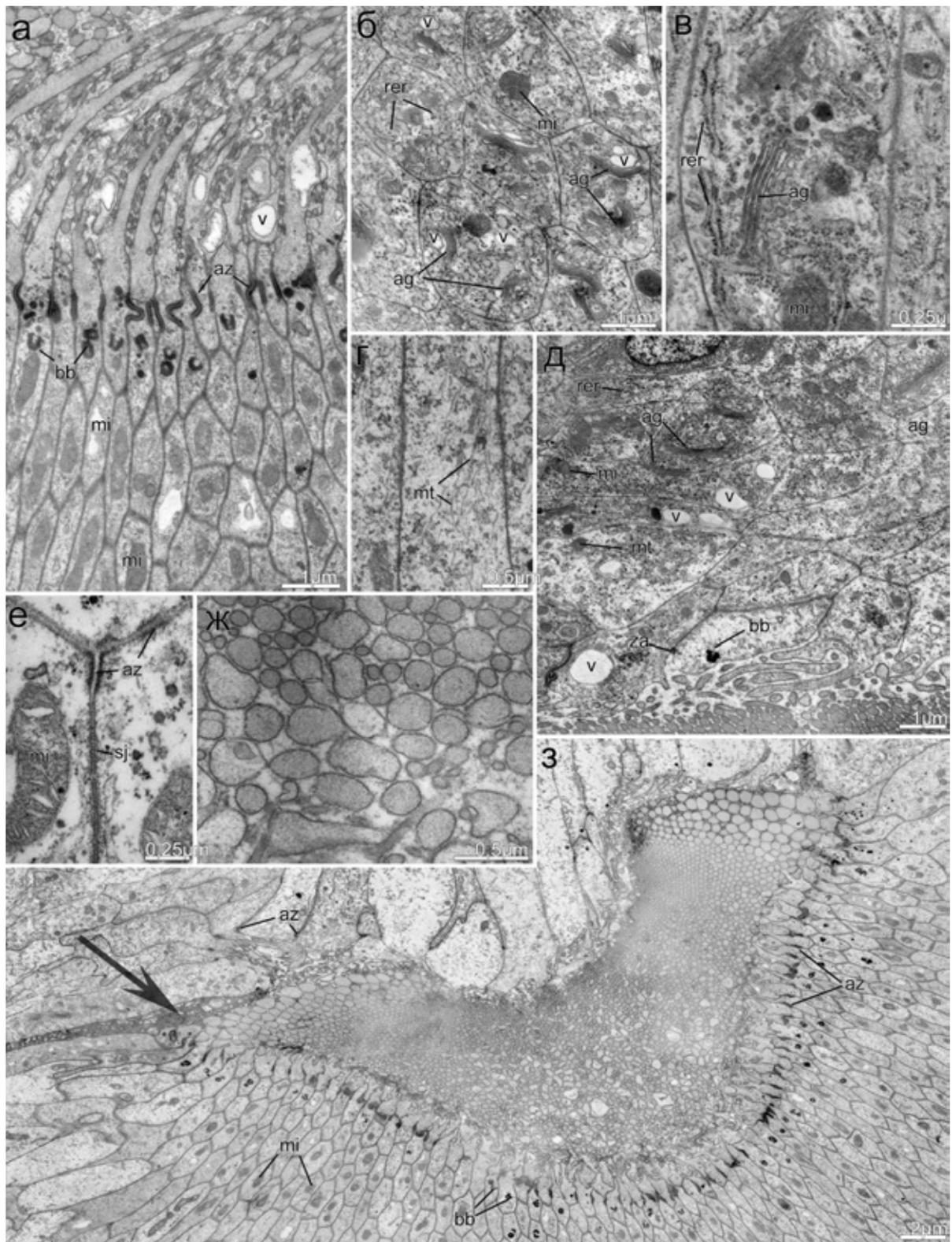
**Рисунок 3.1.17.** Ультратонкое строение средней части челюсти *Testudinalia testudinalis*. **а.** Схема продольного черза челюсти. **б.** Продольный срез первой складки буккального эпителия. Тонофиламенты содержатся во всех клетках гнатоэпителия (отмечены стрелкой) и крепятся к челюсти полудесосомами. **в.** Ультратонкое строение второго (внутреннего) слоя челюсти. Микровилли с тонофиламентами отмечены стрелками. **г, д.** Два слоя челюсти, отмеченные цифрами 1 и 2. **е.** Эпителий, подстилающий челюсть, микровилли обозначены стрелками. **Обозначения:** 1 – первый слой челюсти, 2 – второй слой челюсти, *bl* – базальная пластинка, *ep* – эпителий буккальной полости *fa* – фронтальный край передней части челюсти, *fe* – складка буккального эпителия, *j* – челюсть, *n* – ядро.



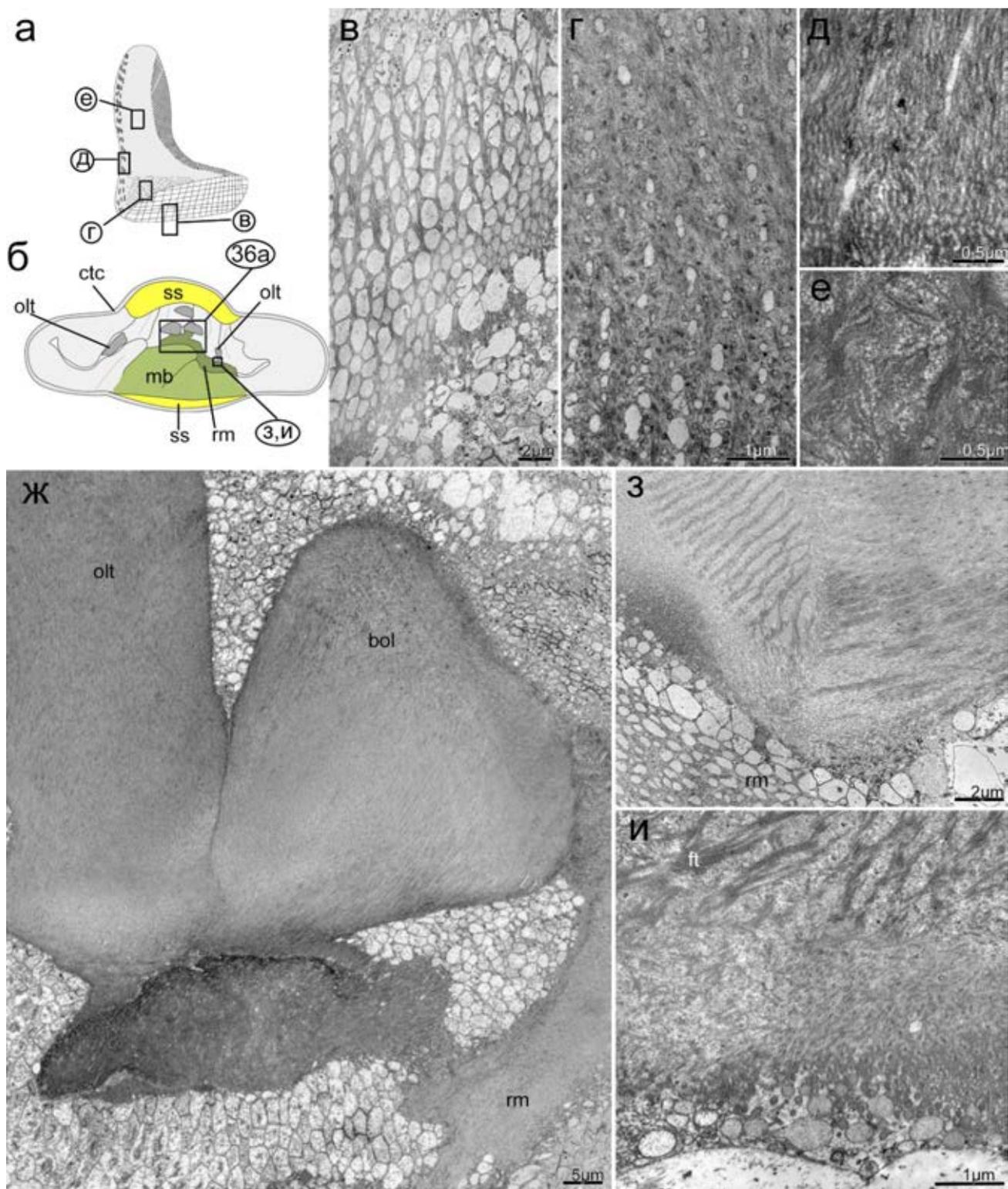
**Рисунок 3.1.18.** Ультратонкое строение средней части челюсти *Testudinalia testudinalis*. **а.** Продольный срез через свободный край челюсти. **б.** Апикальная часть второй эпителиальной складки. Адгезивные контакты отмечены стрелками. **в.** Эпителий второй складки. В толщу челюсти заходят микровилли (отмечены стрелками). **г.** Внутренняя часть свободного края челюсти. **Обозначения:** 1 – первый слой челюсти, 2 – второй слой челюсти, *bl* – базальная пластинка, *ep* – эпителий буккальной полости, *j* – челюсть, *n* – ядро.



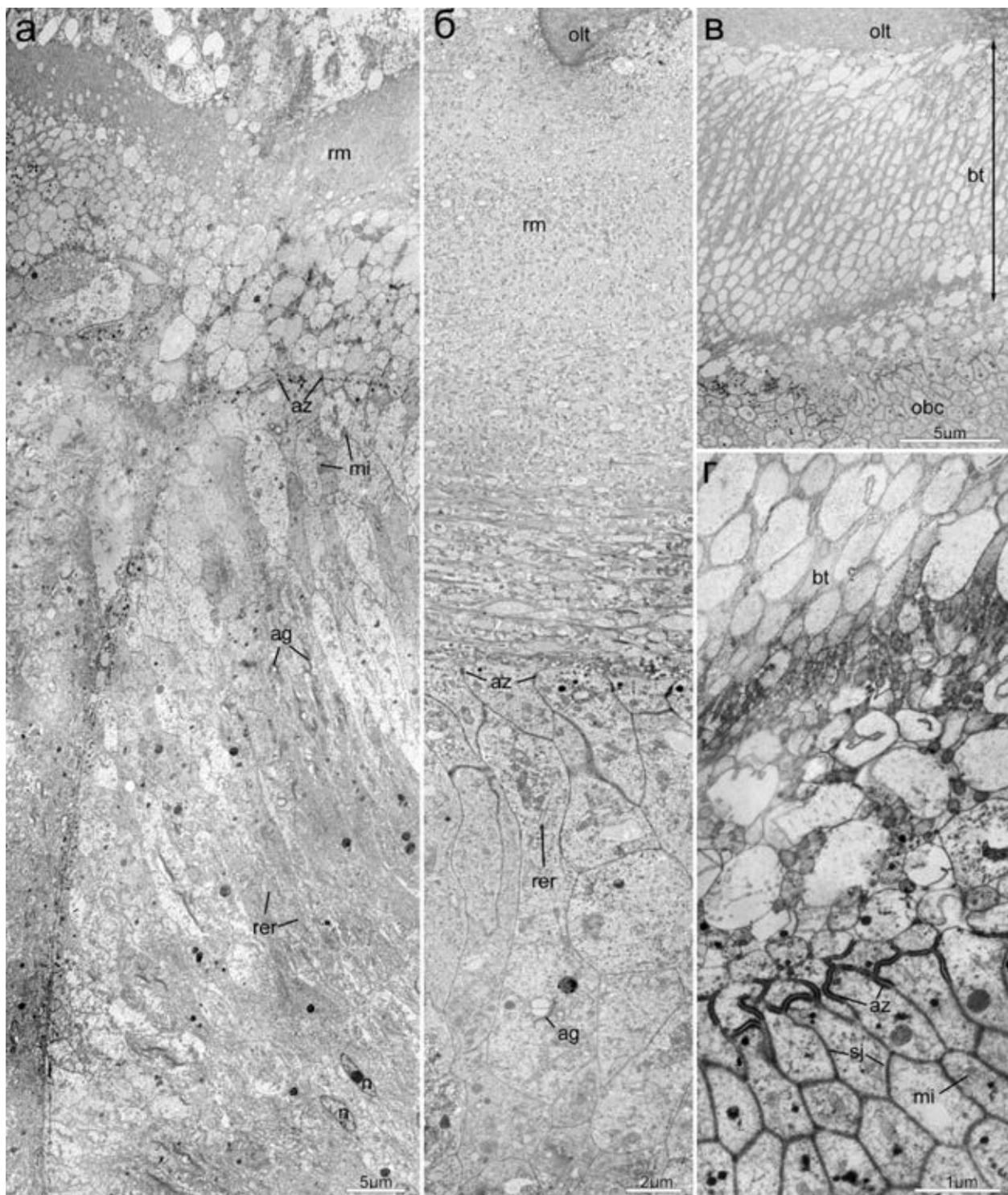
**Рисунок 3.1.19.** Ультратонкое строение одонтобластов *Testudinalia testudinalis*. **а.** Схема поперечного среза через формирующиеся зубы. Квадратами отмечены соответствующие микрофотографии. **б.** Схема сильно удлинённых одонтобластов. Ядра располагаются в основании одонтобластов на разных уровнях. **в-з.** Ультратонкое строение различных участков одонтобластов. **в-г.** Апикальная часть одонтобластов. **д.** Общий вид базальной части одонтобластов. **е, з.** Зона деградации одонтобластов. **ж.** Базальная часть одонтобластов. **Обозначения:** *ao* – апикальная часть одонтобластов, *az* – зона адгезивных контактов, *bl* – базальная пластинка, *bo* – базальная часть одонтобластов, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *dzo* – зона деградации одонтобластов, *fsre* – складка субрадулярного эпителия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб.



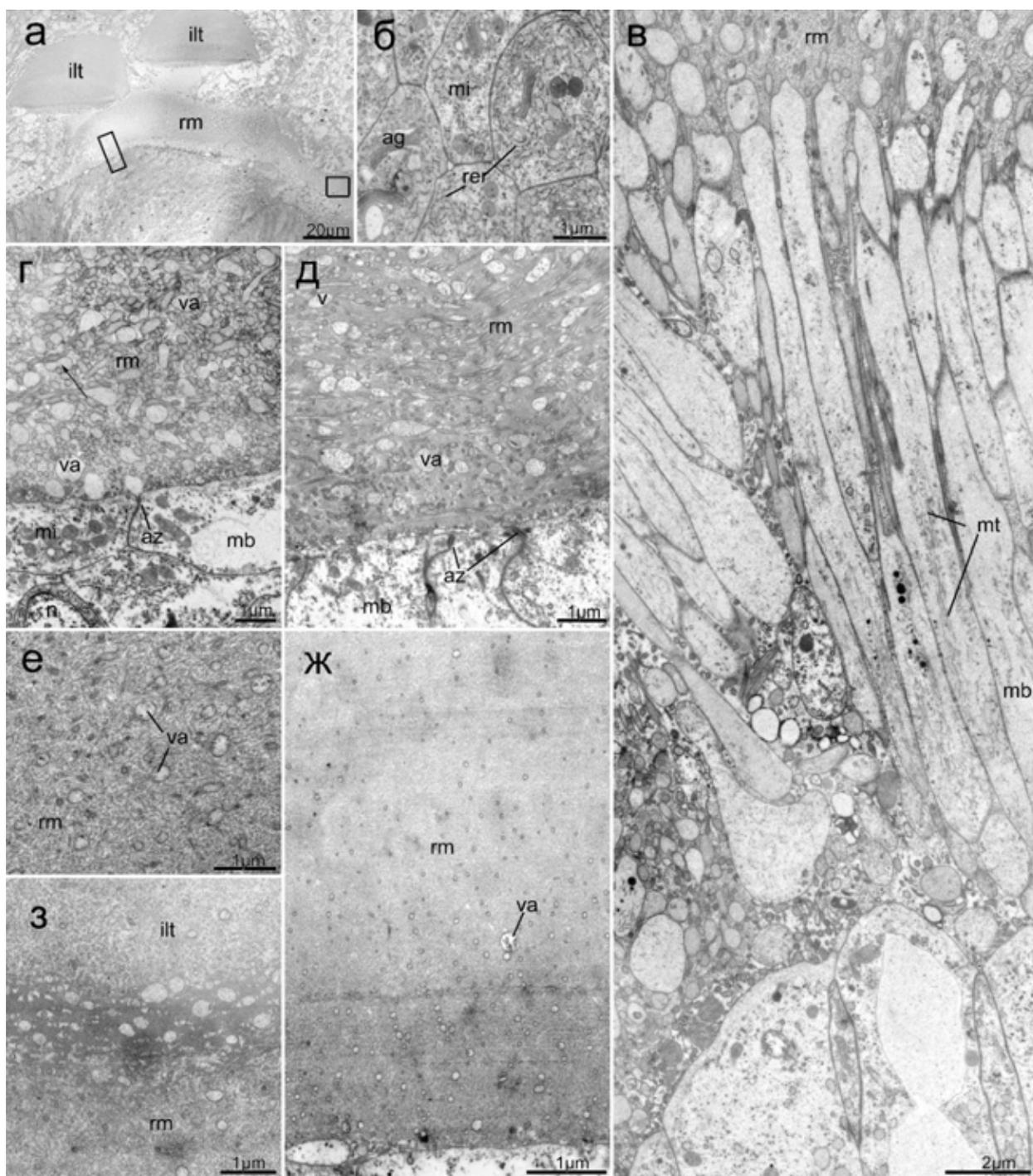
**Рисунок 3.1.20.** Ультратонкое строение одонтобластов *Testudinalia testudinalis*. **а.** Апикальная часть с зоной адгезивных контактов. Базальные тельца располагаются в апикальной части одонтобластов. **б.** Поперечный срез через среднюю часть одонтобластов. **в-г.** Продольный срез через среднюю часть одонтобласта. **д.** Субрадулярный эпителий, участвующий в формировании зуба. **е.** Адгезивные и септированные контакты. **ж.** Ультратонкое строение нового зуба, состоящего из вакуолей. **з.** Поперечный срез через зуб и апикальную часть одонтобластов. Стрелка отмечает интерстициальную клетку, разделяющую подушки одонтобластов. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *az* – зона адгезивных контактов, *bb* – базальные тельца, *mi* – микровилли, *mt* – маргинальный зуб, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *sj* – септированный контакт, *va* – вакуоль.



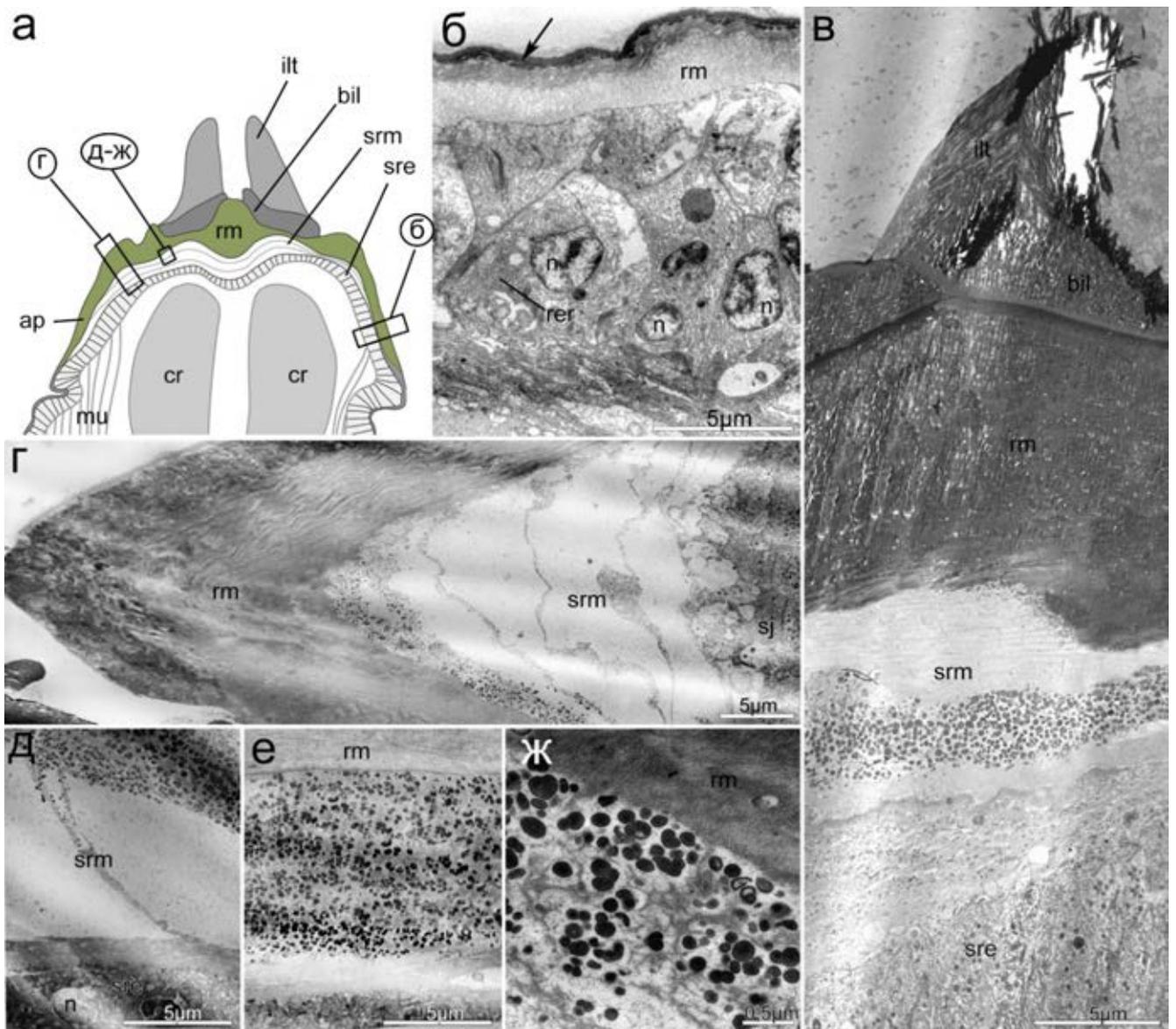
**Рисунок 3.1.21.** Ультратонкое строение радулы в зоне созревания *Testudinalia testudinalis*. **а.** Схема сформированного зуба, квадратами отмечены соответствующие микрофотографиям ТЕМ. **б.** Схема поперечного среза через радулярный мешок в зоне формирования мембраны. **в.** Поперечный срез через базальную часть зуба, состоящего из многочисленных крупных везикул. **г.** Срез через нижнюю часть зуба. **д.** Боковая часть зуба. **е.** Центральная часть зуба. **ж.** Продольный срез через внешний латеральный зуб. **з.** Радулярная мембрана в этом же месте. **и.** Основание зуба в том же месте, что и (з). **Обозначения:** *bol* – боковой вырост внешнего латерального зуба, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *ft* – филаменты, *olt* – внешний латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



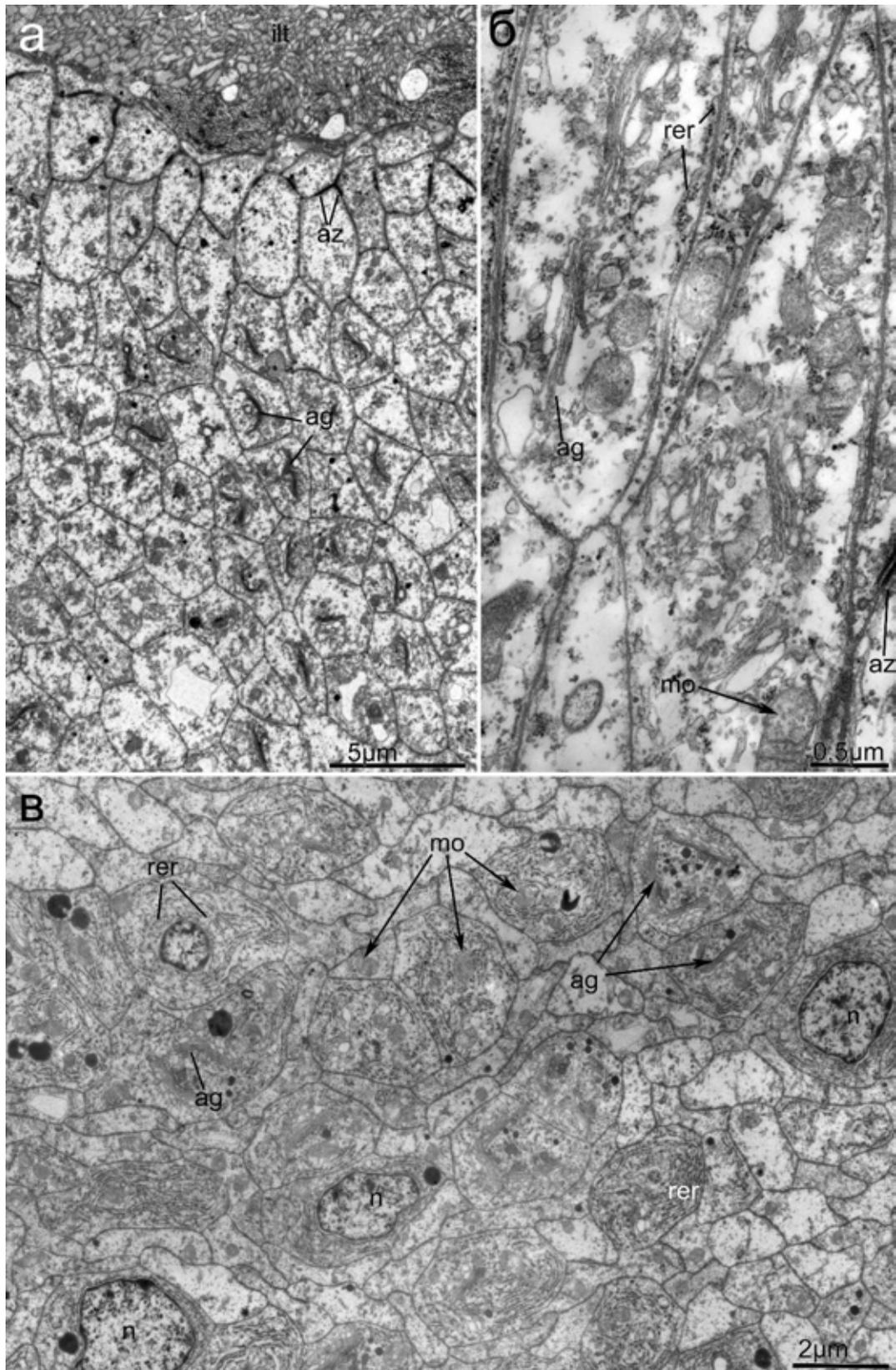
**Рисунок 3.1.22.** Ультратонкое строение мембраны, мембранобластов и зубов *Testudinalia testudinalis* в зоне формирования, фото ТЕМ. **а.** Продольный через радулярную мембрану и складки мембранобластов. Радулярная мембрана в этой зоне содержит множество пузырьков, верхняя часть более однородна. **б.** Поперечный срез через апикальную часть мембранобластов, радулярную мембрану и внешний латеральный зуб. Мембрана более однородна с небольшим количеством мелких пузырьков в апикальной части. **в, г.** Базальная часть самого молодого зуба, не отделившегося от одонтобластов. Основания зуба состоит из множества везикул, отделяющихся от клеток. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *az* – зона адгезивных контактов, *bt* – основание нового зуба, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *odc* – группы одонтобластов, *olt* – внешний латеральный зуб, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *sj* – септированный контакт.



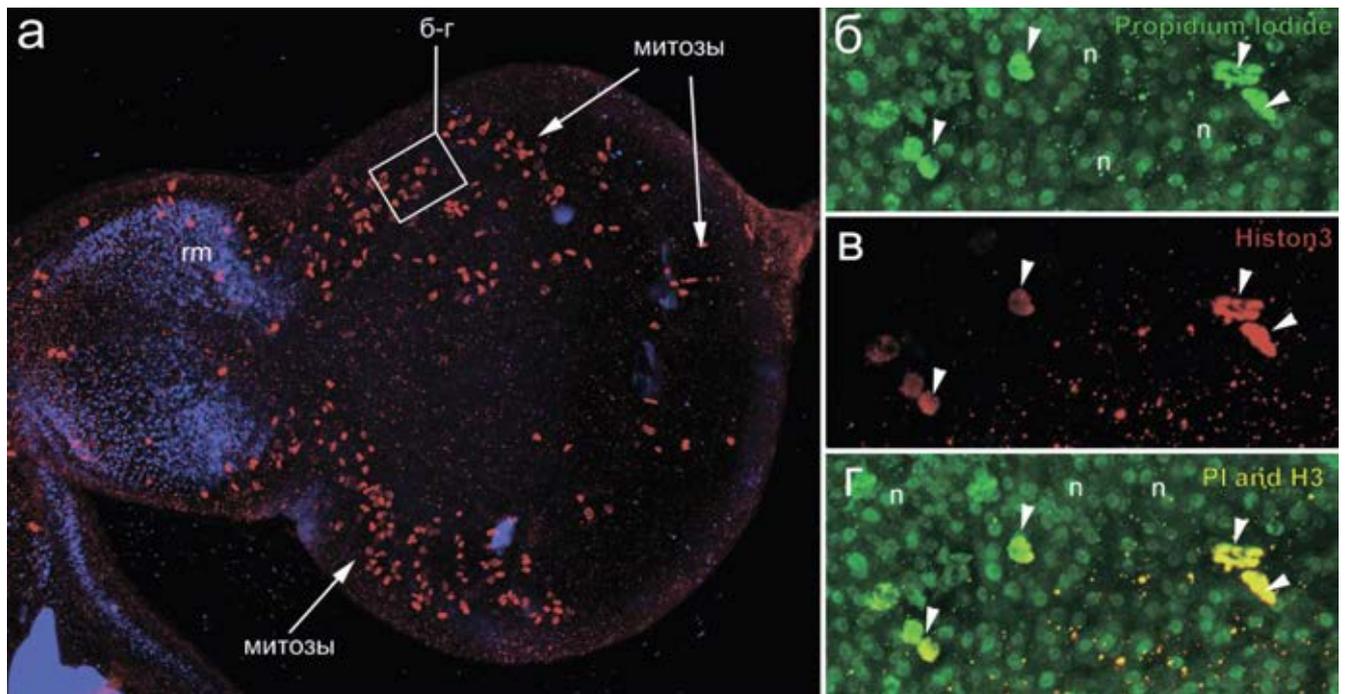
**Рисунок 3.1.23.** Ультратонкое строение мембраны и мембранобластов в зоне созревания *Testudinalia testudinalis*, ТЕМ. **а.** Общий вид поперечного среза мембраны и зубцов. Квадратами обозначены соответствующие микрофотографии ультратонких срезов. **б.** Поперечный срез базальной части мембранобластов. **в.** Апикальная часть мембранобластов. Микротрубочки содержатся в электронно-прозрачной цитоплазме. Радулярная мембрана однородна и содержит везикулы различного диаметра. **г.** Только что сформированная радулярная мембрана, состоящая из везикул, которые сливаются во время созревания (стрелка). **д.** На следующем этапе созревания радулярная мембрана состоит из электронно-плотного матрикса и мелких пузырьков. По мере созревания радулярной мембраны количество пузырьков уменьшается (**е-ж**). **з.** Граница между зрелым зубом и мембраной, содержащей небольшие везикулы. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *az* – зона адгезивных контактов, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *mb* – мембранобласты, *mi* – микровилли, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *va* – вакуоль.



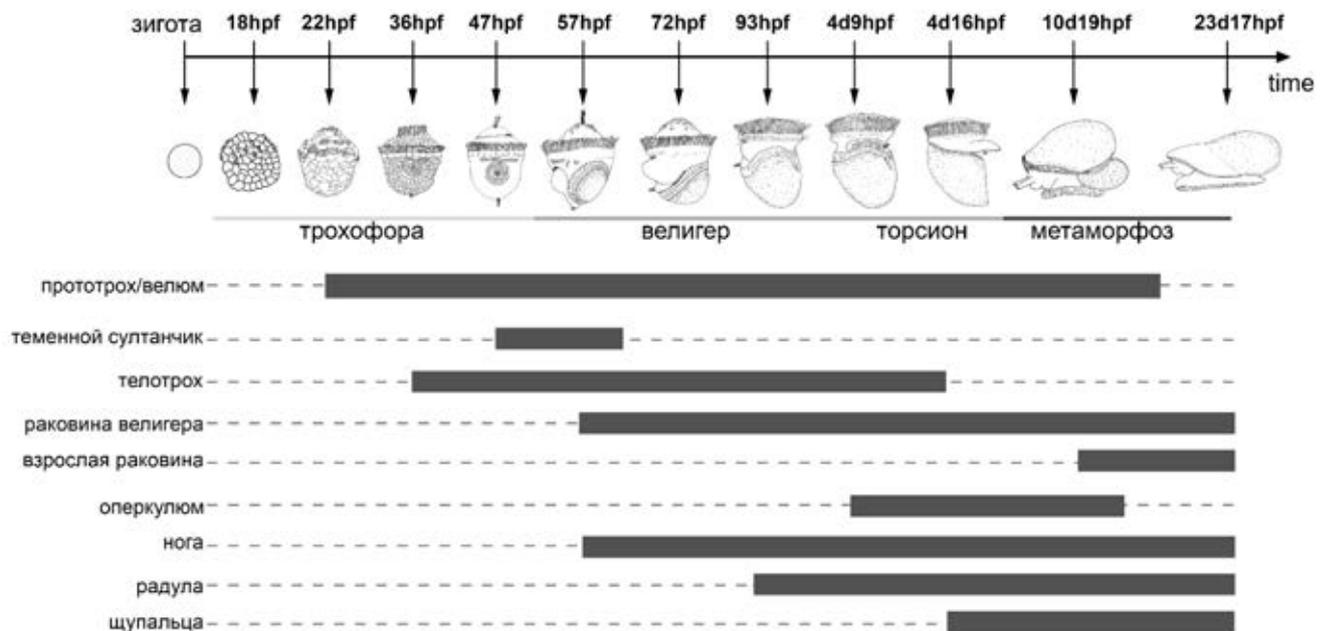
**Рисунок 3.1.24.** Ультратонкое строение зубов и радулярной мембраны в рабочей зоне и зоне деградации *Testudinalia testudinalis*, ТЕМ. **а.** Схема поперечного среза в рабочей зоне радулы. Под радулярной мембраной располагается субрадулярная мембрана. На рабочем крае от мембраны отходят крыловидные придатки. Квадратами обозначены соответствующие микрофотографии ультратонких срезов. **б.** Субрадулярный эпителий и радулярная мембрана с электронно-плотным верхним слоем (обозначено стрелкой). Микровиллы эпителия отсутствуют. **в.** Срез на рабочем крае. Зуб состоит из горизонтально ориентированных электронно-плотных волокон. **г.** Поперечный срез радулярной и субрадулярной мембран. Радулярная мембрана состоит из электронно-плотного внешнего слоя и волокнистого нижнего. Субрадулярная мембрана состоит из нескольких слоев. **д, е.** Субрадулярная мембрана покрыта слоем, состоящего из электронно-плотных гранул. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *bil* – основание внутреннего латерального зуба, *cr* – хрящи одонтофора, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *sj* – септированный контакт, *sre* – субрадулярный эпителий, *srm* – субрадулярная мембрана.



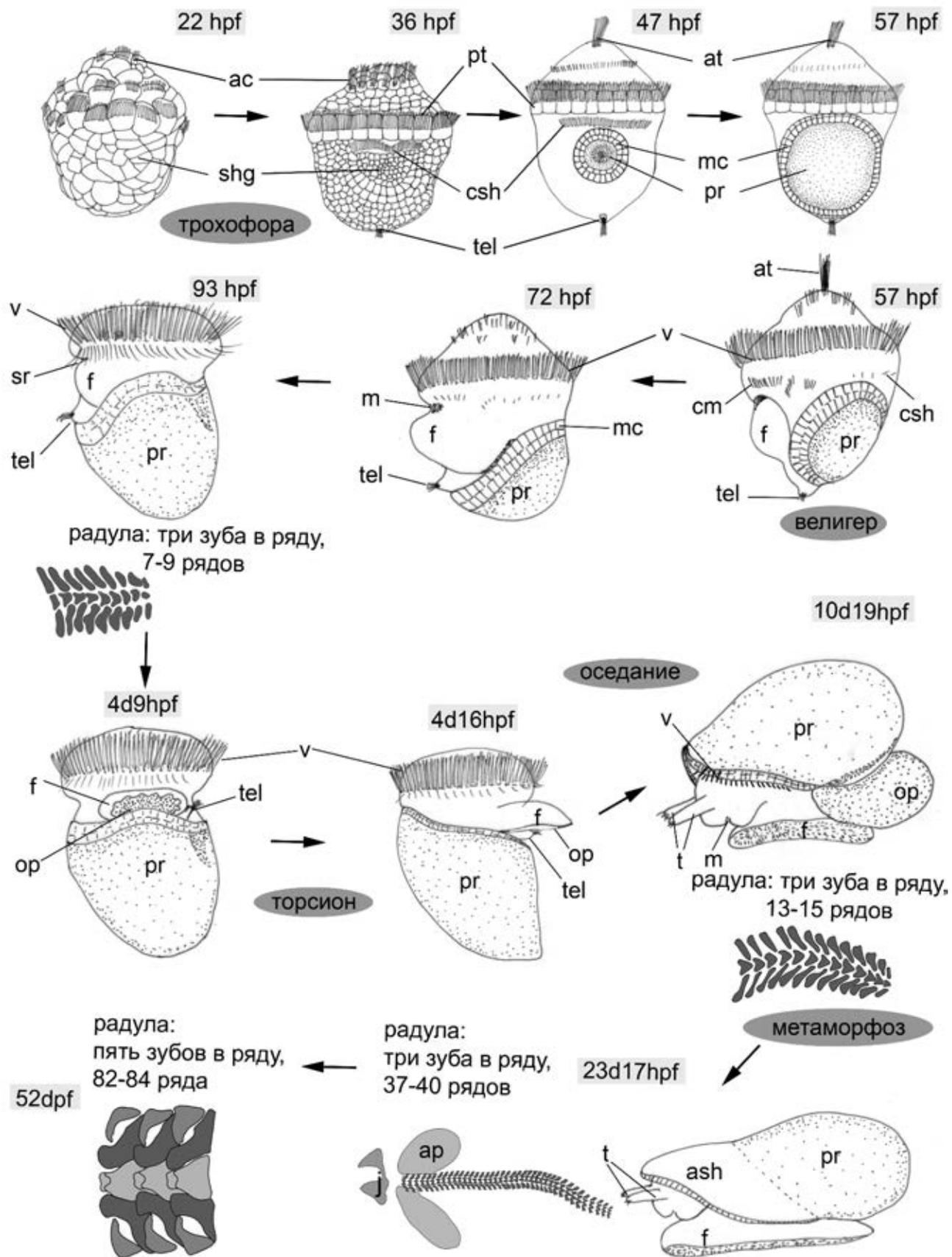
**Рисунок 3.1.25.** Ультратонкое строение эпителия, расположенного между одонто- и мембранобластами в зоне формирования радулы *Testudinalia testudinalis*. **а.** Поперечный срез апикальной части эпителия с шероховатым эндоплазматическим ретикуломом, митохондриями и аппаратом Гольджи. Не созревший зуб состоит из сливающихся пузырьков. **б.** Продольный срез апикальной части эпителия. **в.** Поперечный срез через базальную часть клеток эпителия. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *az* – зона адгезивных контактов, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум.



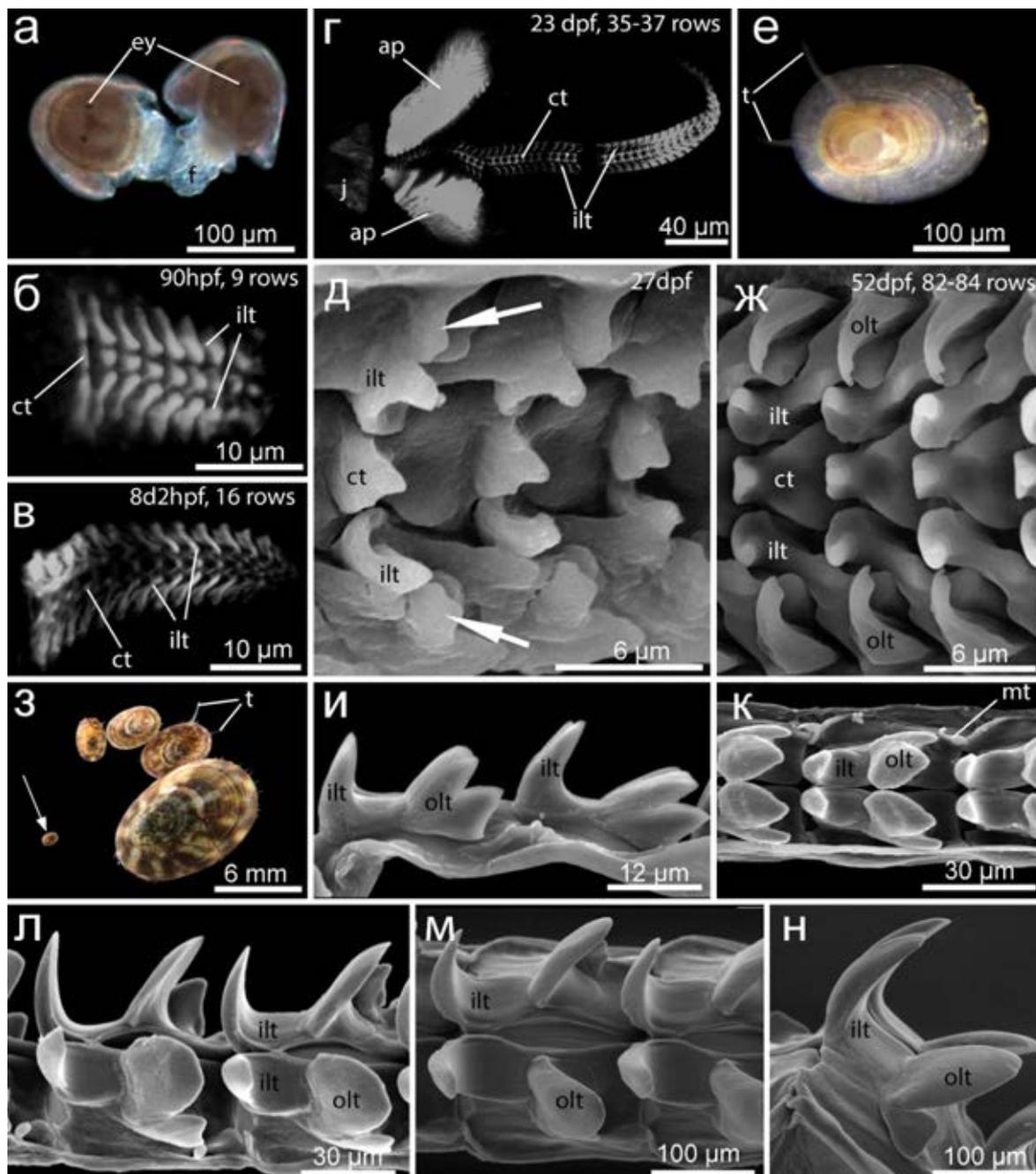
**Рисунок 3.1.26.** Зоны деления клеток в радулярном мешке *Testudinalia testudinalis*. Синий цвет – CalcofluorWhite, зеленый – ядра, окрашенные Propidium Iodide (PI), красный – ядра, окрашенные на anti-phospho(Ser10)-histone3 (H3), КЛСМ. **а.** Зона формирования радулы, общий вид. **б-г.** Участок зоны формирования, (**б**) с ядрами (Propidium Iodide), (**в**) я делющимися ядрами, окрашенными anti-phospho(Ser10)-histone3 и (**г**) фото, совмещающее окраску ядер Propidium Iodide и anti-phospho(Ser10)-histone3. Стрелками обозначены делящиеся ядра. **Обозначения:** *n* – ядро, *rm* – радулярная мембрана.



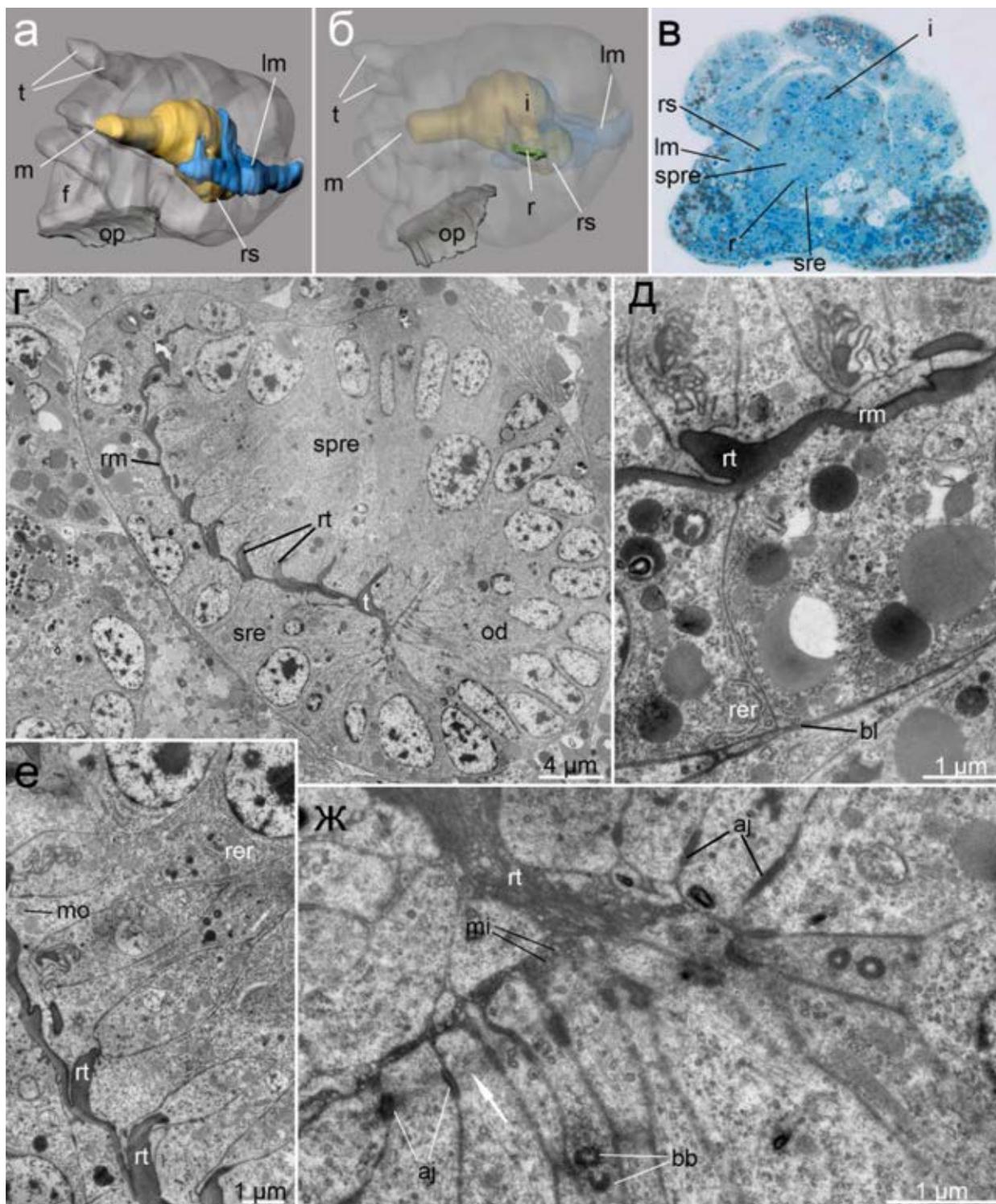
**Рисунок 3.1.27.** Время закладки разных органов в раннем онтогенезе *Testudinalia testudinalis*. **Обозначения:** *dpf* – дни после оплодотворения, *hpf* – часы после оплодотворения.



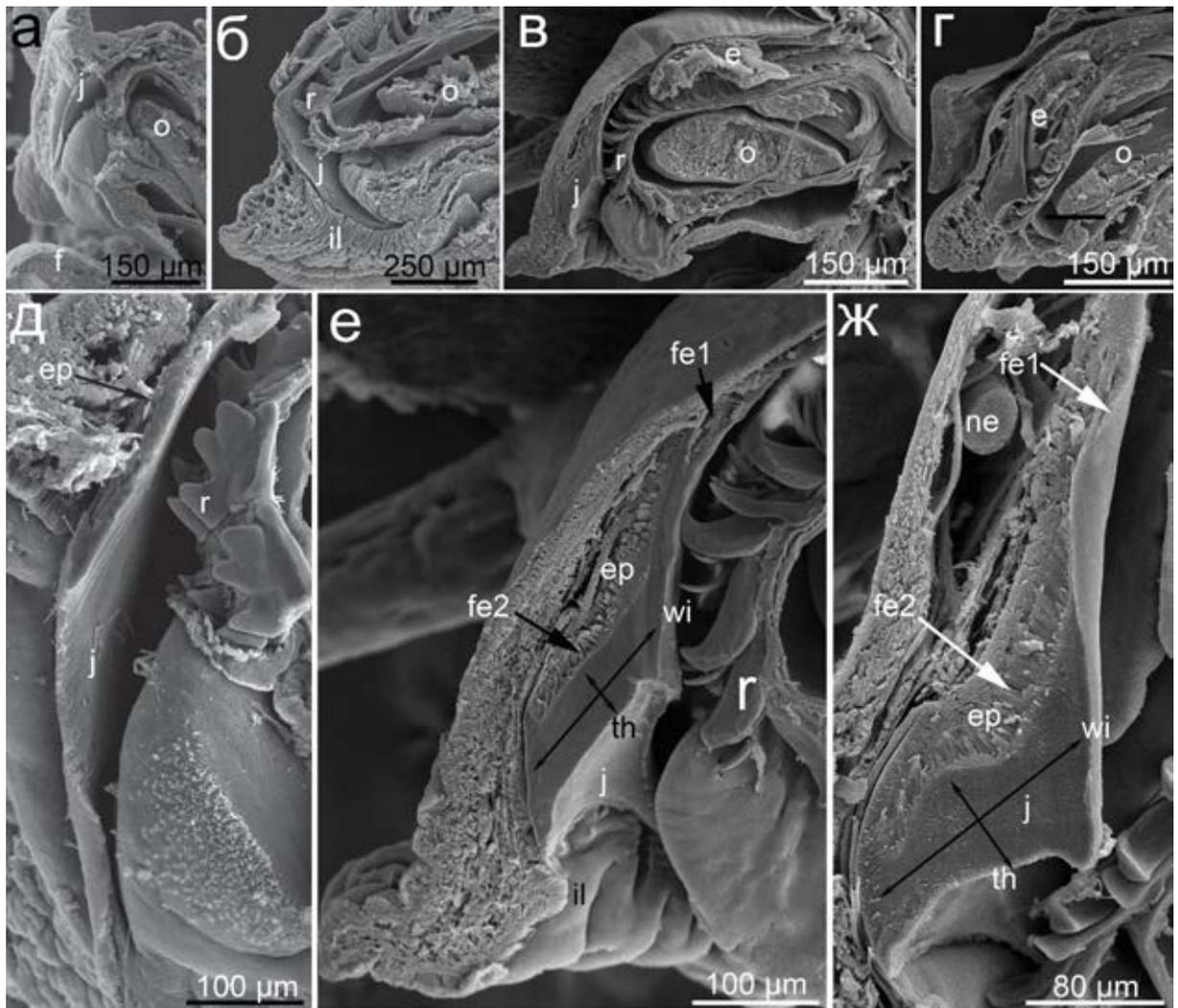
**Рисунок 3.1.28.** Основные этапы развития *Testudinalia testudinalis*. Стадии 22-57 hpf изображены со стороны раковинной железы, все остальные – сбоку. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ash* – взрослая раковина, *f* – нога, *j* – челюсть, *m* – рот, *mc* – клетки мантии, *op* – оперкулум, *pr* – протоконх, *pt* – прототрох, *shg* – раковинная железа, *sr* – субвелярный ряд ресничек, *t* – щупальца, *tel* – телотрох, *v* – велум.



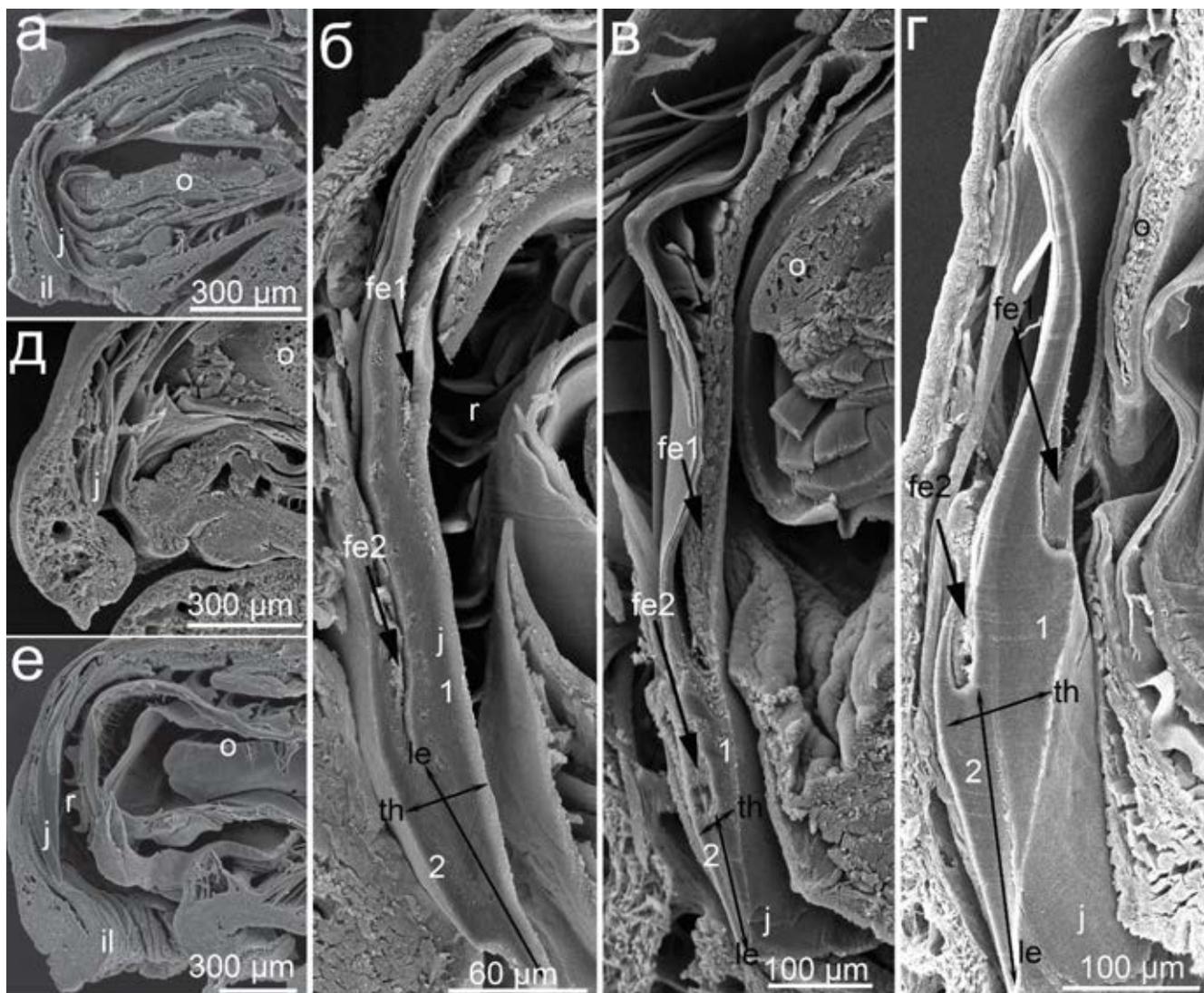
**Рисунок 3.1.29.** Радула велигера, осевшей ювенили и взрослой особи *Testudinalia testudinalis*. **а.** Общий вид велигера на стадии 90–100 часов после оплодотворения, световая микроскопия. **б-г.** Радулы на разных стадиях развития, окраска CalcofluorWhite, КЛСМ. **д, ж, и-н** – СЭМ **б.** Радула преторсионного велигера на стадии 90 часов после оплодотворения. **в.** Радула постторсионного велигера на стадии 8 дней 2 часов после оплодотворения. **г.** Буккальный комплекс осевшей ювенили на стадии 23 дней после оплодотворения, состоящий из радулы с хорошо развитыми круловидными придатками мембраны и челюстями. **д.** Радула осевшей ювенили на стадии 27 дней после оплодотворения, состоит из трех хорошо развитых зубов и зачатка пары латеральных (стрелки). **е.** Общий вид осевшей ювенили 52 дня после оплодотворения. **ж.** Радула ювенильной особи. **з.** Общий вид раковин изученных ювенильных особей (обозначено стрелкой) и взрослых особей. **и.** Вид сбоку на радулу самой маленькой ювенили (длина раковины около 2 мм). **к-н.** Ювенильная радула, СЭМ. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ct* – центральный зуб, *ey*– eye, *f* – нога, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *j* – челюсть, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *olt* – внешний латеральный зуб, *rs* – радулярный мешок, *t* – щупальца.



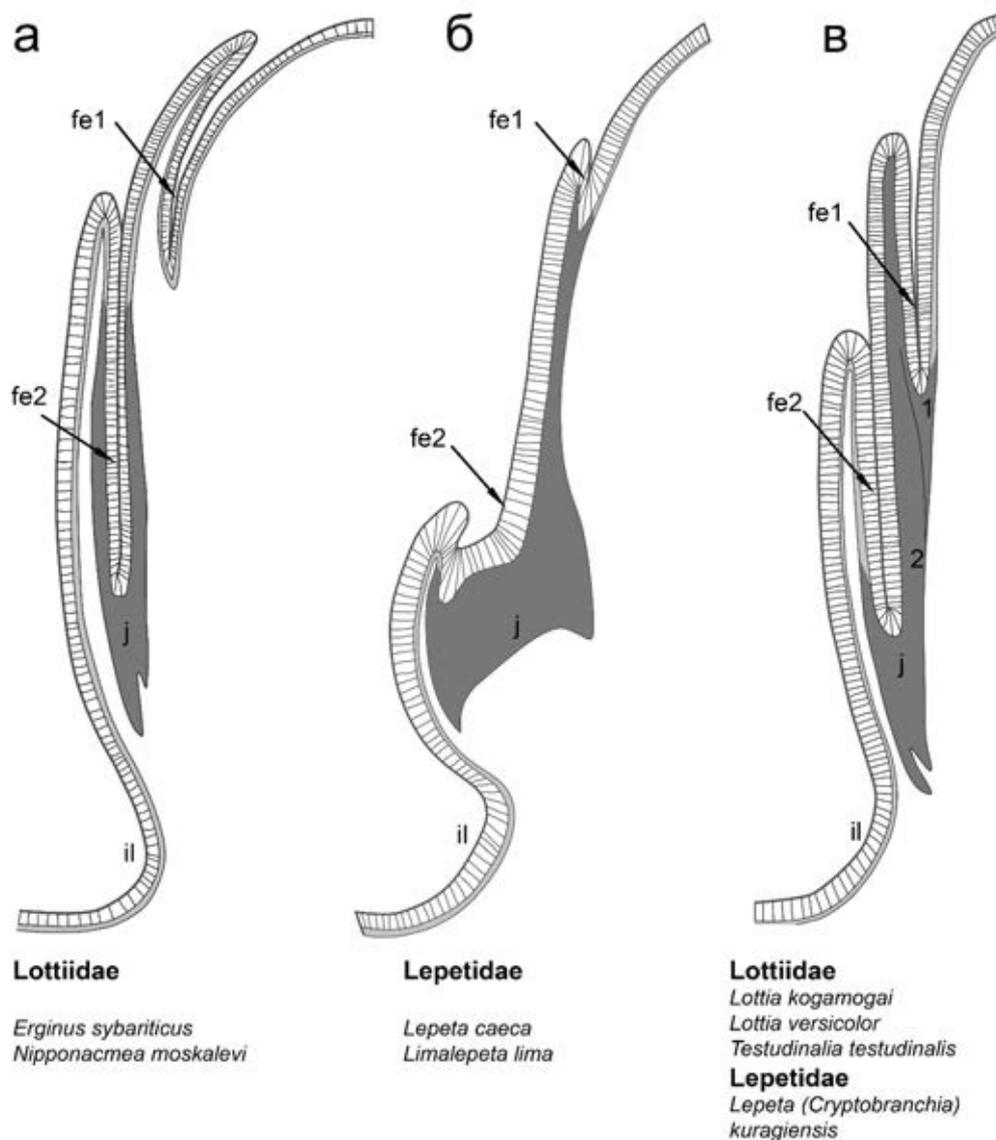
**Рисунок 3.1.30.** Формирование радулы ювенильной особи *Testudinalia testudinalis* на стадии 150 часов после оплодотворения. **а-б.** Трёхмерная модель, реконструированная по серии полутонких срезов. Реконструированы общий контур, пищеварительная система (желтым), ларвальные мышцы (голубой), оперкулум (серый). **в.** Поперечный полутонкий срез через радулярный мешок. **г-д.** Ультратонкое строение радулярного мешка, трансмиссионная электронная микроскопия. **г.** Продольный срез через радулярный мешок. **д-е.** Субрадулярный и супрадулярный эпителий. **ж.** Ультратонкое строение одонтобластов. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *f* – нога, *i* – кишка, *lm* – ларвальные мышцы, *m* – рот, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *od* – одонтобласт, *op* – оперкулум, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *t* – щупальца.



**Рисунок 3.1.31.** Общая морфология буккальной полости разных видов пателлогастропод, продольный срез через голову. СЭМ фото. **а, д.** *Erginus sybariticus*, **б.** *Nipponacmea moskalevi*, **в, е.** *Lepeta caeca*, **г, ж.** *Limalepeta lima*. Стрелками с наконечниками с двух сторон обозначены ширина и толщина челюсти. **Обозначения:** *ep* – эпителий буккальной полости, *fe* – складка буккального эпителия, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *r* – радула, *th* – толщина фронтального края челюсти, *wi* – ширина фронтального края челюсти.

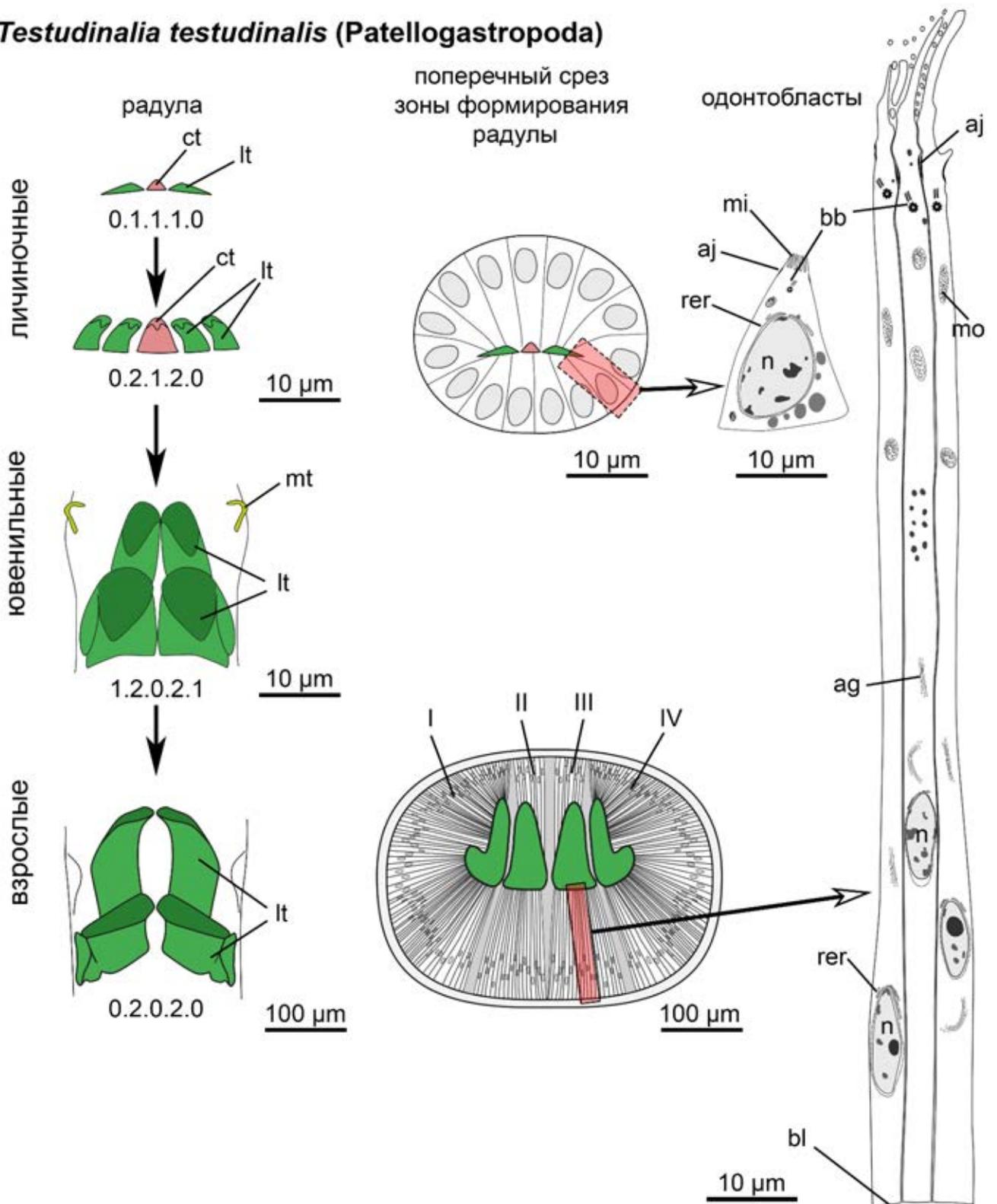


**Рисунок 3.1.32.** Общая морфология буккальной полости разных видов пателлогастропод, продольный срез через голову. СЭМ фото. **а, б.** *Lepeta (Cryptobranchia) kuragiensis*; **д, в.** *Lottia kogamogai*; **е, г.** *Lottia versicolor*. Двуслойная челюсть у всех видов располагается напротив радулы. **Обозначения:** 1 – первый слой челюсти, 2 – второй слой челюсти, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *le* – длина фронтального края челюсти, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *r* – радула, *th* – толщина фронтального края челюсти.



**Рисунок 3.1.33.** Схемы продольных срезов челюстей пателлогастропод. Три типа переднего края челюсти. **а.** Челюсть образована одной складкой гнатоэпителия, фронтальный край развит слабо. Характерно для *Erginus sybariticus* и *Nipponacmea moskalevi*. **б.** Челюсть образована двумя складками гнатоэпителия, фронтальный край лопатообразный развит хорошо, характерна для *Lepeta caeca* и *Limalepeta lima*. **в.** Челюсть образована двумя складками гнатоэпителия, челюсть хорошо развита, состоит из двух слоев, характерна для *Lottia kogamogai*, *Lottia versicolor*, *Testudinalia testudinalis* и *Lepeta (Cryptobranchia) kuragiensis*. **Обозначения:** 1 – первый слой челюсти, 2 – второй слой челюсти, **fe** – складка буккального эпителия, **il** – внутренние губы, **j** – челюсть.

## *Testudinalia testudinalis* (Patellogastropoda)



**Рисунок 3.1.34.** Изменение радулы и зоны формирования в онтогенезе *Testudinalia testudinalis*.  
**Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, I-IV – группы одонтобластов.

ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.2: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ  
ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА VETIGASTROPODA

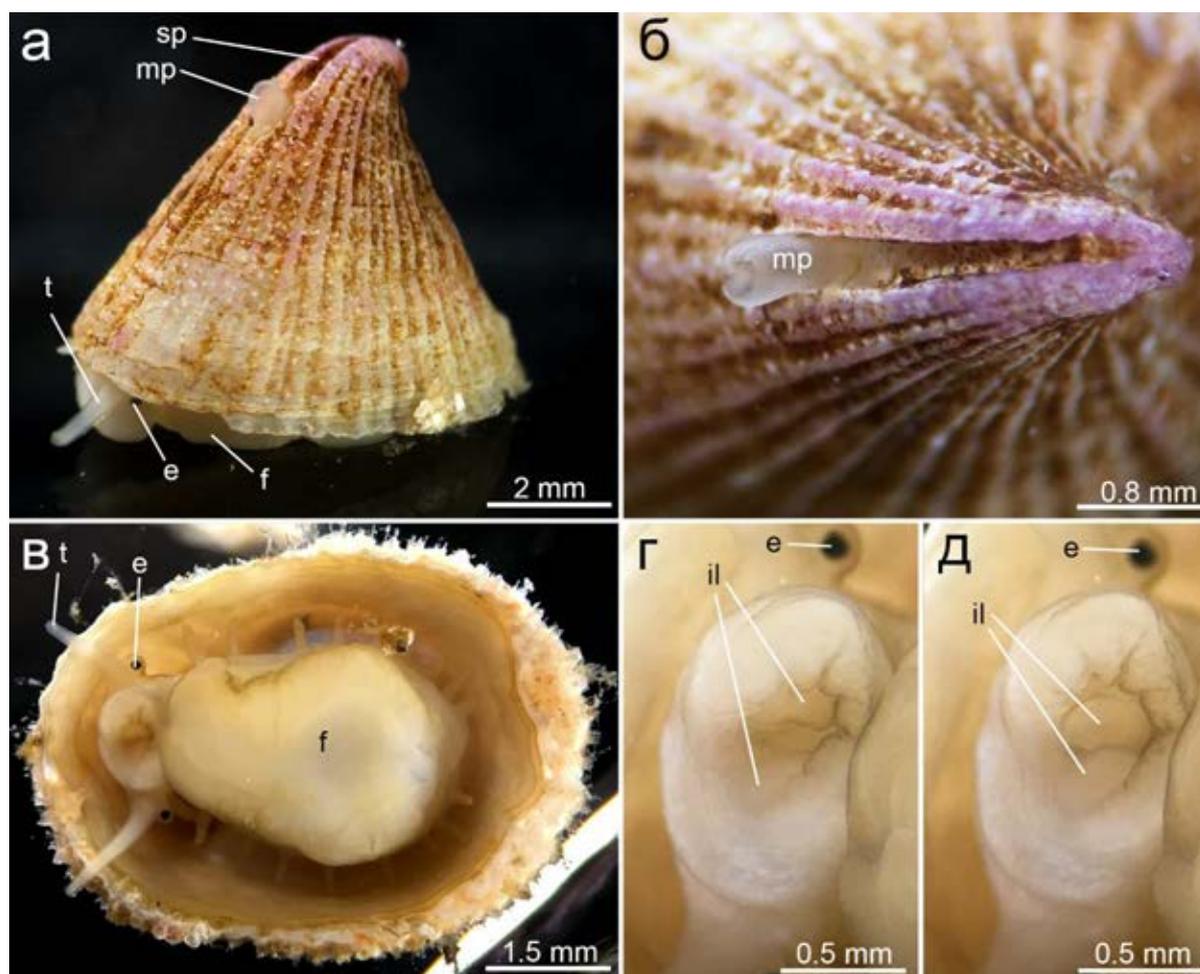


Рисунок 3.2.1. Внешний вид *Puncturella poachina*. а. Вид сбоку. б. Вид сверху на верхушку раковины. в. Вид снизу. г-д. Вид снизу на морду, внутренние губы открыты (г) и закрыты (д). **Обозначения:** *e* – eye, *f* – нога, *il* – внутренние губы, *m* – рот, *mp* – спинное отверстие мантийной полости, *sp* – апикальное отверстие раковины, *t* – щупальца.

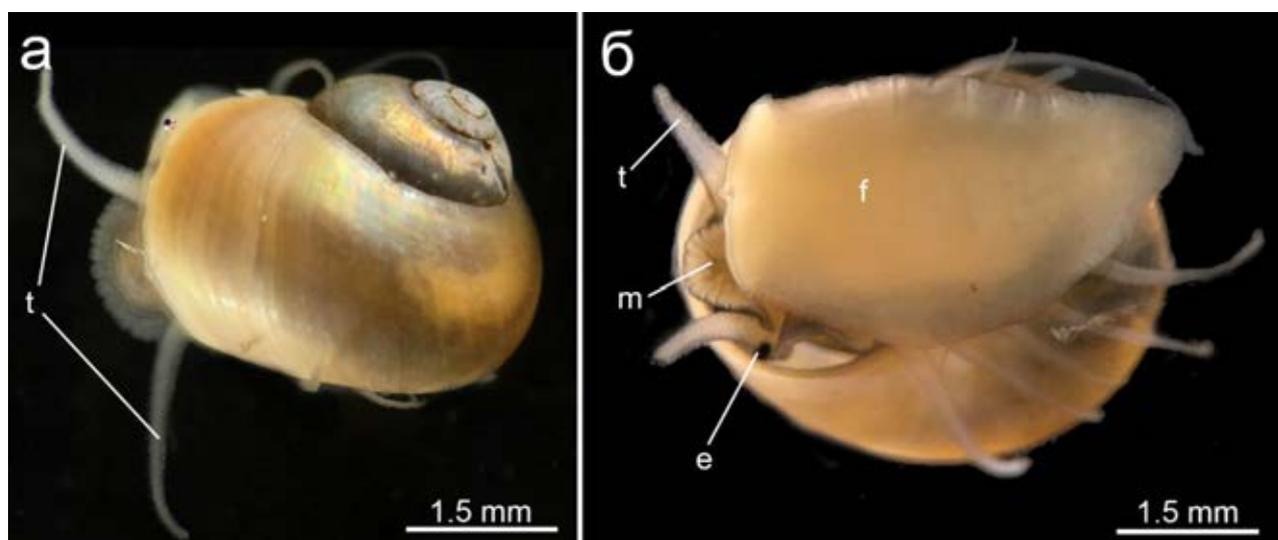
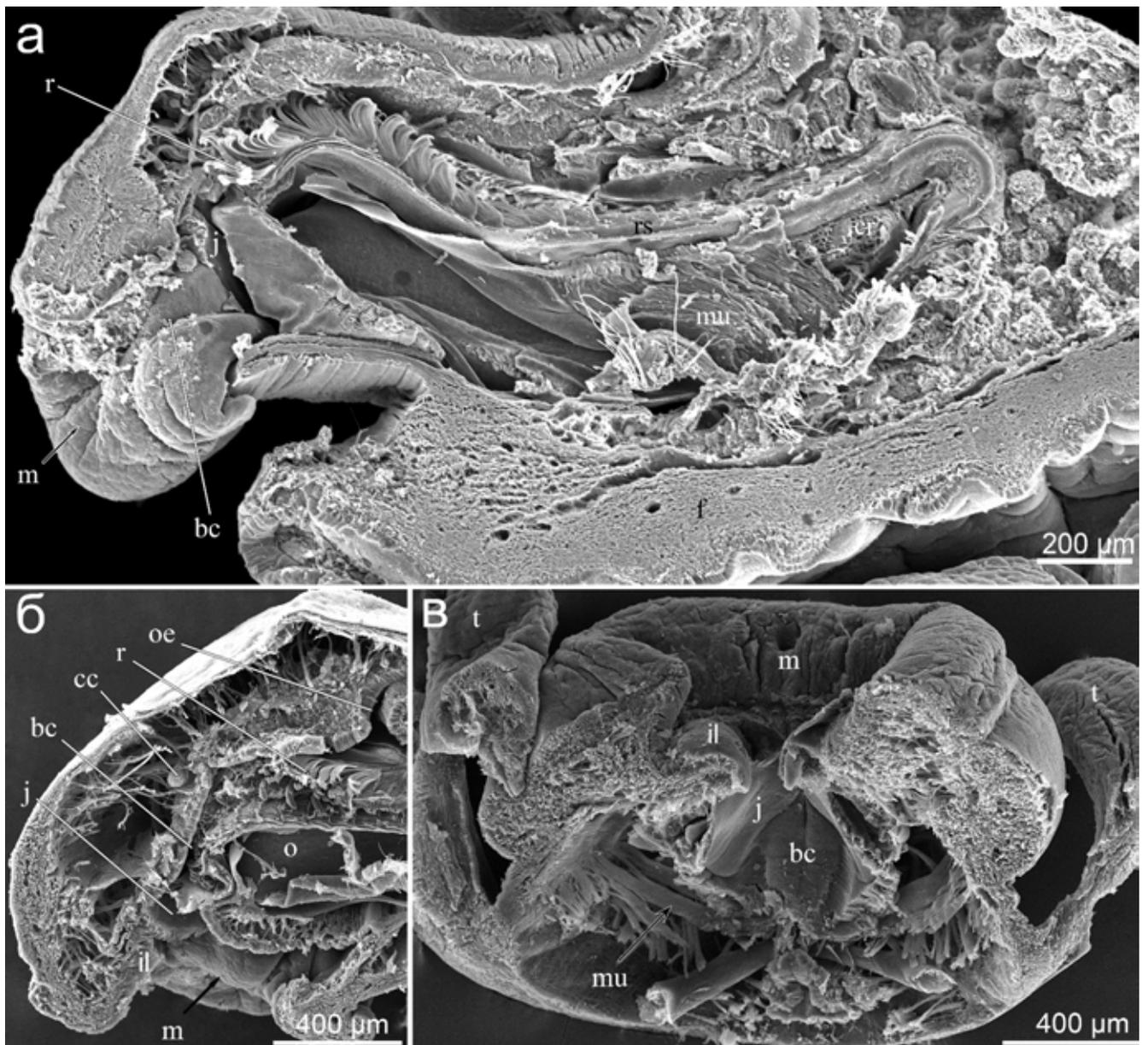
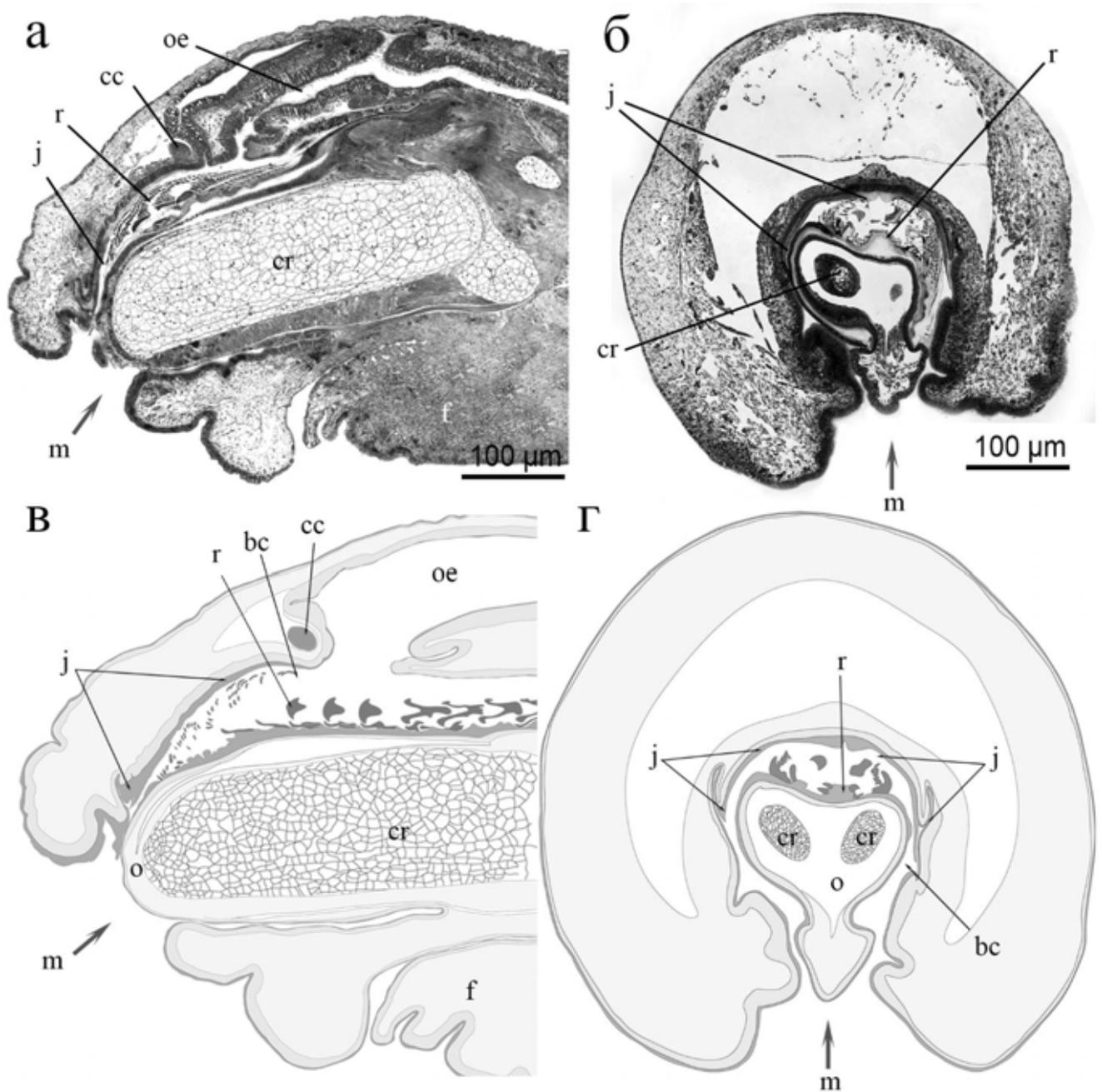


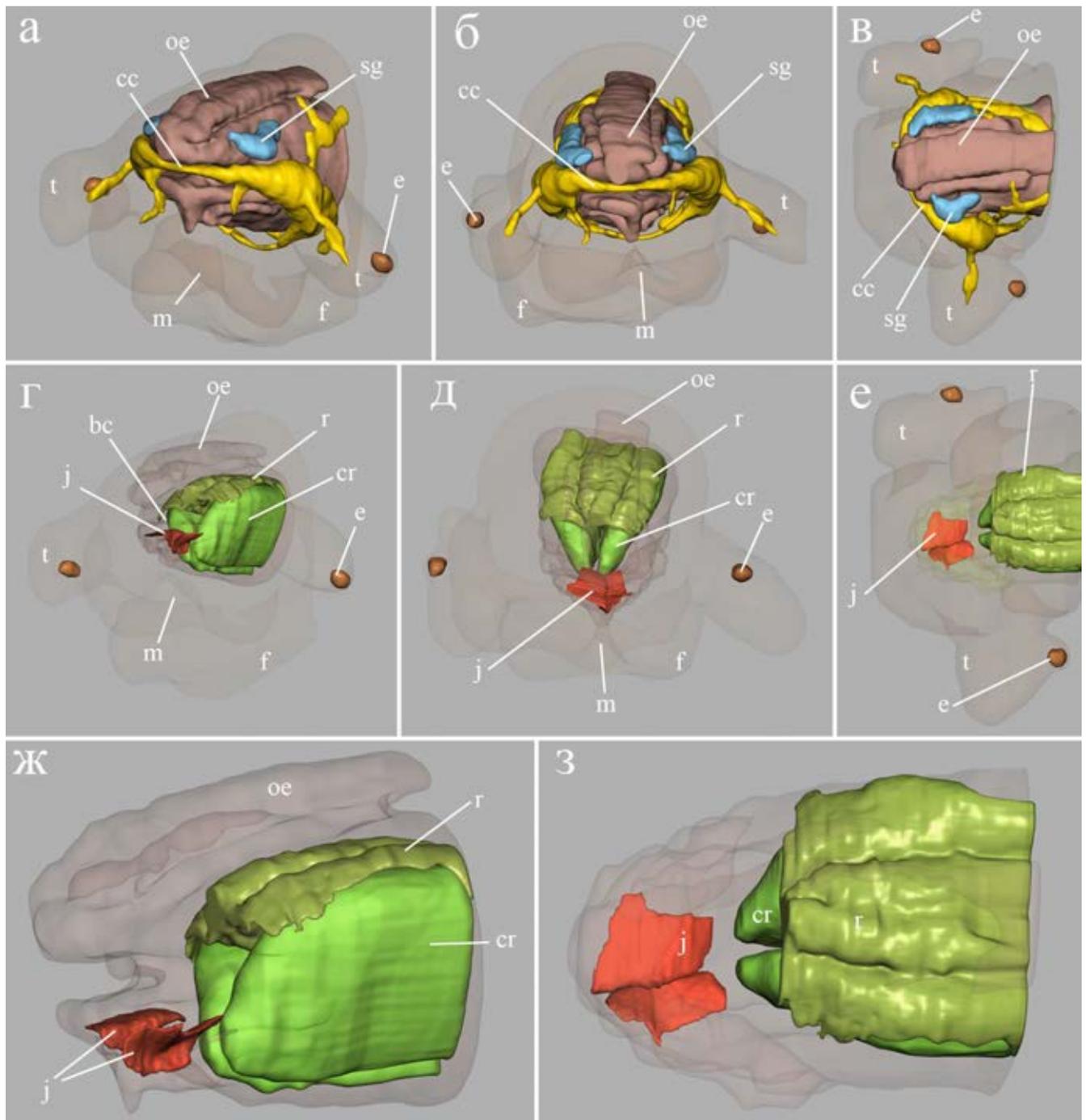
Рисунок 3.2.2. Внешний вид *Margarites helycinus*. а. Вид сверху. б. Вид снизу.



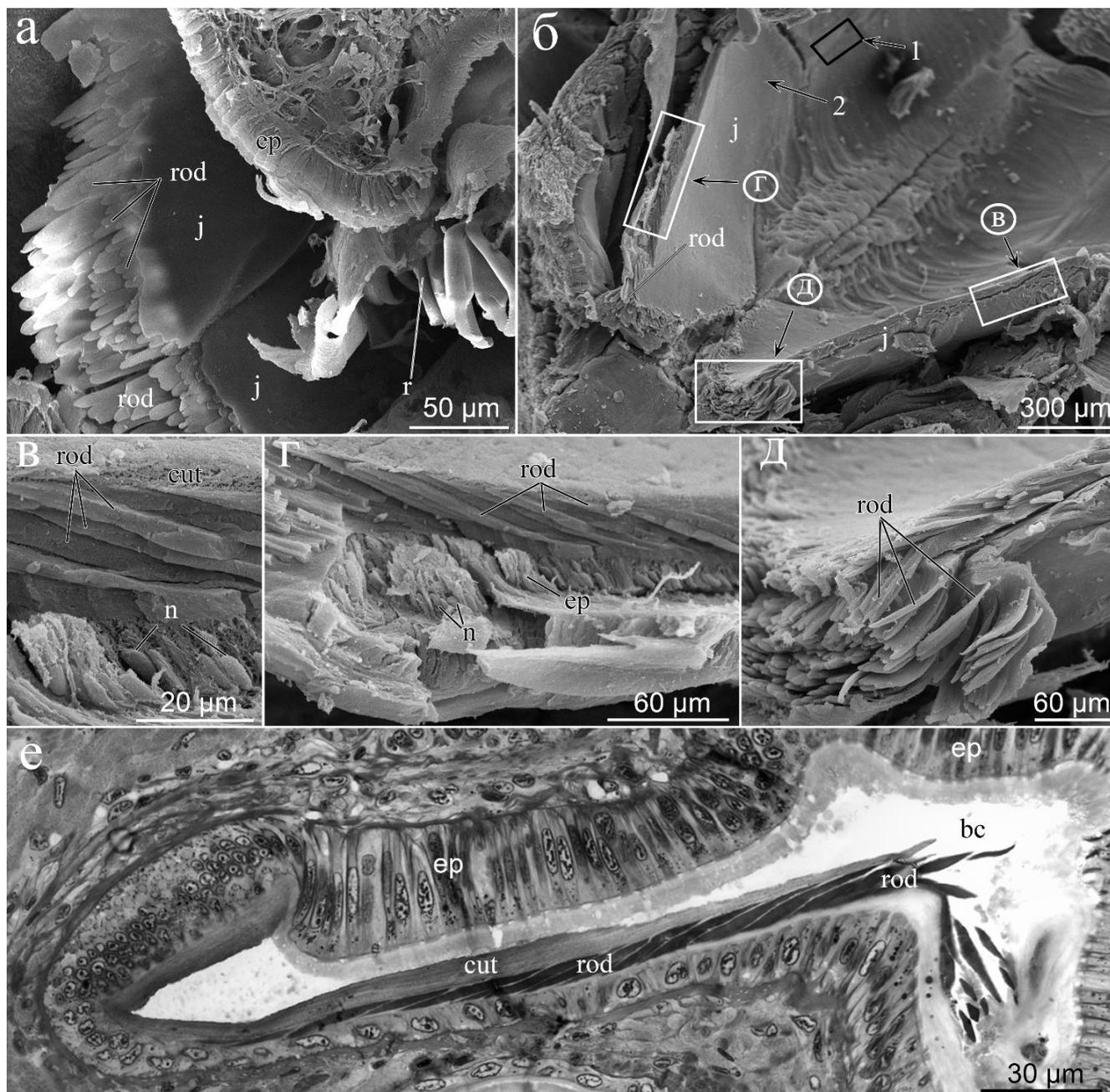
**Рисунок 3.2.3.** Общая морфология буккального комплекса *Puncturella noachina*, СЭМ. **а.** Продольный срез через тело, радулярный мешок располагается в висцеральной массе. **б.** Продольный срез через буккальную полость. **в.** Вид сверху на голову, часть тканей (нога, радула) удалены. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cc* – церебральная комиссура, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *m* – рот, *mu* – мышцы, *oe* – пищевод, *rs* – радулярный мешок, *t* – щупальца.



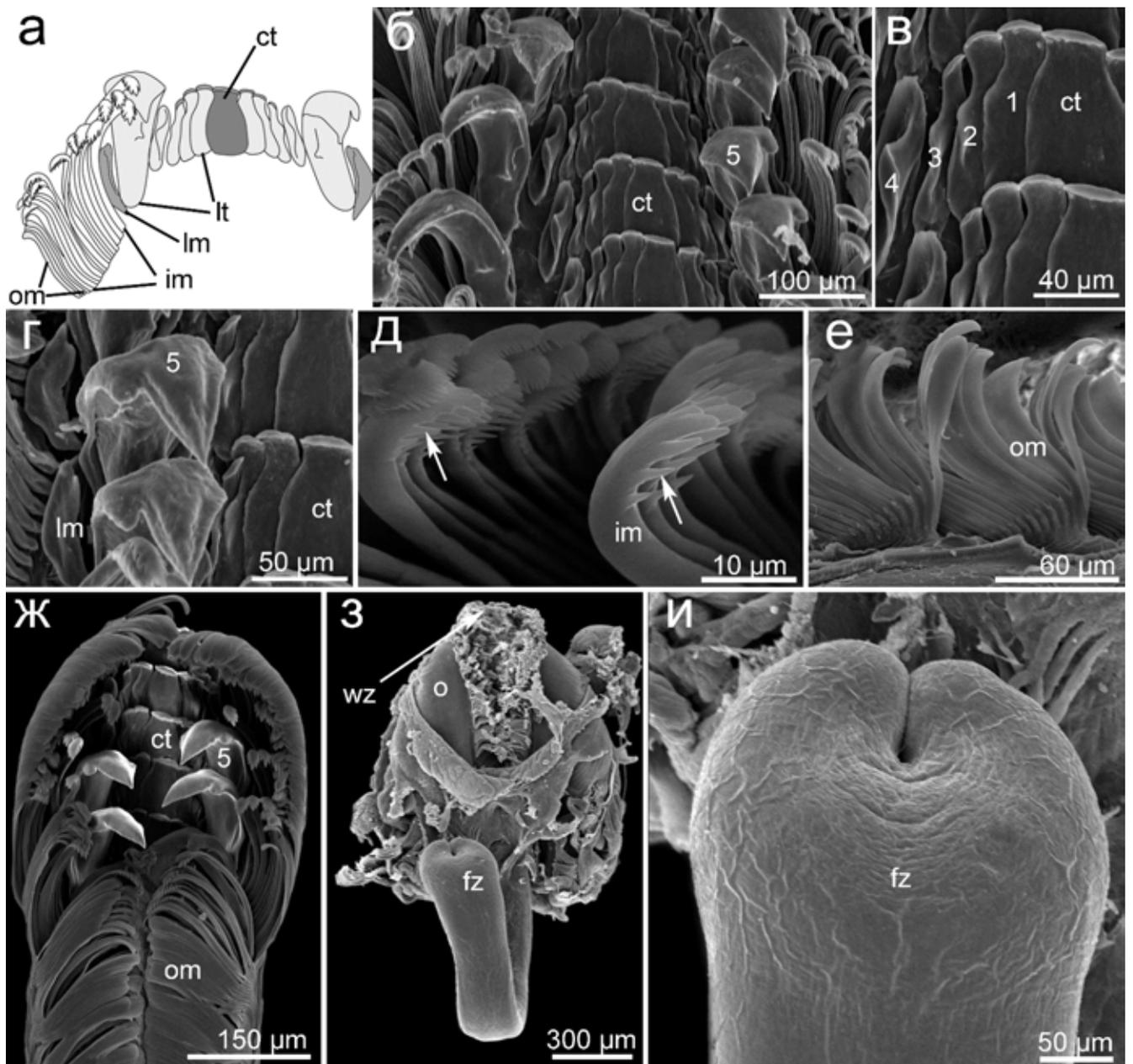
**Рисунок 3.2.4.** Общая морфология буккального комплекса *Puncturella noachina*. **а.** Продольный полутонкий срез через буккальную полость, световая микроскопия. **б.** Полутонкий поперечный срез через буккальную полость. **в.** Схема продольного среза. **г.** Схема поперечного среза через буккальную полость. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cc* – церебральная комиссура, *cr* – хрящи одонтофора, *f* – нога, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *m* – рот, *o* – одонтофор, *oe* – пищевод, *r* – радула.



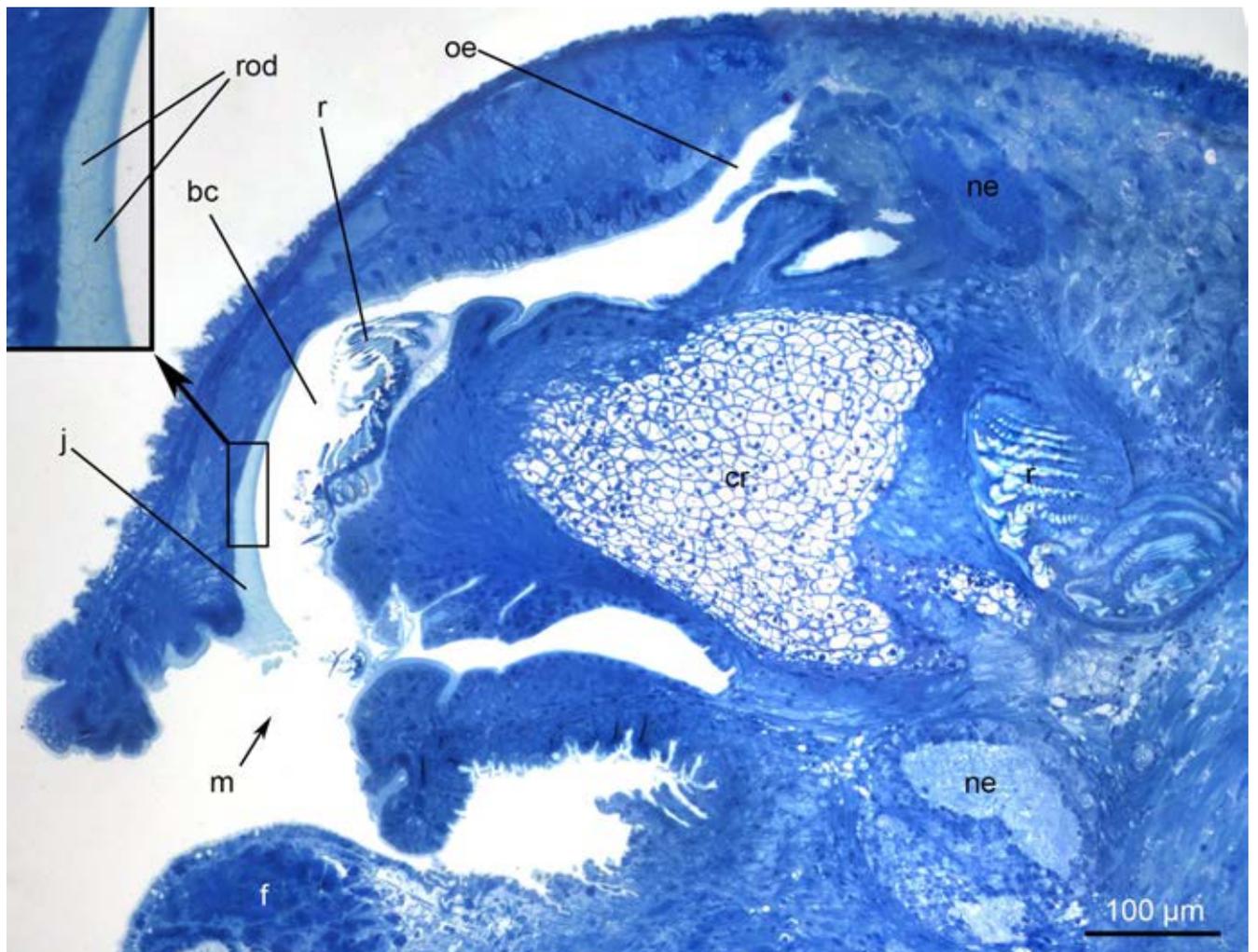
**Рисунок 3.2.5.** Трехмерная модель буккального комплекса *Puncturella noachina*, построенная по серии полутонких срезов. **а-в.** Покровы тела полупрозрачные, стенка передней кишки непрозрачная коричневого цвета. Вид с боку (**а**), фронтально (**б**) и сверху (**в**) на голову. **г-е.** Стенка передней кишки полупрозрачная, челюсти – красные, радула и хрящи одонтофора – зеленые. Те же ракурсы, что и на рисунках а-в. **ж-з.** буккальный комплекс без покровов тела. Вид сбоку (**ж**) и сверху (**з**). **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cc* – церебральная комиссура, *cr* – хрящи одонтофора, *e* – eye, *f* – нога, *j* – челюсть, *m* – рот, *oe* – пищевод, *r* – радула, *sg* – слюнные железы, *t* – щупальца.



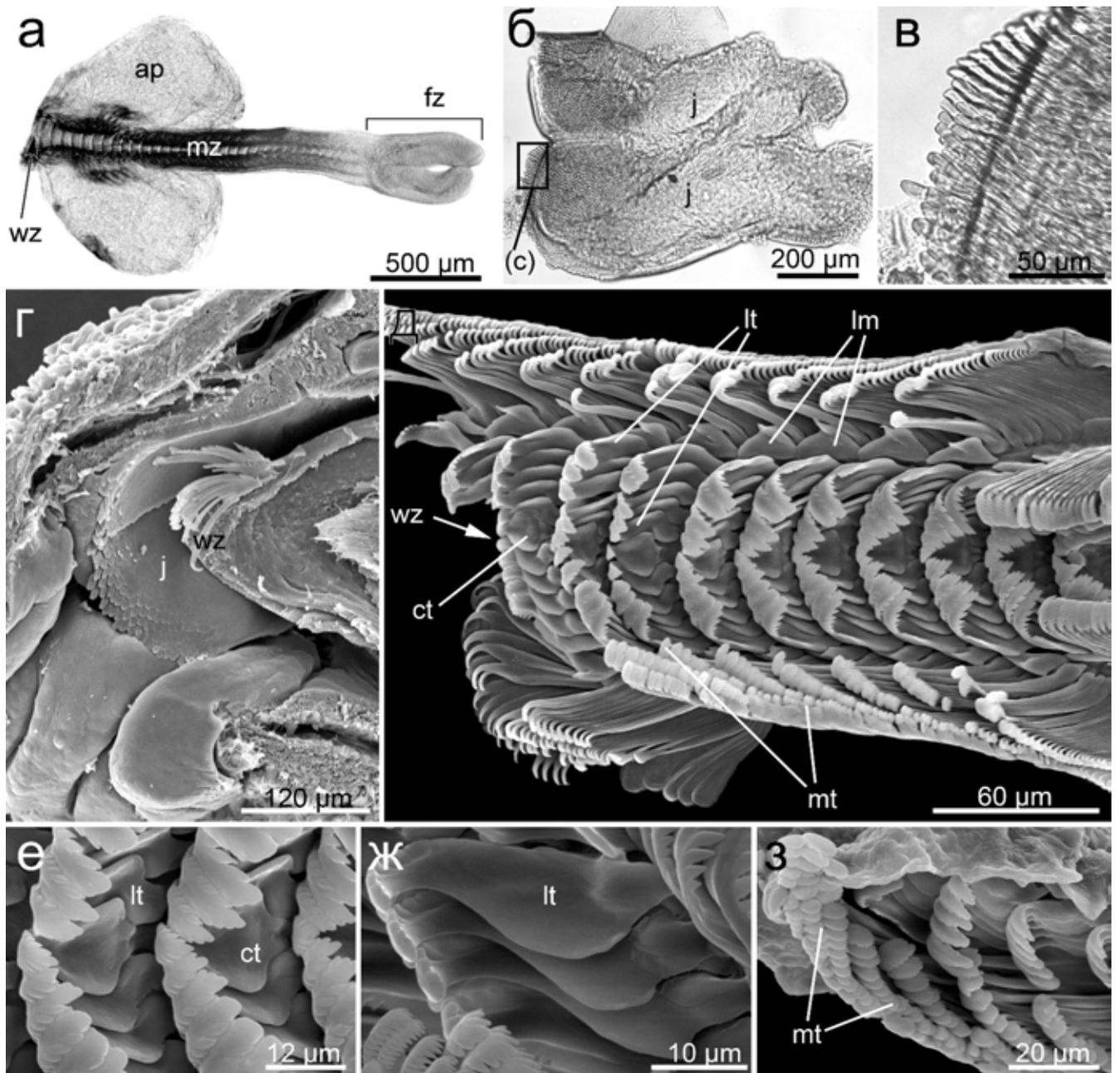
**Рисунок 3.2.6.** Строение челюсти *Puncturella noachina*, СЭМ (а-д) и световая микроскопия (е). **а.** Вид сверху на рабочий край челюсти. **б.** Общий вид челюстных пластинок, квадратами отмечены места, в которых были сделаны микрофотографии на большем увеличении (в-д). **е.** Поперечный полутонкий срез через челюсть. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cut* – кутикула, *ep* – эпителий буккальной полости, *j* – челюсть, *rod* – родлеты.



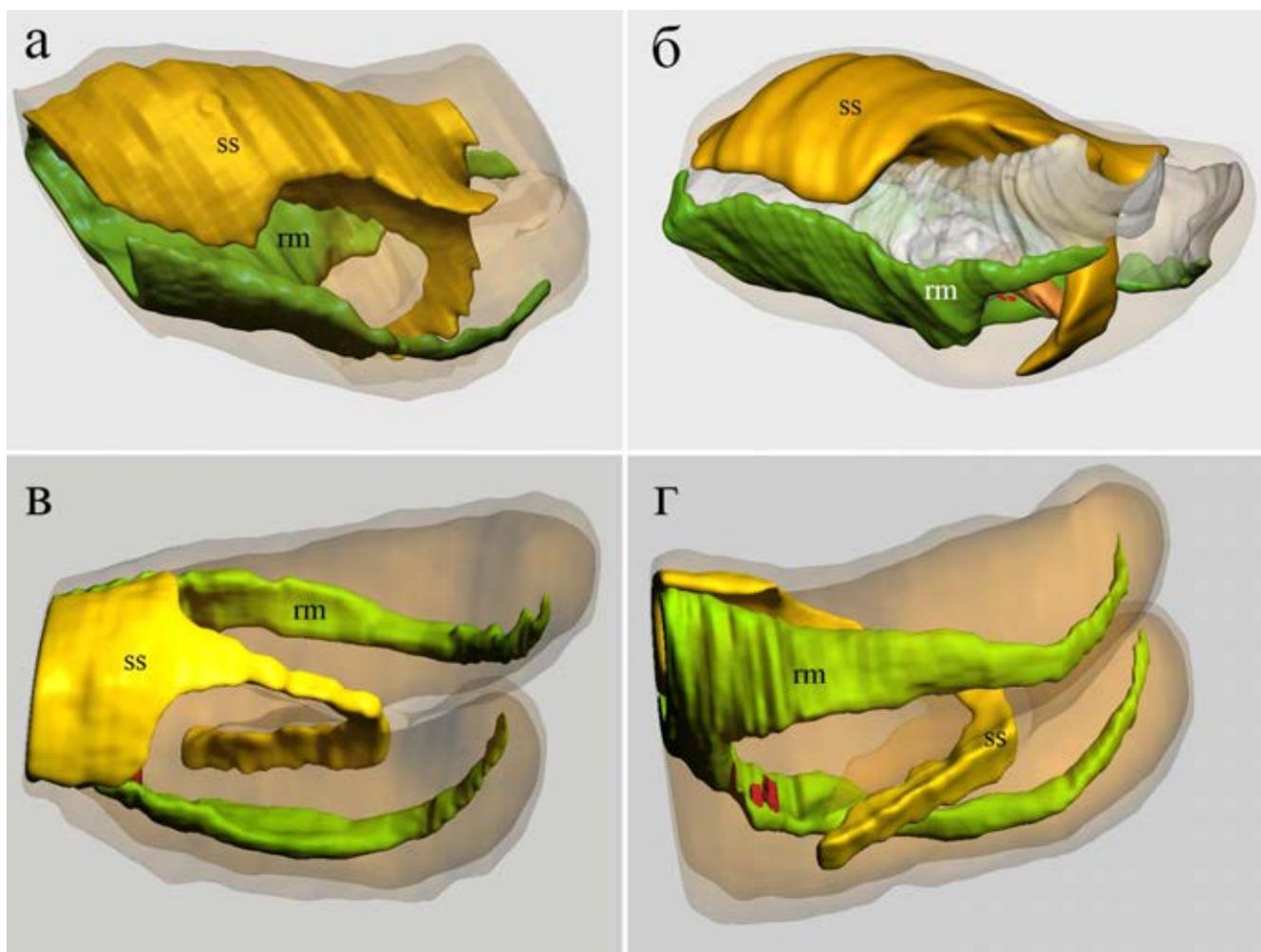
**Рисунок 3.2.7.** Морфология радулы *Puncturella noachina*, СЭМ. **а.** Схема половины поперечного ряда радулы. **б.** Общий вид радулы. **в.** Центральное поле радулы, цифрами 1-5 обозначены латеральные зубы. **г.** Общий вид пятого латерального зуба. **д.** Внутренние маргинальные зубы, вид сбоку. **е.** Внешние маргинальные зубы, вид сбоку. **ж.** Вид сверху на радулу в том положении, в котором зубы располагаются в радулярном мешке. **з.** Общий вид радулярного мешка, мягкие ткани не удалены. **и.** Слепой конец радулярного мешка (зона формирования зубов) на большем увеличении. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренниие маргинальные зубы, *lm* – латеро-маргинальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *o* – одонтофор, *om* – внешние маргинальные зубы, *wz* – рабочий край радулы.



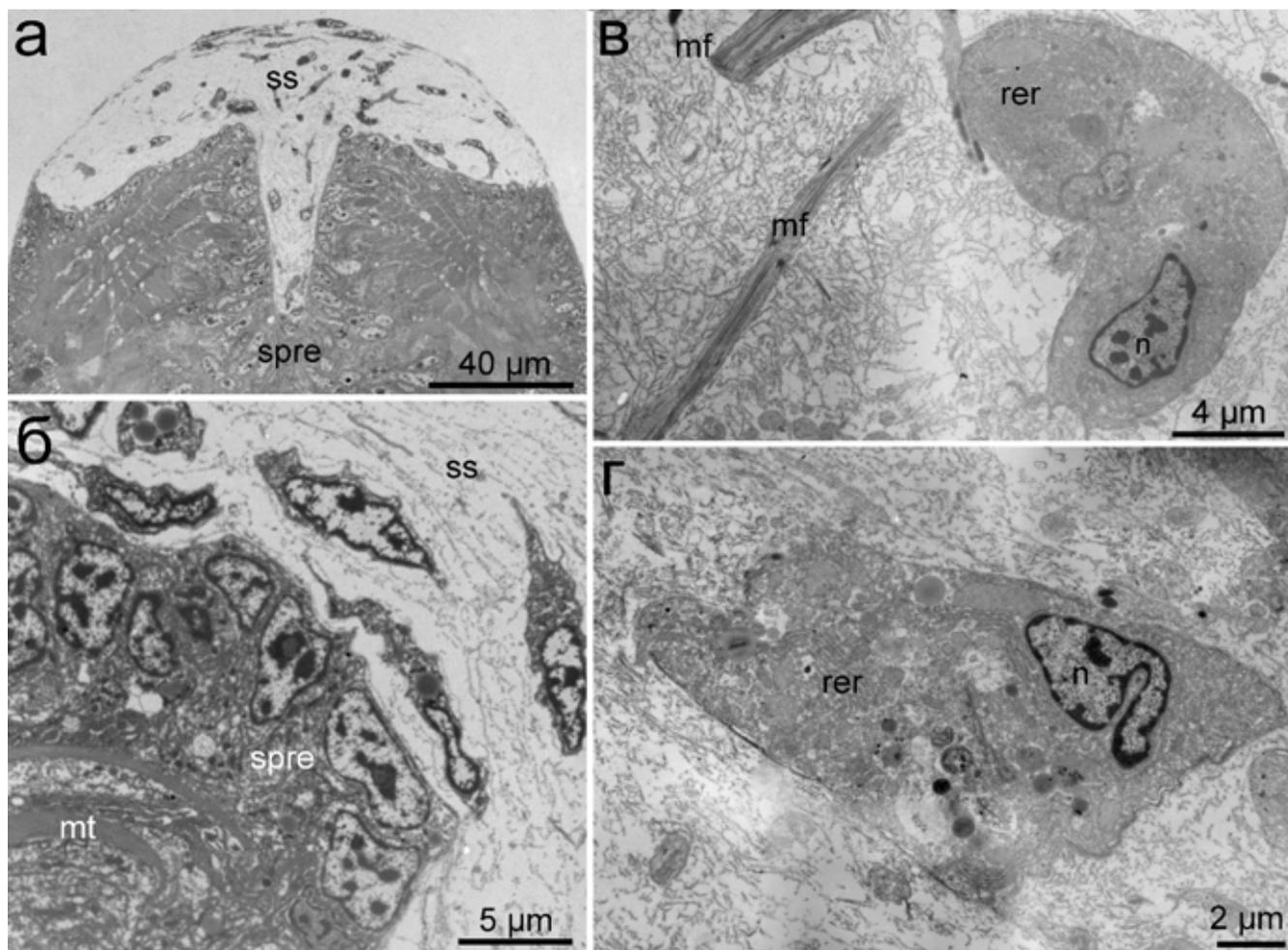
**Рисунок 3.2.8.** Продольный полутонкий срез через буккальный комплекс *Margarites helicinus*, световая микроскопия. Вставка – увеличенный участок челюстной пластинки, в которой можно выделить внешний гомогенный слой и внутренний, состоящий из родлет. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cr* – хрящи одонтофора, *m* – рот, *ne* – нервная система, *oe* – пищевод, *r* – радула.



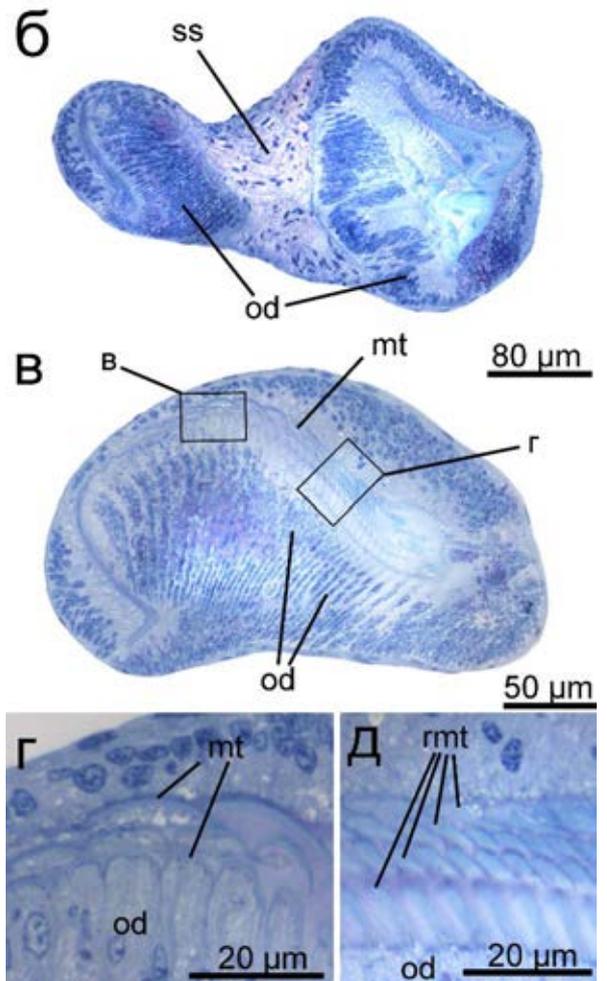
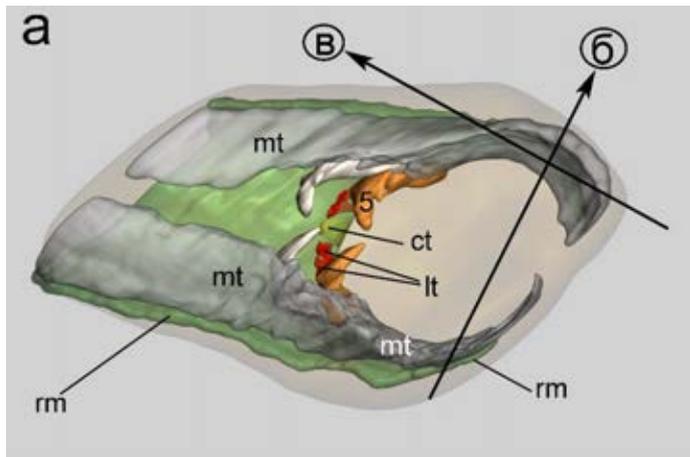
**Рисунок 3.2.9.** Общая морфология радулы и челюстей половозрелых особей *Margarites helycinus*. **а.** Общий вид радулярного мешка, вид сверху, световая микроскопия. **б-в.** Общий вид челюстей (**б**) и увеличенный передний край (**в**) с тонкими родлетами, световая микроскопия. **г.** Внешний вид глоточного вооружения, продольный срез через головной конец, СЭМ. **д-з.** Общая морфология радулы, СЭМ. **д.** общий вид радулы на рабочем крае, (**е**) центральное поле, (**ж**) основания латеральных зубов, (**з**) маргинальные зубы. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *j* – челюсть, *lm* – латеро-маргинальная пластинка, *mt* – маргинальный зуб, *mz* – зона зрелых зубов радулы, *wz* – рабочий край радулы.



**Рисунок 3.2.10.** Трехмерная модель зоны формирования радулы *Puncturella noachina* (а-б) и *Margarites helycinus* (в-г). а. Вид сбоку, контур покровов радулярного мешка полупрозрачный. б. Вид зоны формирования с терминального конца радулярного мешка, разворот  $\frac{3}{4}$ . в. Вид сверху. г. Вид снизу. **Обозначения:** *rm* – радулярная мембрана, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.

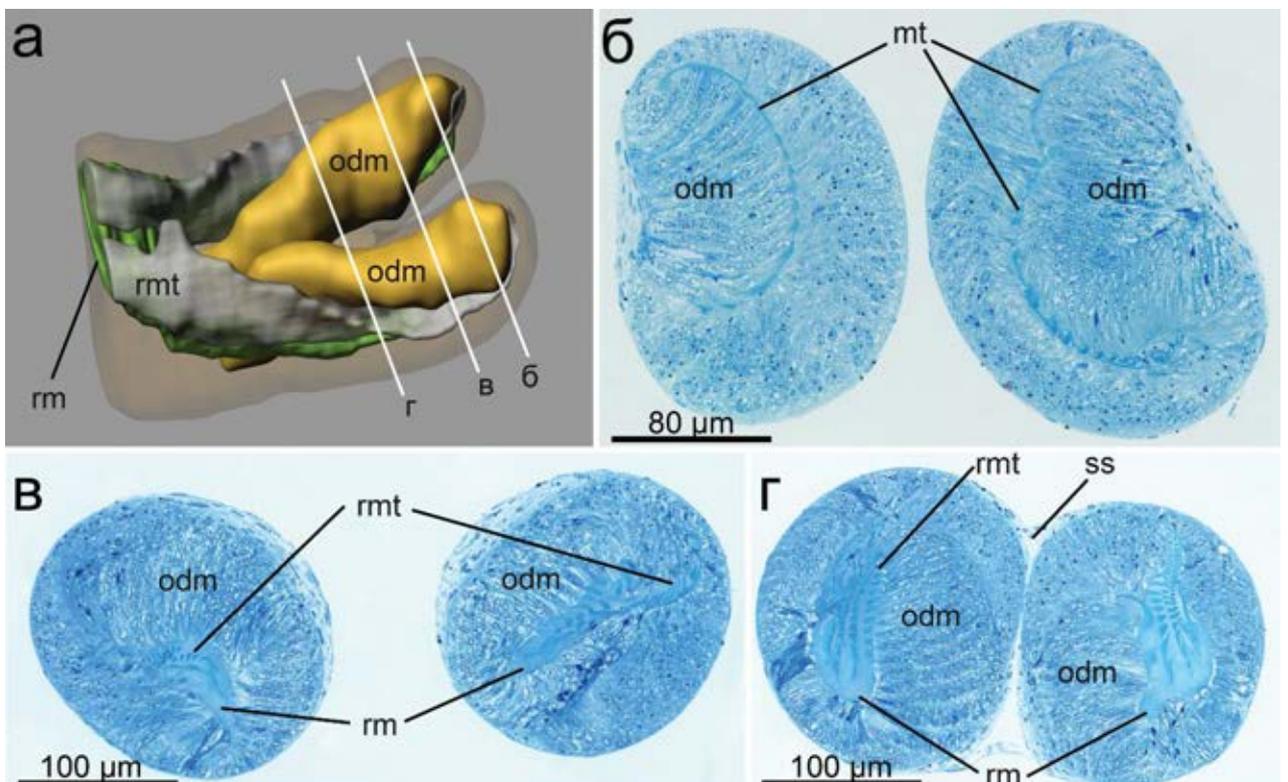


**Рисунок 3.2.11.** Ультратонкое строение поддерживающей (опорной) структуры радулярного мешка *Puncturella noachina* (**в-г**) и *Margarites helacinus* (**а-б**). Поперечные срезы, ТЭМ. **а.** Общий вид. **б.** Увеличенный участок с супрадулярным эпителием и одиночными клетками. **в-г.** Строение поддерживающей структуры, клетки на большем увеличении. **Обозначения:** *mf* – миофиламенты, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *spre* – супрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.

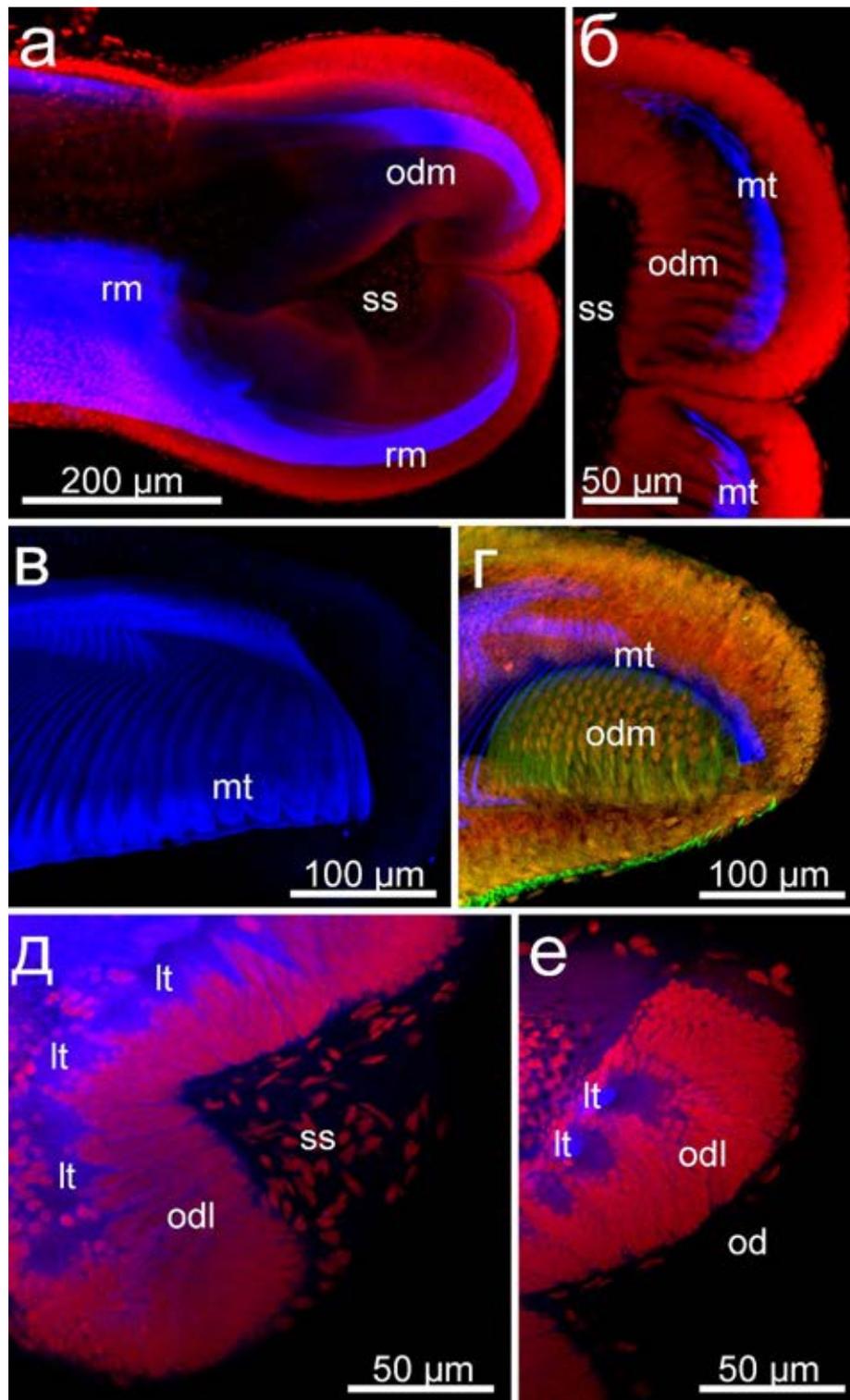


**Рисунок 3.2.12.** Морфология зоны формирования маргинальных зубов радулы *Puncturella noachina*. **а.** Трехмерная модель зоны формирования, вид сверху. Стрелками обозначены соответствующие срезы. **б.** Косой срез через оба «рога» и поддерживающую структуру. **в.** Срез через одонтобласты и формирующийся ряд маргинальных зубов. Квадратом обозначены соответствующие фотографии формирующихся зубов на большем увеличении (г-д).

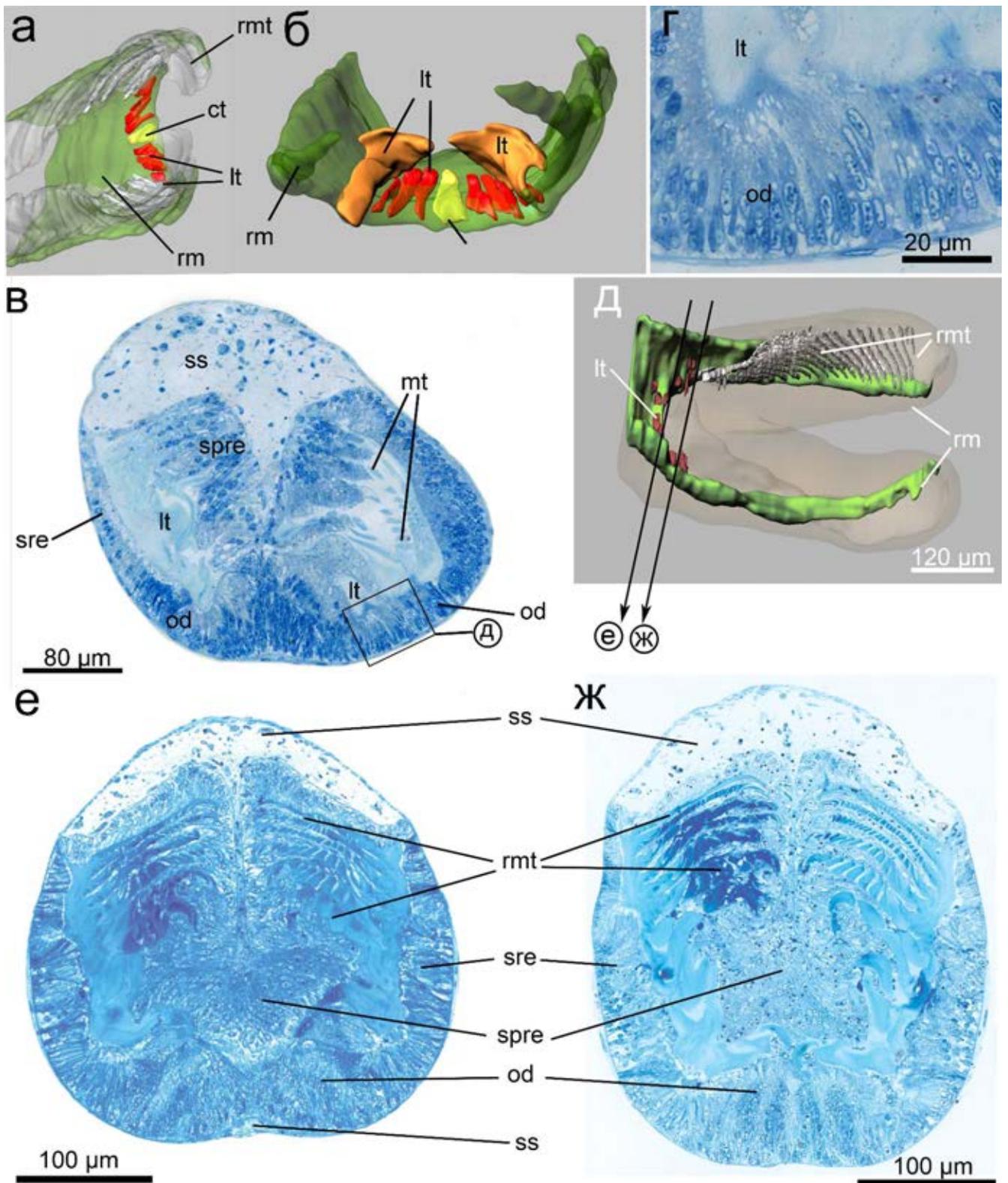
**Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *od* – одонтобласт, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *r* – радула, *rm* – радулярная мембрана, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



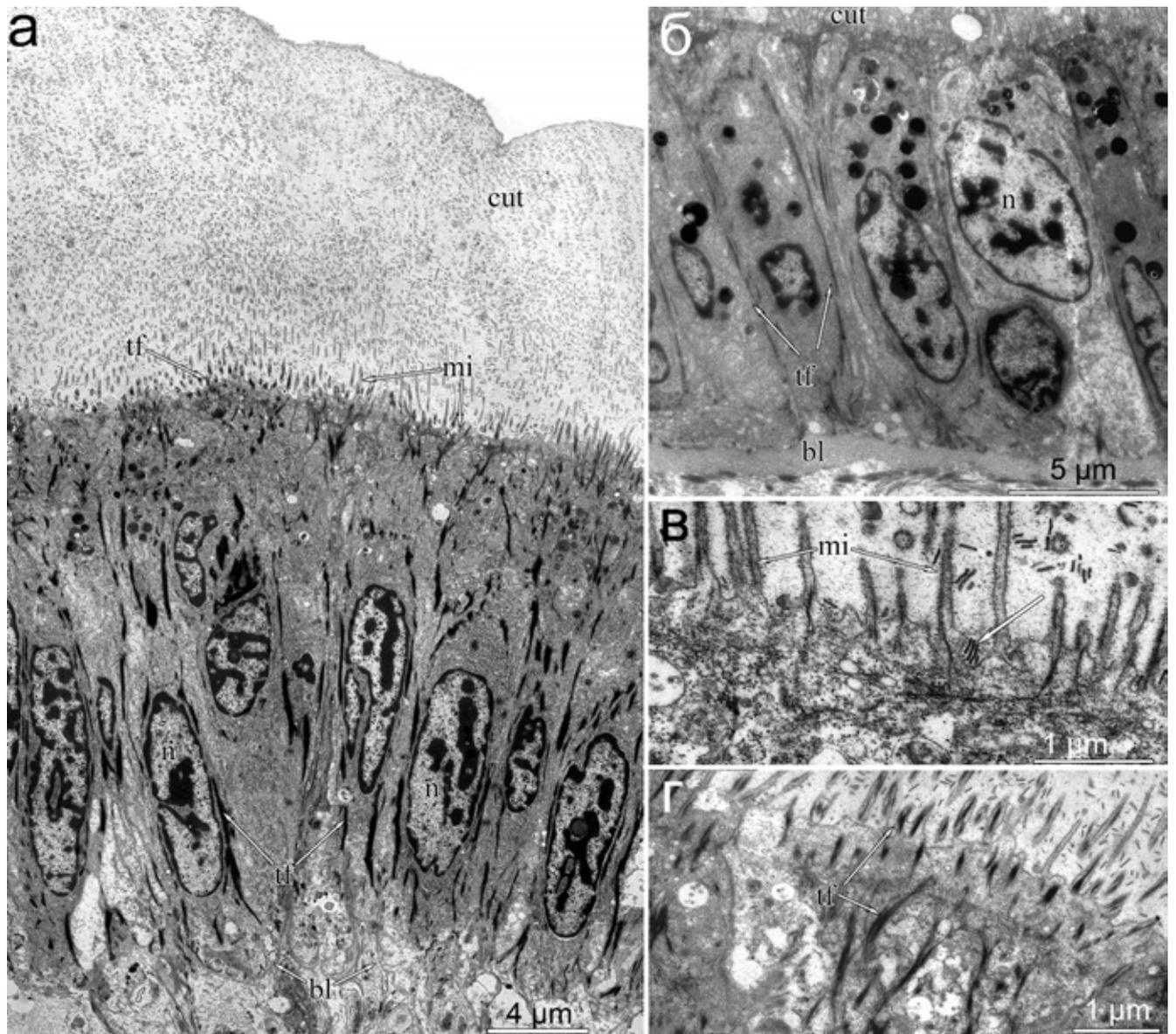
**Рисунок 3.2.13.** Зона формирования маргинальных зубов *Margarites helicinus*. **а.** Трехмерная модель зоны формирования, буквами обозначены соответствующие поперечные полутонкие гистологические срезы (б-г).



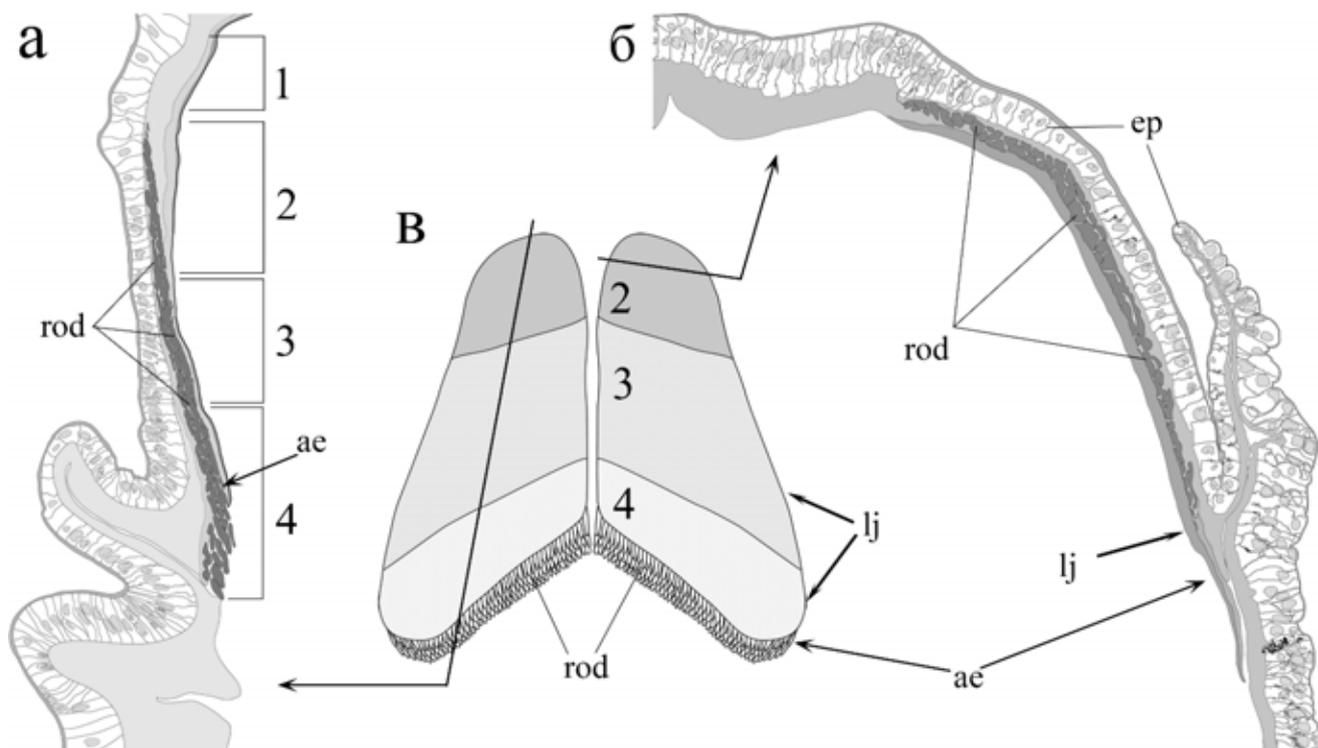
**Рисунок 3.2.14.** Строение зоны формирования радулы *Puncturella noachina*, КЛСМ. Синий цвет – Calcumfluor White, красный цвет – ядра (Propidium Iodit), зеленый – мышечные филаменты (Phalloidine). **а.** Вид сверху на зону формирования. **б.** Увеличенный участок зоны формирования маргинальных зубов. **в.** Расположение маргинальных зубов. **г.** Расположение ядер одонтобластов маргинальных зубов. **д-е.** Группы одонтобластов центрального и латеральных зубов. **Обозначения:** *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *odl* – одонтобласты латеральных зубов, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *rm* – радулярная мембрана, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



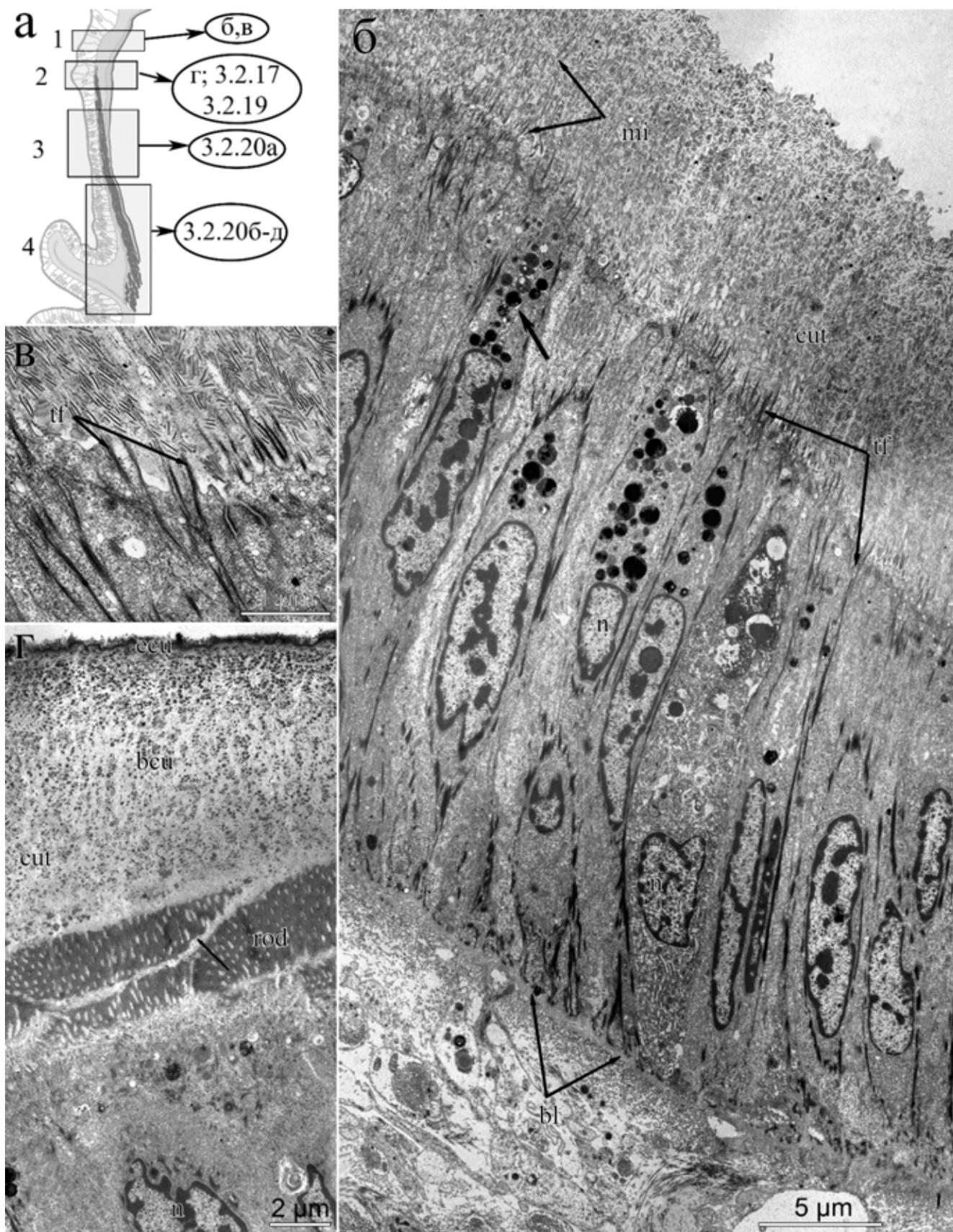
**Рисунок 3.2.15.** Строение радулярного мешка в зоне формирования зубов центрального поля *Puncturella noachina* (а-в) и *Margarites helicinus* (д-ж), поперечные полутонкие срезы. **а-б.** Трехмерная модель зоны формирования центральных зубов радулы. **в.** поперечный срез через место формирования зубов центрального поля, квадратом обозначен увеличенный участок (г). **д.** Трехмерная модель зоны формирования, стрелками обозначены соответствующие фотографии поперечных срезов (е-ж). **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



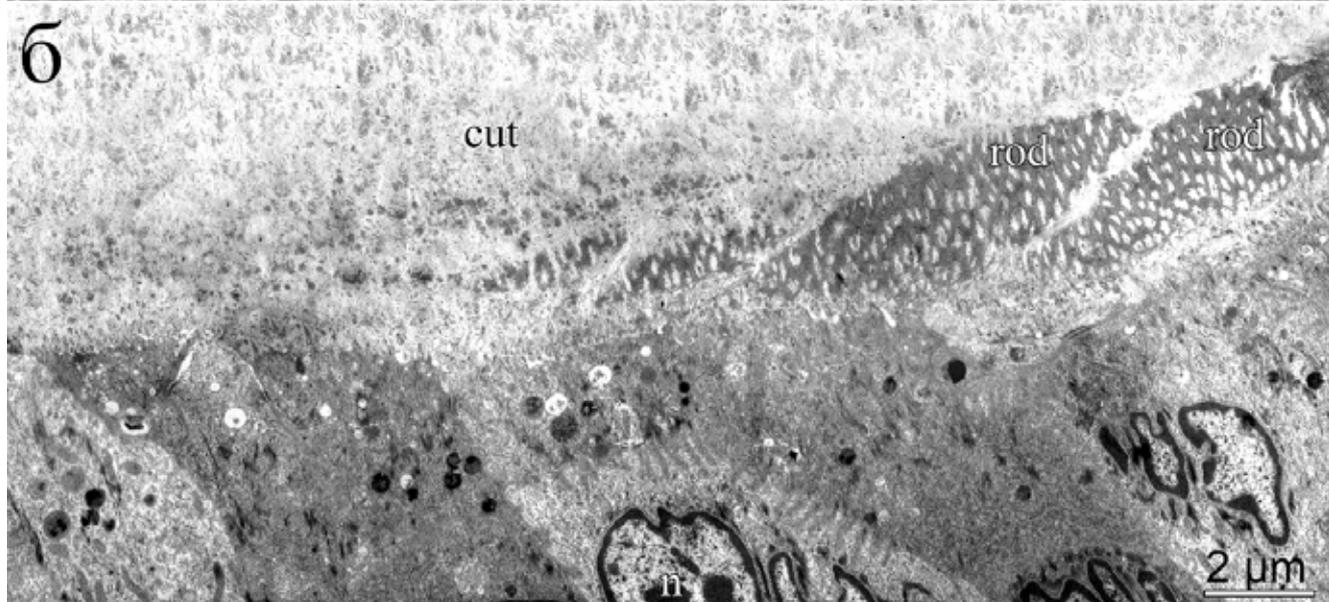
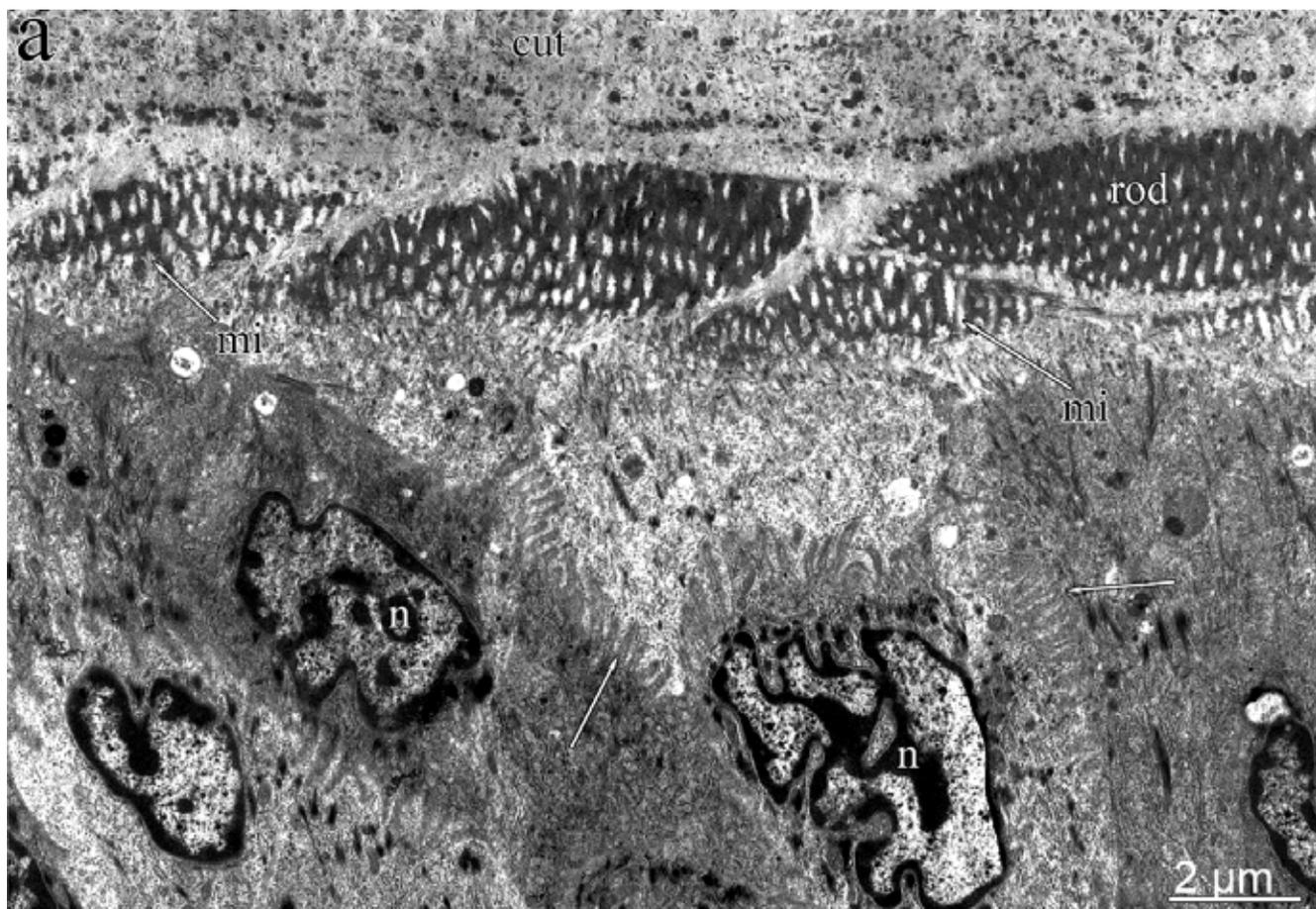
**Рисунок 3.2.16.** Ультратонкое строение буккального эпителия *Puncturella noachina*. Поперечная серия, ТЭМ. **а.** Эпителий губы. **б.** Эпителий на границе с пищеводом. **в-г.** Увеличенные участки апикальной части эпителия губы. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *cut* – кутикула, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *tf* – тонофиламенты.



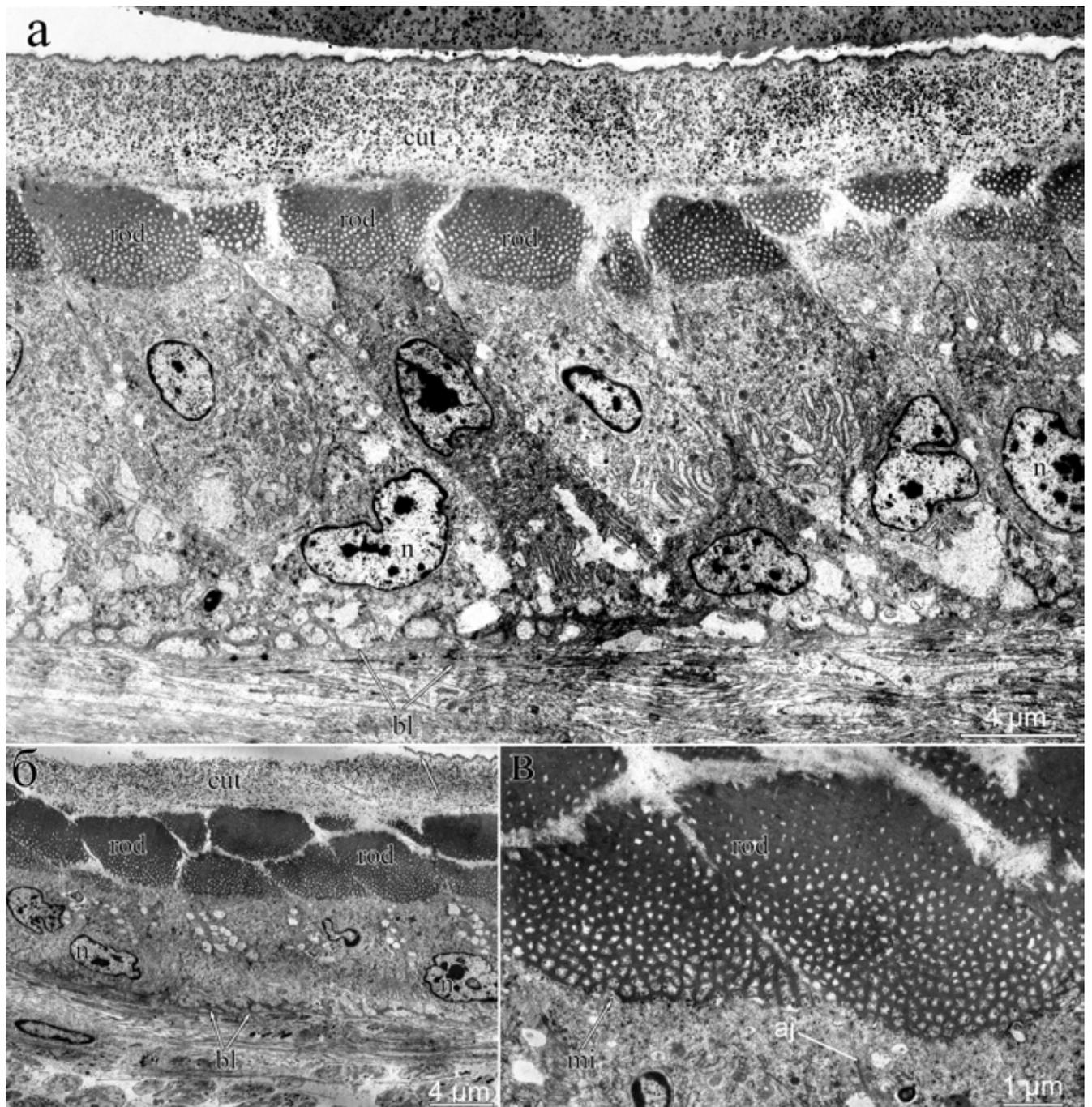
**Рисунок 3.2.17.** Схема челюсти *Puncturella noachina*. **а.** Схема продольного среза через челюстную пластинку. **б.** Схема поперечного среза через зону формирования родлет. **в.** Вид сверху на челюсти. Цифрами обозначены зоны челюсти: 1 – формирование покровного слоя кутикулы. 2 – зона формирования родлет, 3 – зона сформированных родлет, 4 – рабочий край челюсти. **Обозначения:** *ae* – передний край челюсти, *ep* – эпителий буккальной полости, *lj* – латеральный край челюсти, *rod* – родлеты.



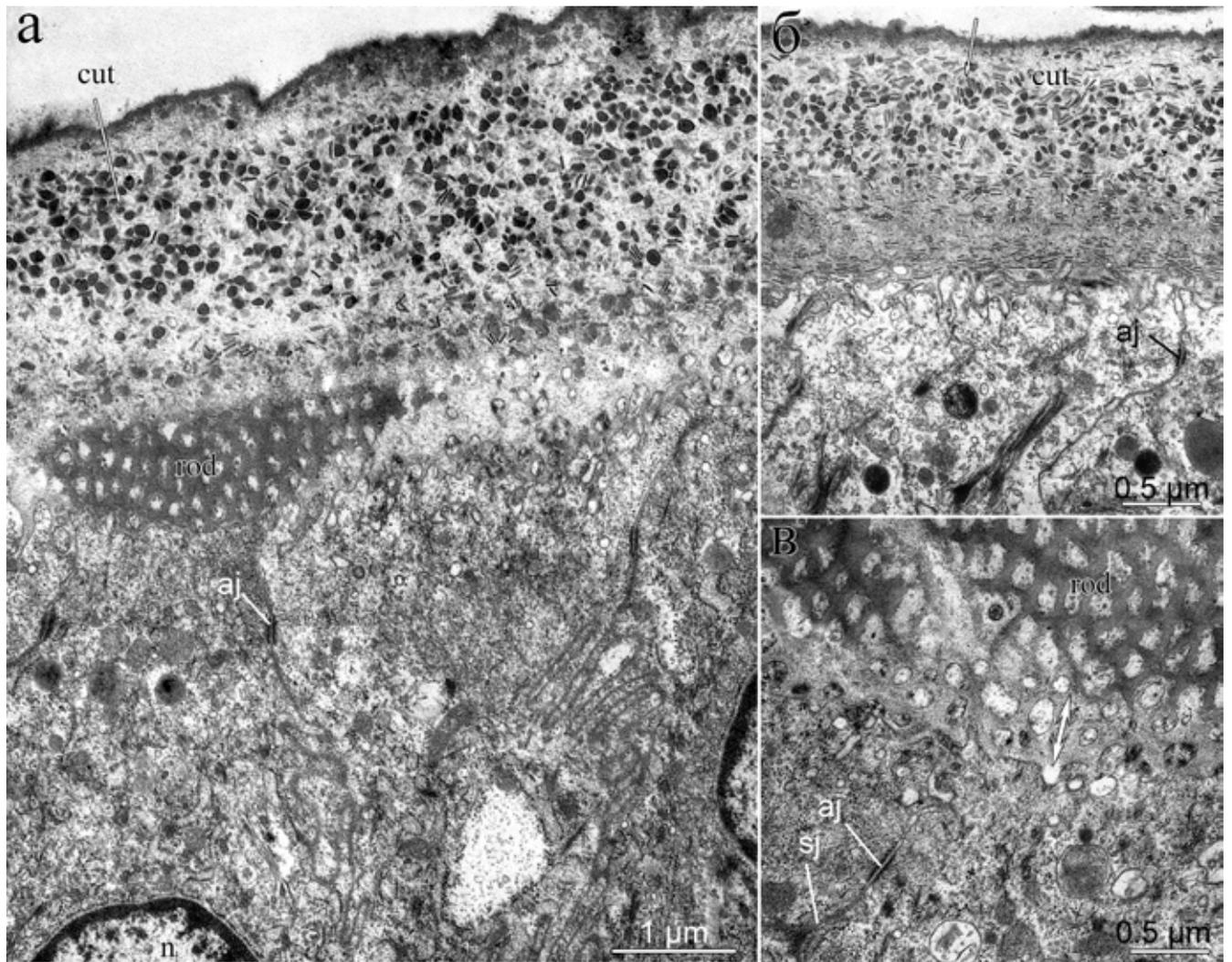
**Рисунок 3.2.18.** Ультратонкое строение челюстей *Puncturella noachina*, ТЕМ. **а.** Схема продольного среза с обозначением зон. **б-в.** Гнатозпителий в первой зоне (формировании покровного слоя кутикулы). **г.** Вторая зона – место формирования родлет. **Обозначения:** *bcu* – базикутикула, *bl* – базальная пластинка, *ecu* – эпикутикула; *mi* – микровилли, *n* – ядро, *tf* – тонофилламенты.



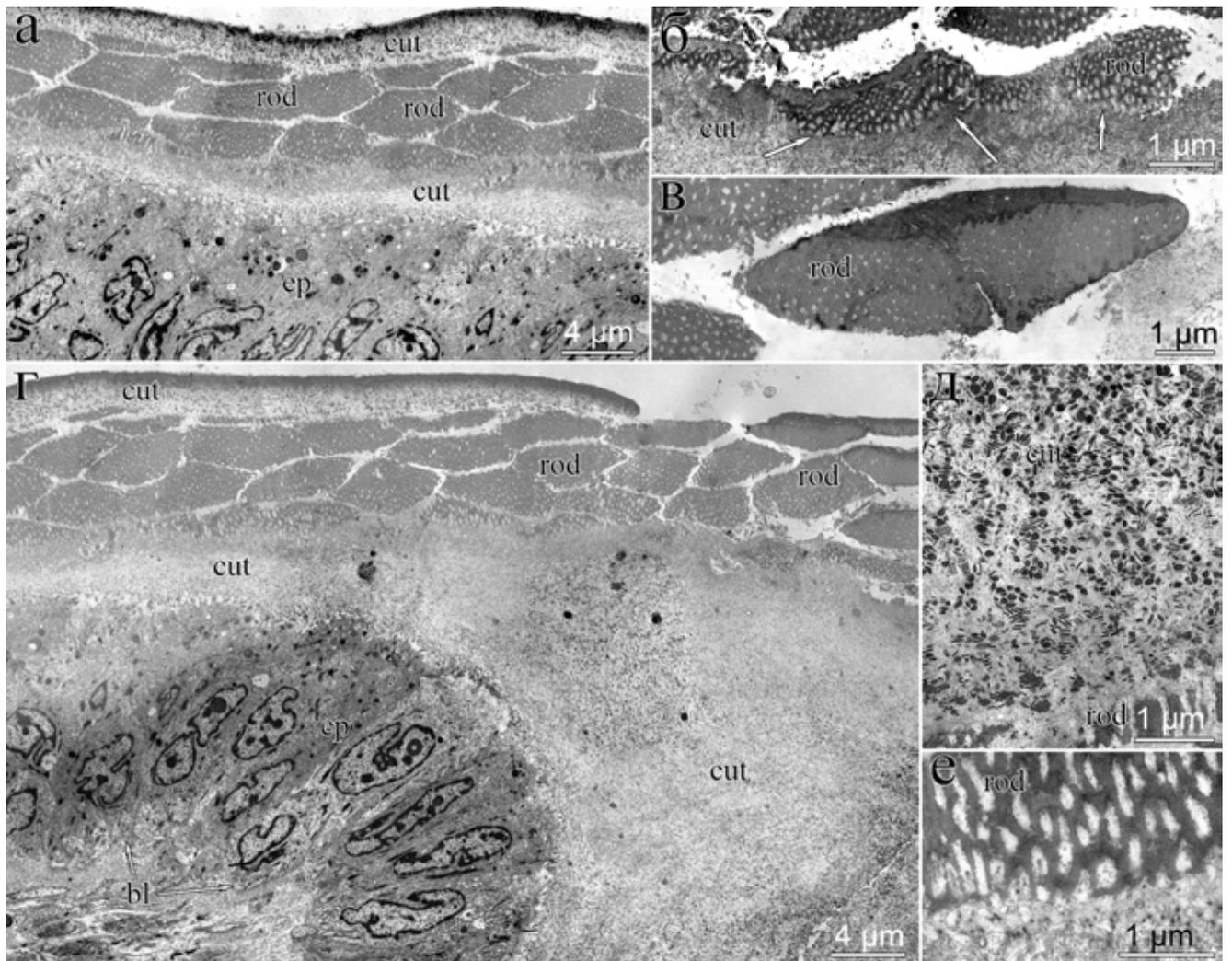
**Рисунок 3.2.19.** Ультратонкое строение челюсти второй зоны, где синтезируются родлеты, *Puncturella poachina*, ТЭМ. Стрелками указаны меандрирующие границы гнатобластов. **Обозначения:** *cut* – кутикула, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rod* – родлеты.



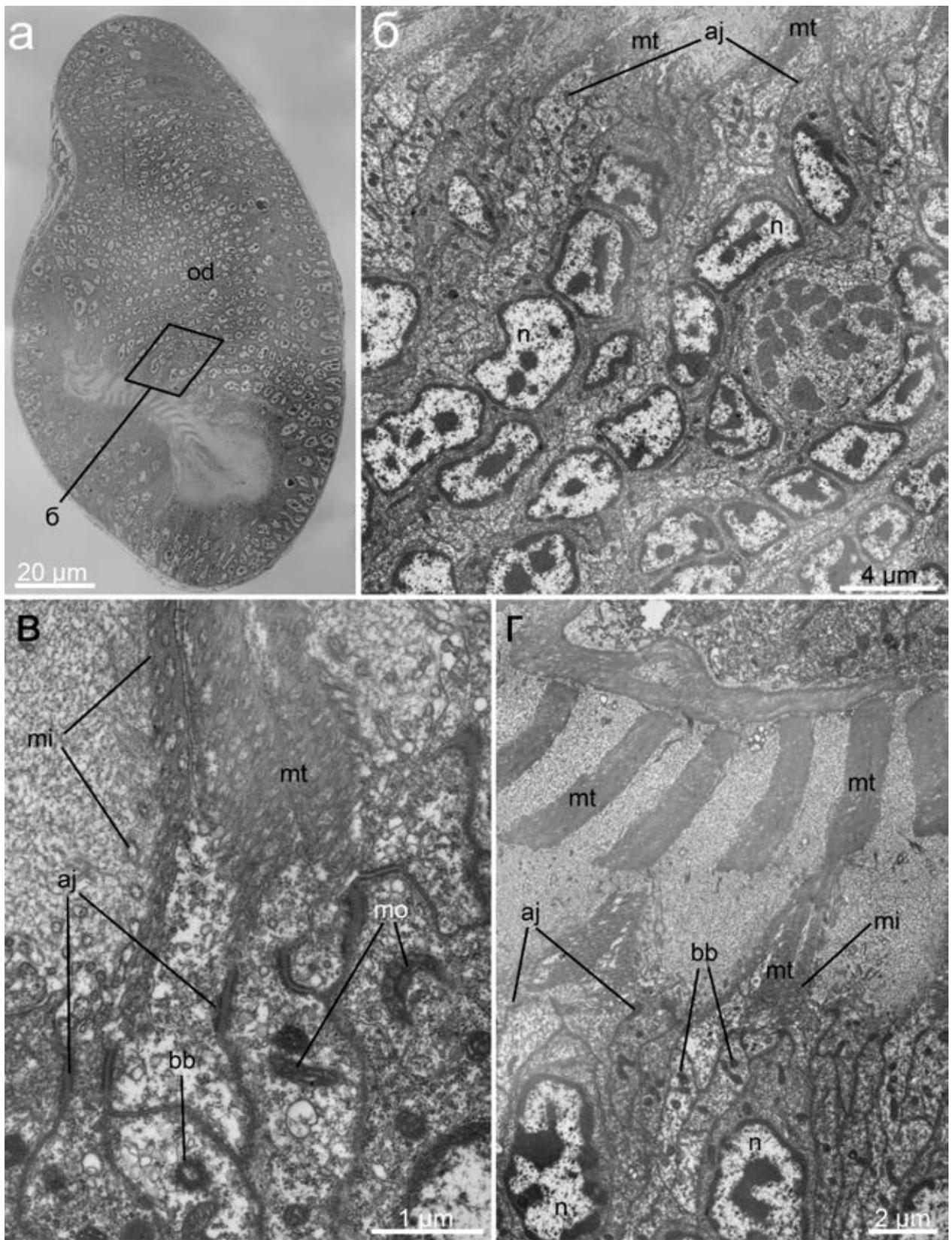
**Рисунок 3.2.20.** Ультратонкое строение челюсти во второй зоне (формирования родлет) *Puncturella poachina*. Поперечные срезы, ТЭМ. **а.** Общий вид гнатозэпителия, одна клетка формирует один родлет. **б.** Общий вид гнатозэпителия в средней части второй зоны, отхождение эпикутикулы обозначено стрелкой. **в.** Микровиллы пронизывают новые родлеты. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *cut* – кутикула, *mi* – микровиллы, *n* – ядро, *rod* – родлеты.



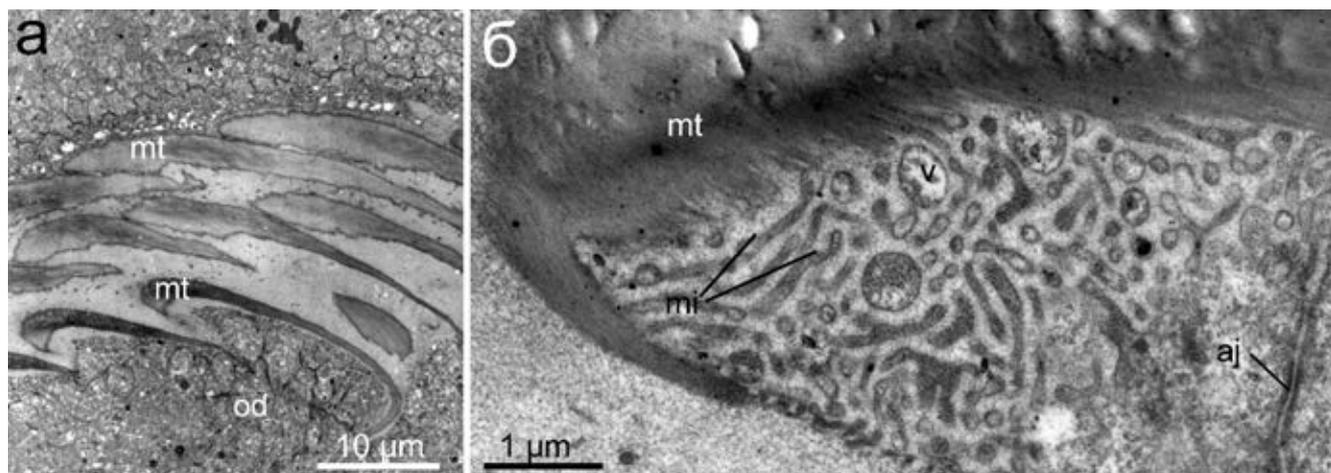
**Рисунок 3.2.21.** Ультратонкое строение челюстной пластинки *Puncturella noachina*. Поперечный срез через третью зону, ТЕМ. **а.** Апикальная часть гнатобласта с покрывающей его кутикулой. **б.** Латеральный край пластинки без родлет. **в.** Гнатобласт в фазе покоя, микровилли короткие. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *cut* – кутикула, *n* – ядро, *rod* – родлеты, *sj* – септированный контакт.



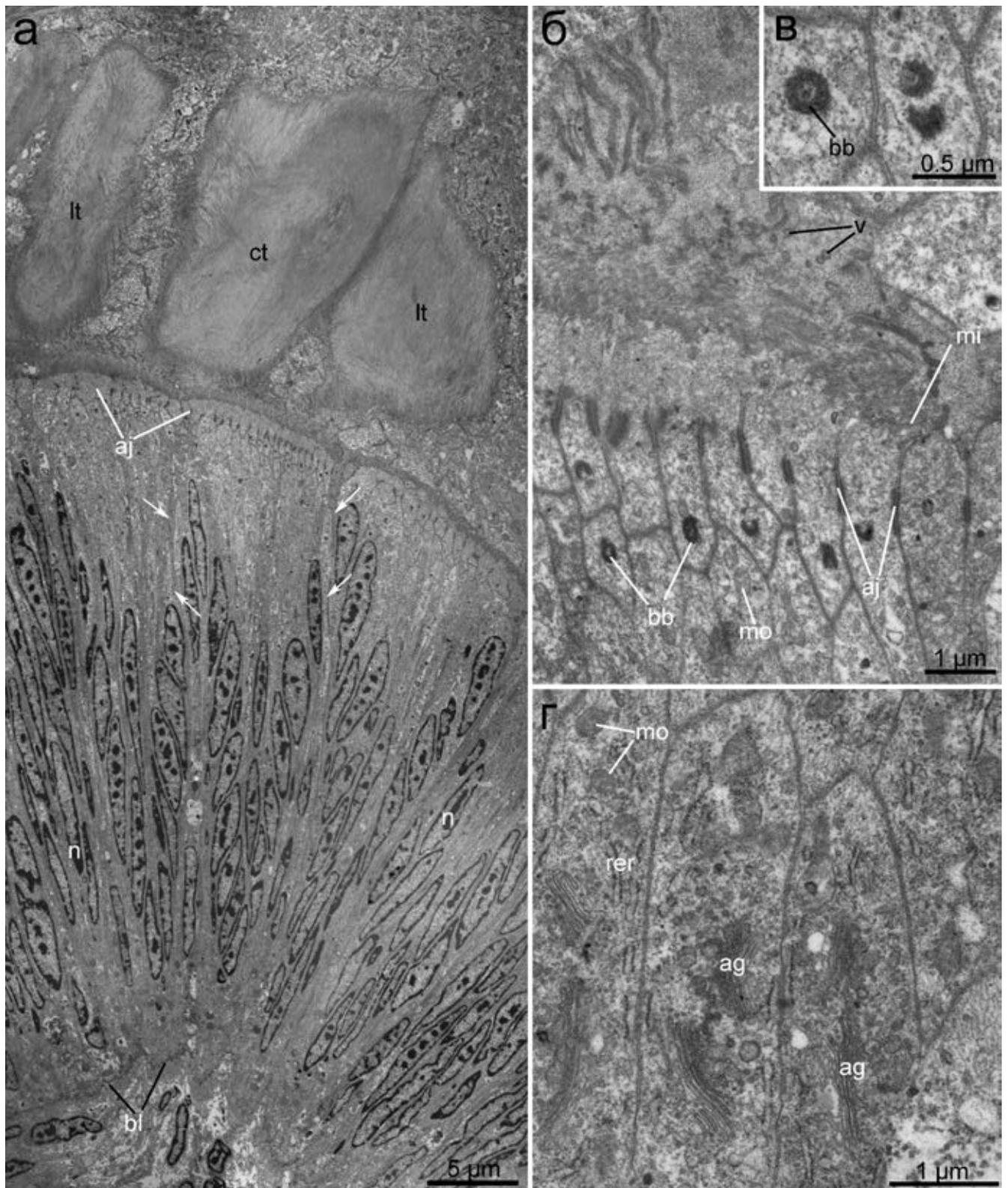
**Рисунок 3.2.22.** Ультратонкое строение края (третьей (а, е) и четвертой (б-г) зон) челюстной пластинки *Puncturella noachina*. Продольный срез, ТЭМ. а. Общий вид краевой пластинки в месте отхождения родлет от гнатоэпителия. б. Место прикрепления родлет к кутикуле. г. Апикальная часть челюстной пластинки, буккальный эпителий секретирует толстую кутикулу. д. Ультраструктура кутикулы, покрывающей родлеты. е. Ультратонкое строение базальной части родлета. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *cut* – кутикула, *ep* – эпителий буккальной полости, *rod* – родлеты.



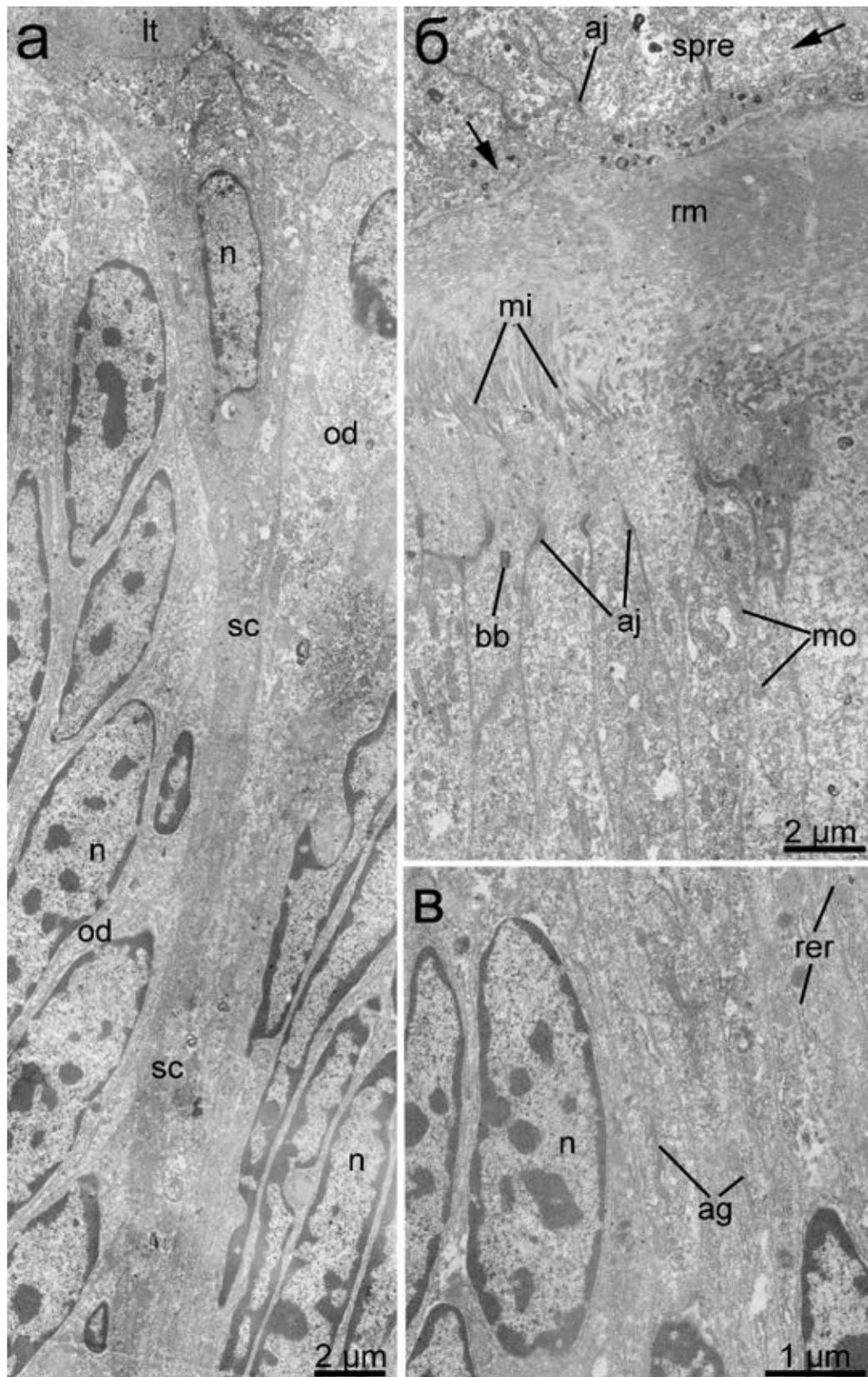
**Рисунок 3.2.23.** Ультратонкое строение одонтобластов маргинальных зубов *Margarites helycinus*. **а.** Поперечный срез середине «рога» зоны формирования. Ядра одонтобластов располагаются одно над другим. **б.** Увеличенный участок одонтобластов маргинальных зубов, обозначенный квадратом на рисунке **а.** **в.** Увеличенный участок синтезирующегося маргинального зуба. Одонтобласты с базальными тельцами. **г.** Срез через маргинальные формирующиеся зубы, погруженные в экстраклеточный матрикс. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *od* – одонтобласт.



**Рисунок 3.2.24.** Ультратонкое строение одонтобластов маргинальных зубов *Puncturella noachina*. **а.** Общий вид зубов, погруженных в матрикс. **б.** Увеличенный апикальный участок одонтобласта, формирующего маргинальный зуб. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *mi* – микровилли, *mt* – маргинальный зуб, *od* – одонтобласт.



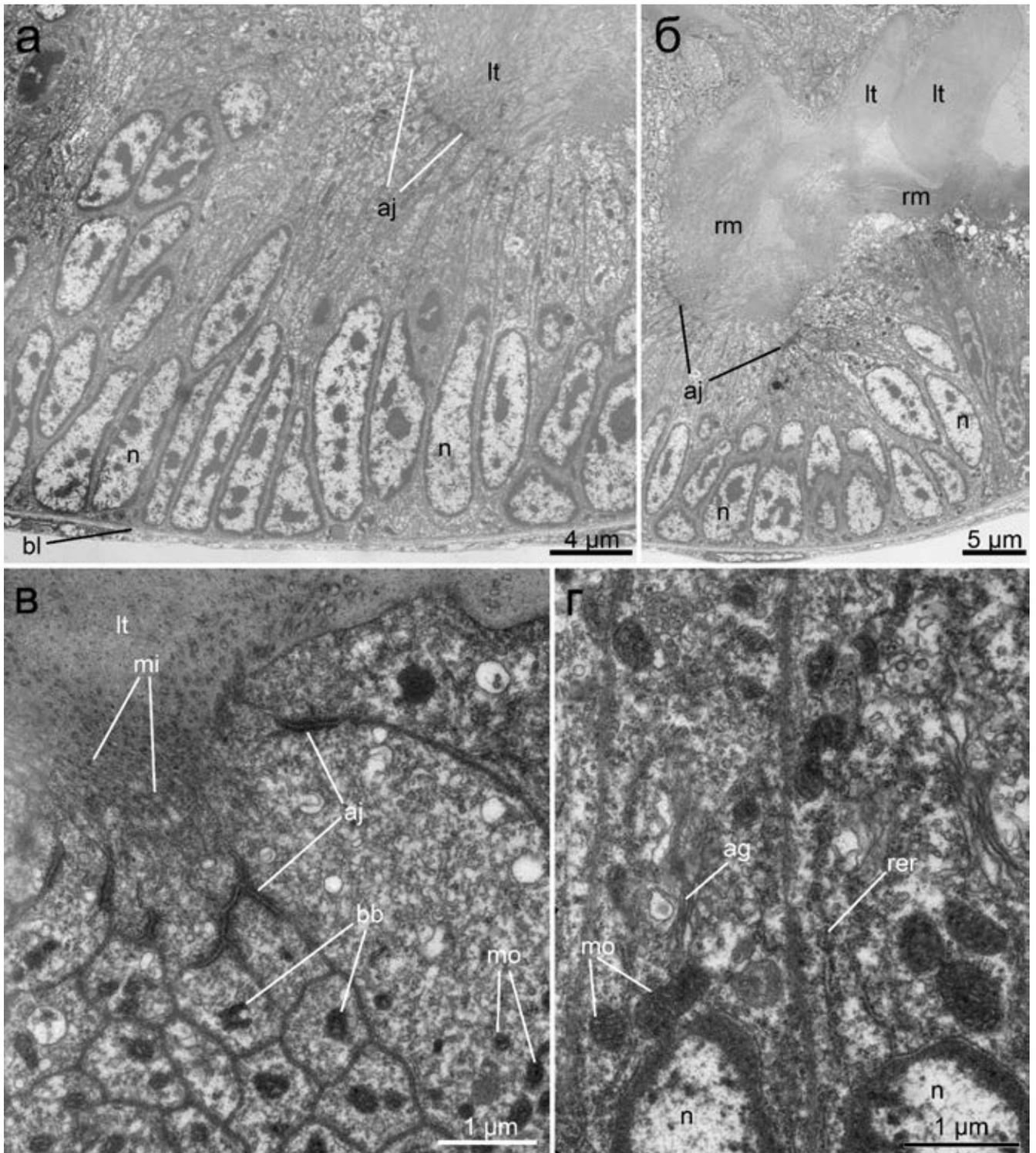
**Рисунок 3.2.25.** Фронтальный срез через зону формирования зубов центрального поля *Puncturella poachina*. **а.** Общий вид одонтобластов. Стрелками указаны клетки, разделяющие группы одонтобластов. **б-в.** Увеличенный участок апикальной части одонтобластов. **г.** Средняя часть одонтобластов с синтетическим аппаратом. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *ve* – везикула.



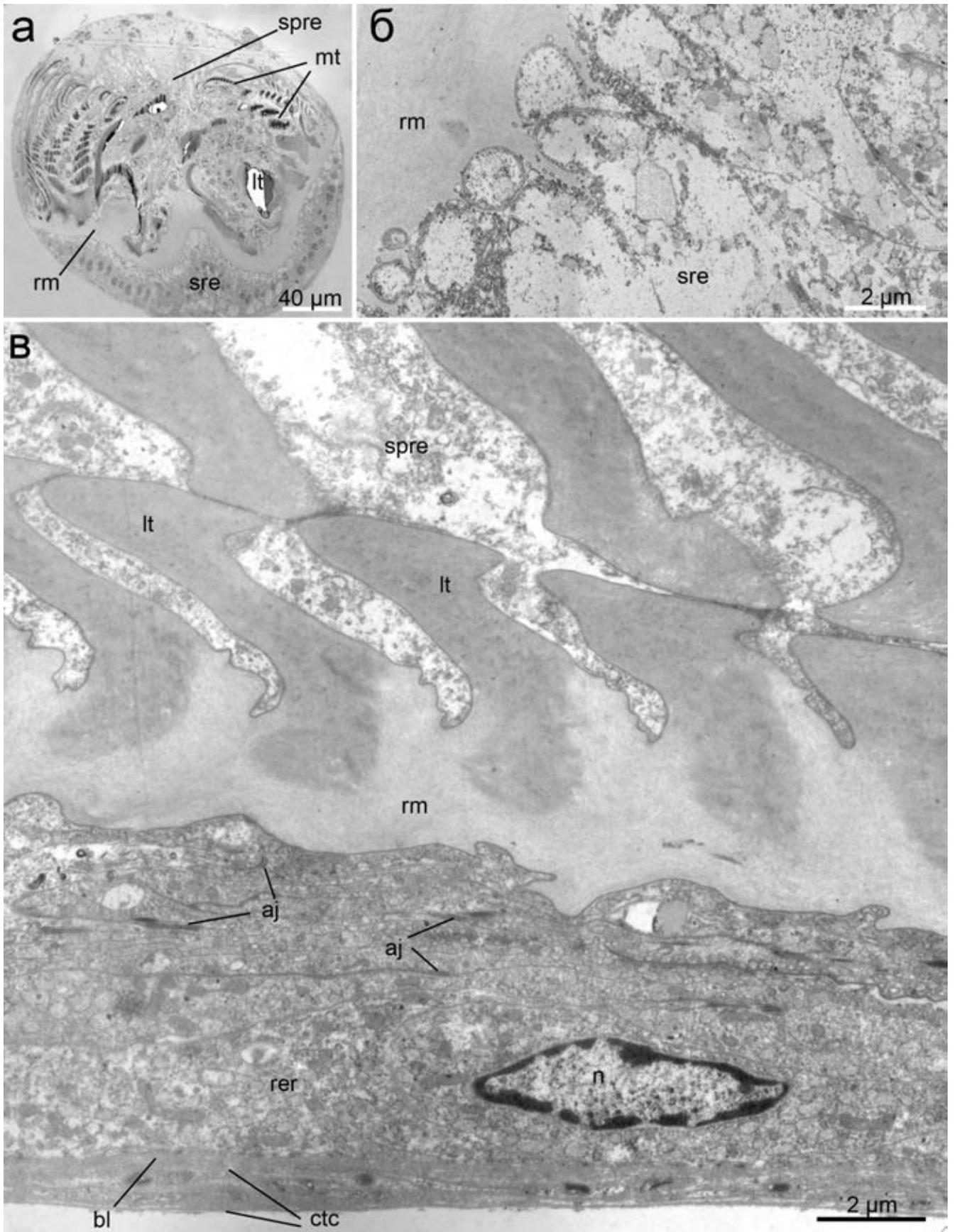
**Рисунок 3.2.26.** Фронтальный срез через зону формирования зубов центрального поля *Puncturella poachina*. **а.** Вставочная клетка, разделяющая группы одонтобластов. **б.** Апикальная часть мембранобластов. **в.** Средняя часть мембранобластов. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *sc* – вставочная клетка, *spre* – супрарадулярный эпителий.



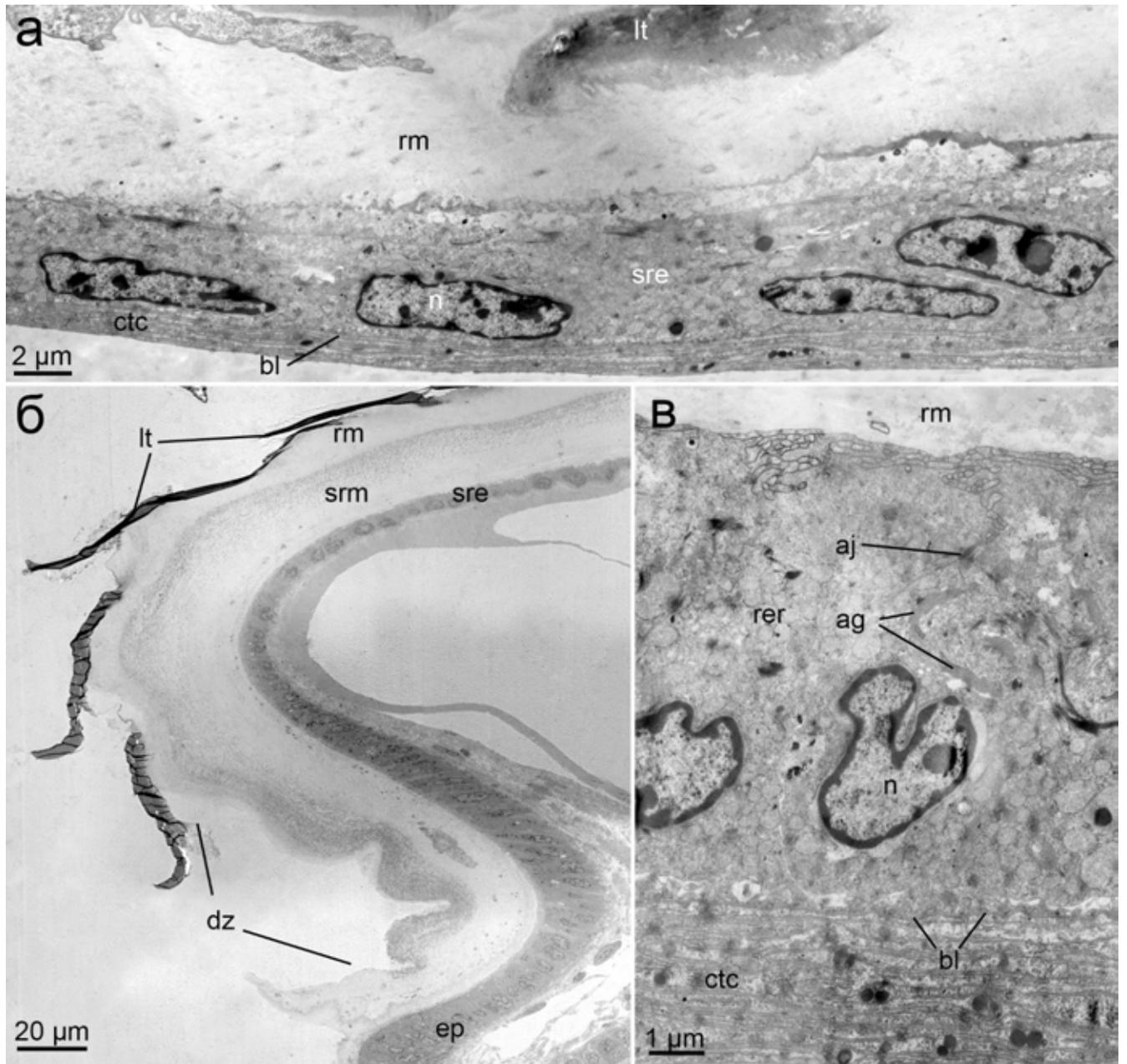
**Рисунок 3.2.27.** Фронтальный срез через зону формирования латерального зуба *Puncturella noachina*. Увеличенный участок апикальной части одонтобластов показан во врезке. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *ve* – везикула.



**Рисунок 3.2.28.** Ультратонкое строение одонтобластов и мембранобластов *Margarites helycinus*. **а.** Поперечный срез через одонтобласты латеральных зубов. **б.** Поперечный срез через мембранобласты. **в.** Увеличенный участок апикальной части одонтобластов. **г.** Продольный срез через среднюю часть одонтобластов. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана.

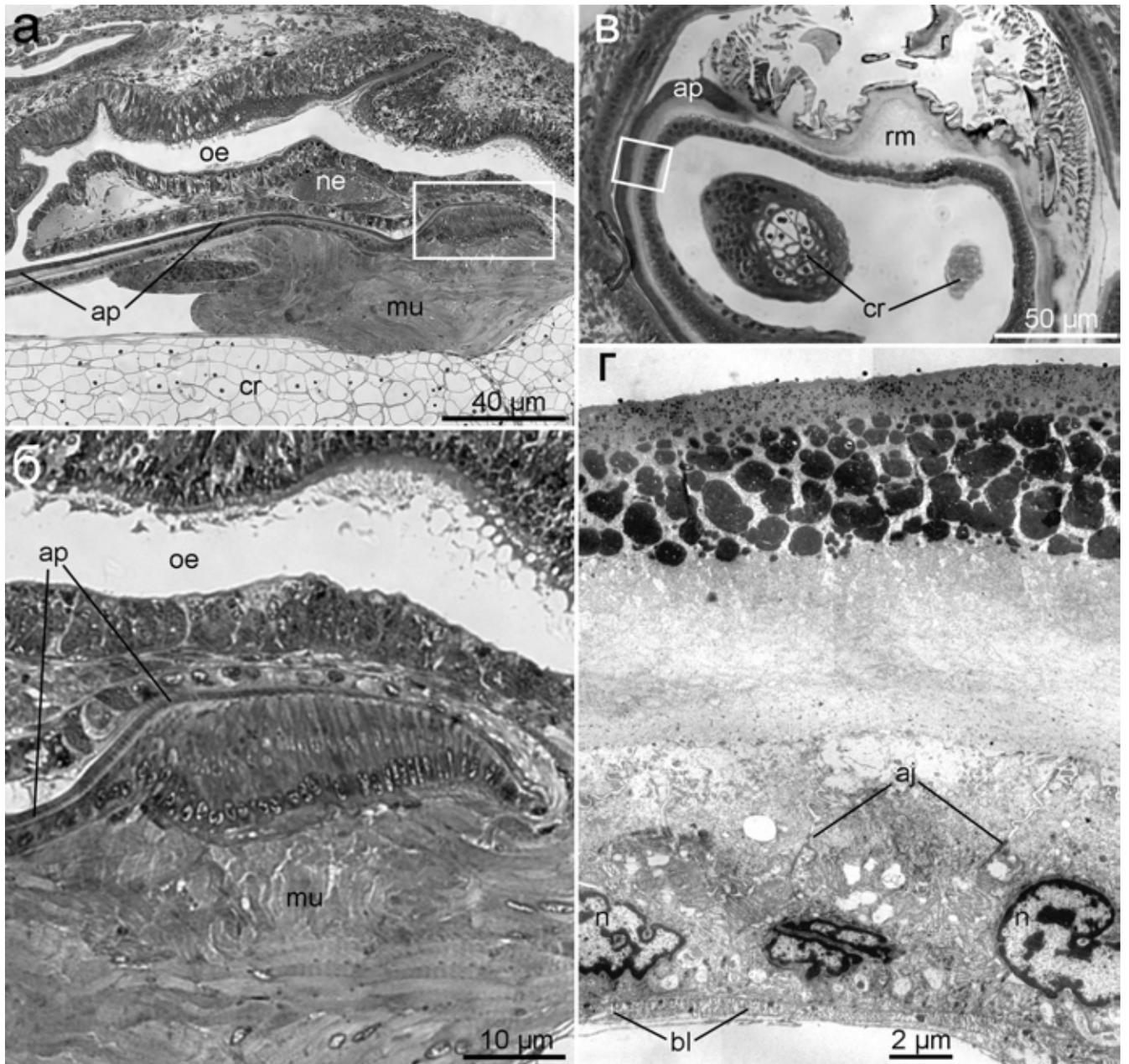


**Рисунок 3.2.29.** Ультратонкое строение радулы *Puncturella noachina* в зоне зрелых зубов. Подписи на следующей странице.

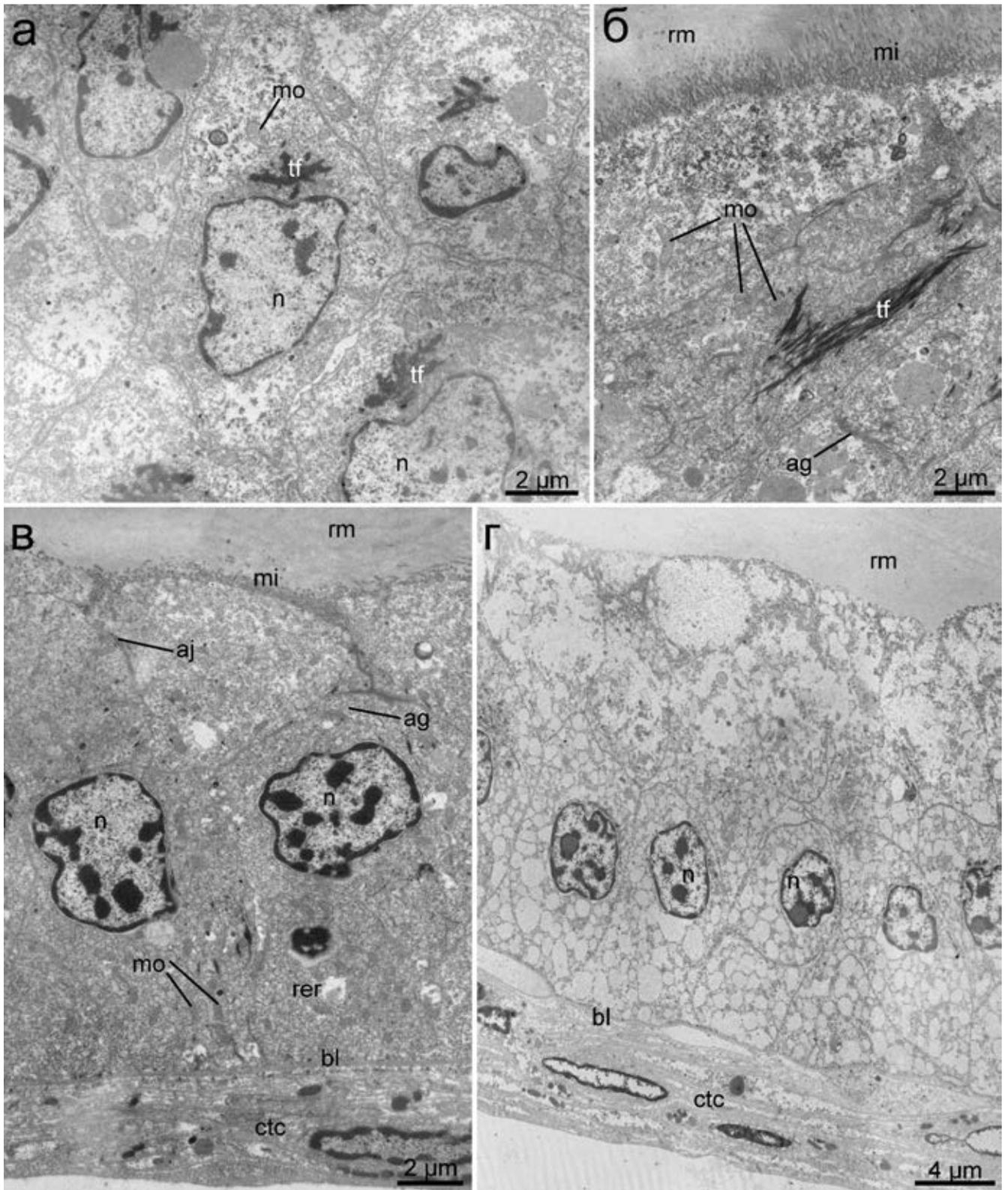


**Рисунок 3.2.30.** Ультратонкое строение радулы *Puncturella noachina* в рабочей зоне и зоне деградации. Продольная серия, ТЕМ. **а.** Срез через радулу на рабочем крае. **б.** Срез через радулу в зоне деградации, общий вид. **в.** Увеличенный участок субрадулярного эпителия на границе рабочей зоны и зоны зрелых зубов. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *dz* – зона деградации радулы, *ep* – эпителий буккальной полости, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *srm* – субрадулярная мембрана.

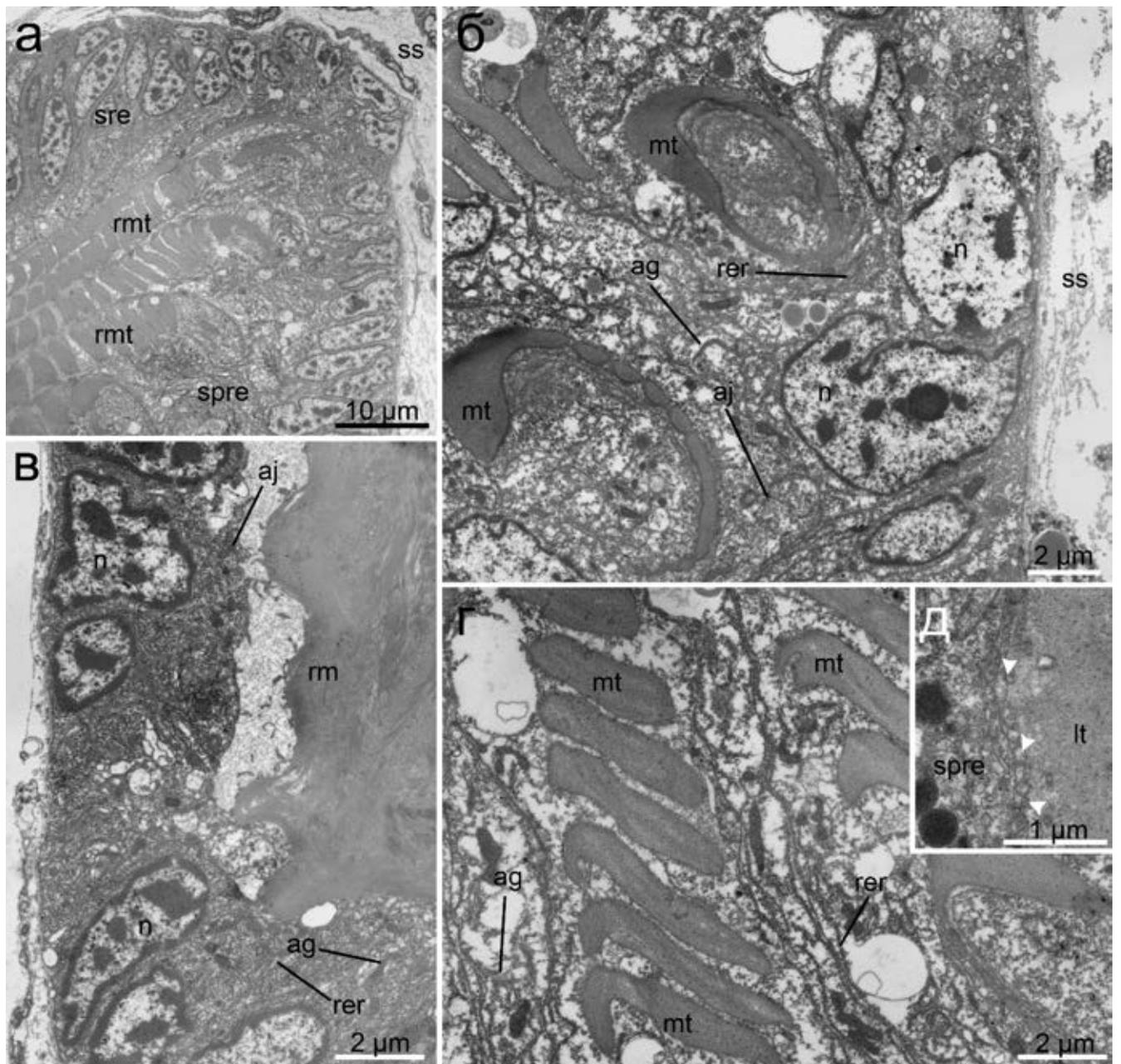
**Рисунок 3.2.29.** Ультратонкое строение радулы *Puncturella noachina* в зоне зрелых зубов. **а.** Общий вид поперечного среза радулярного мешка. **б.** Увеличенный участок апикальной части субрадулярного эпителия и радулярной мембраны. **в.** Субрадулярный эпителий. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



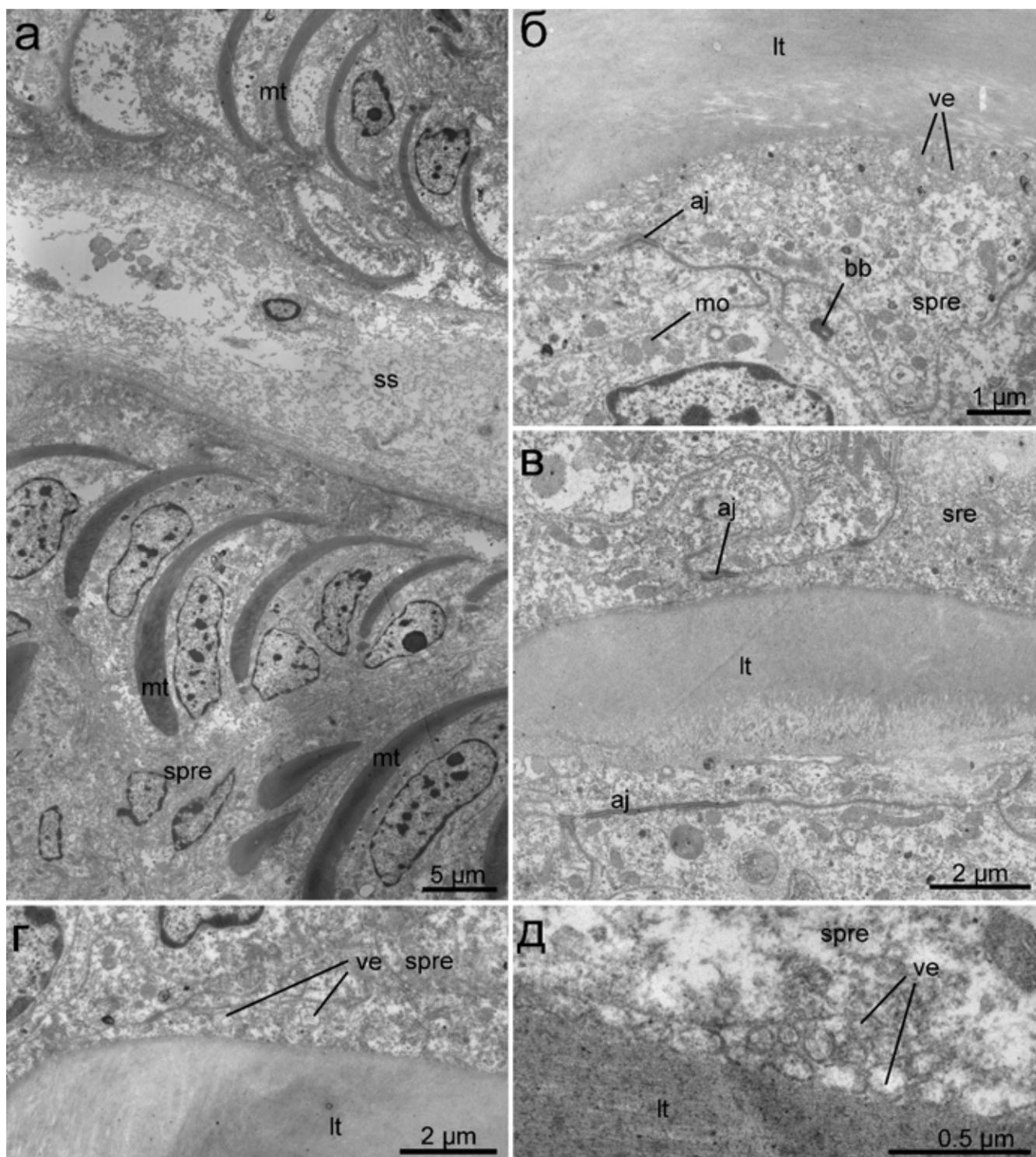
**Рисунок 3.2.31.** Строение крыловидных придатков радулярной мембраны *Puncturella noachina*, ТЕМ. **а.** Полутонкий парасагиттальный срез через одонтофор и пищевод. **б.** Эпителий, формирующий крыловидные придатки на большем увеличении, обозначен прямоугольником на рисунке **а.** **в.** Поперечный полутонкий срез через рабочую зону и крыловидные придатки. **г.** Ультратонкий срез крыловидных придатков и подстилающего эпителия, участок обозначен на рисунке (**а**) квадратом. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *bl* – базальная пластинка, *cr* – хрящи одонтофора, *mu* – мышцы, *ne* – нервная система, *rm* – радулярная мембрана, *oe* – пищевод.



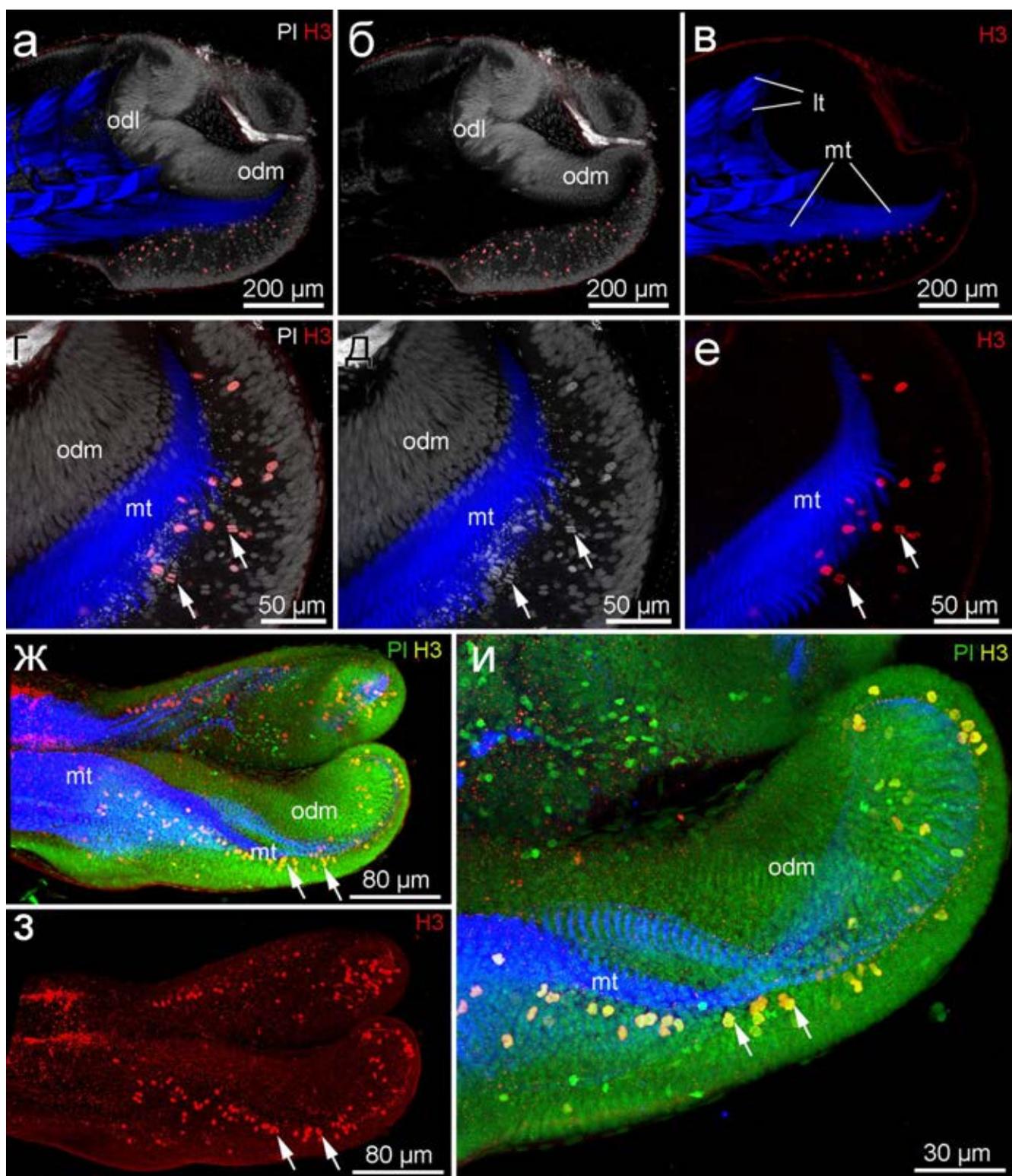
**Рисунок 3.2.32.** Ультратонкое строение субрадулярного эпителия *Puncturella noachina*, ТЕМ. **а.** Поперечный срез через субрадулярный эпителий с тонофиламенатами. **б.** Продольный срез через эпителий с тонофиламенатами. **в.** Субрадулярный эпителий с хорошо развитым шероховатым эндоплазматическим ретикулумом. **г.** Вакуолизированный субрадулярный эпителий. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *tf* – тонофиламенты.



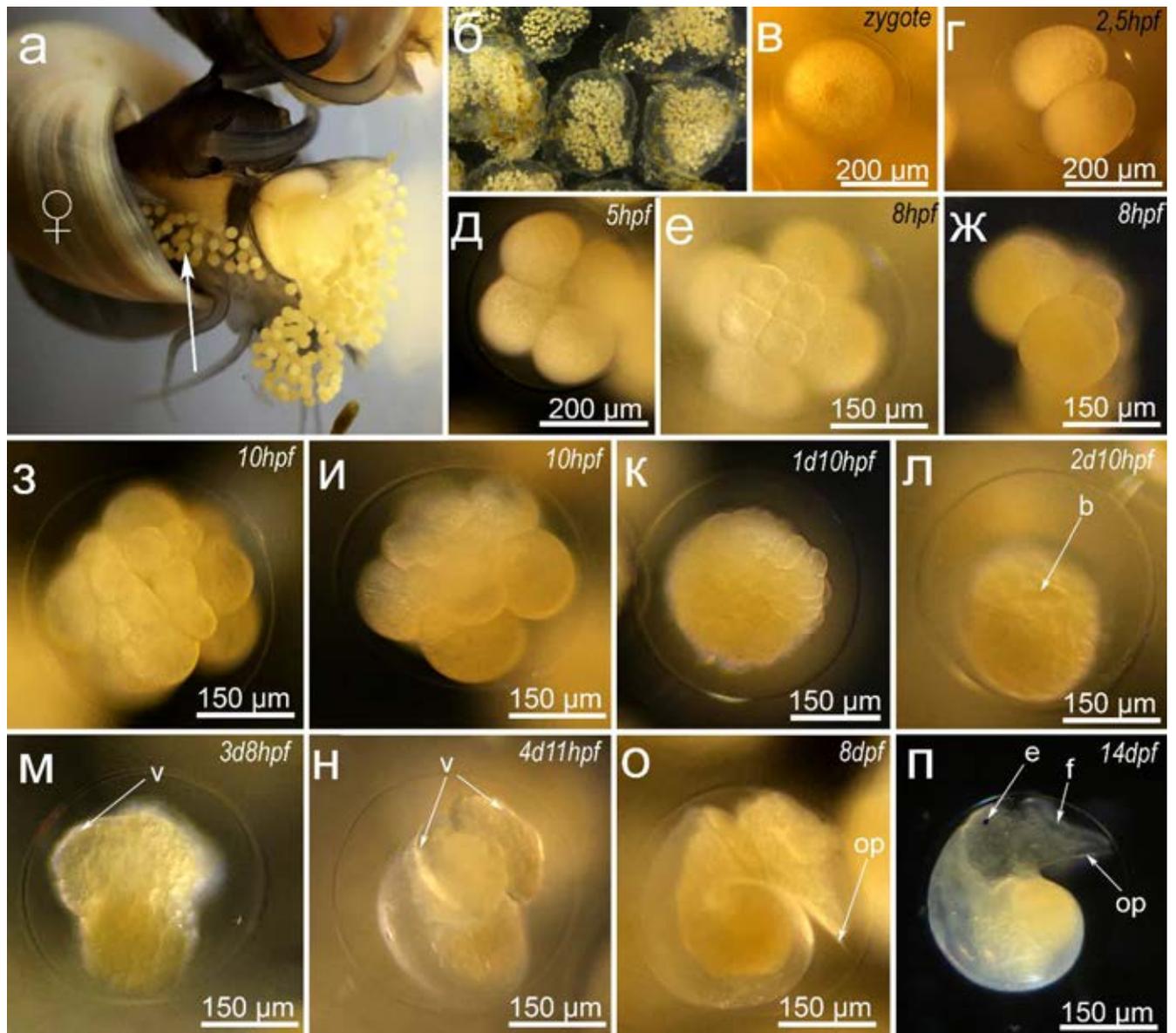
**Рисунок 3.2.33.** Ультратонкое строение суб- и супрадулярного эпителиев *Margarites helicinus*. **а.** Поперечный разрез через три ряда маргинальных зубов. **б.** Супрадулярный эпителий латеральной части радулярного мешка. **в.** Увеличенный участок субрадулярного эпителия того же места. **г.** Супрадулярный эпителий между маргинальными зубами. **д.** Апикальная часть супрадулярного эпителия. Секреторные пузырьки отмечены стрелками. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



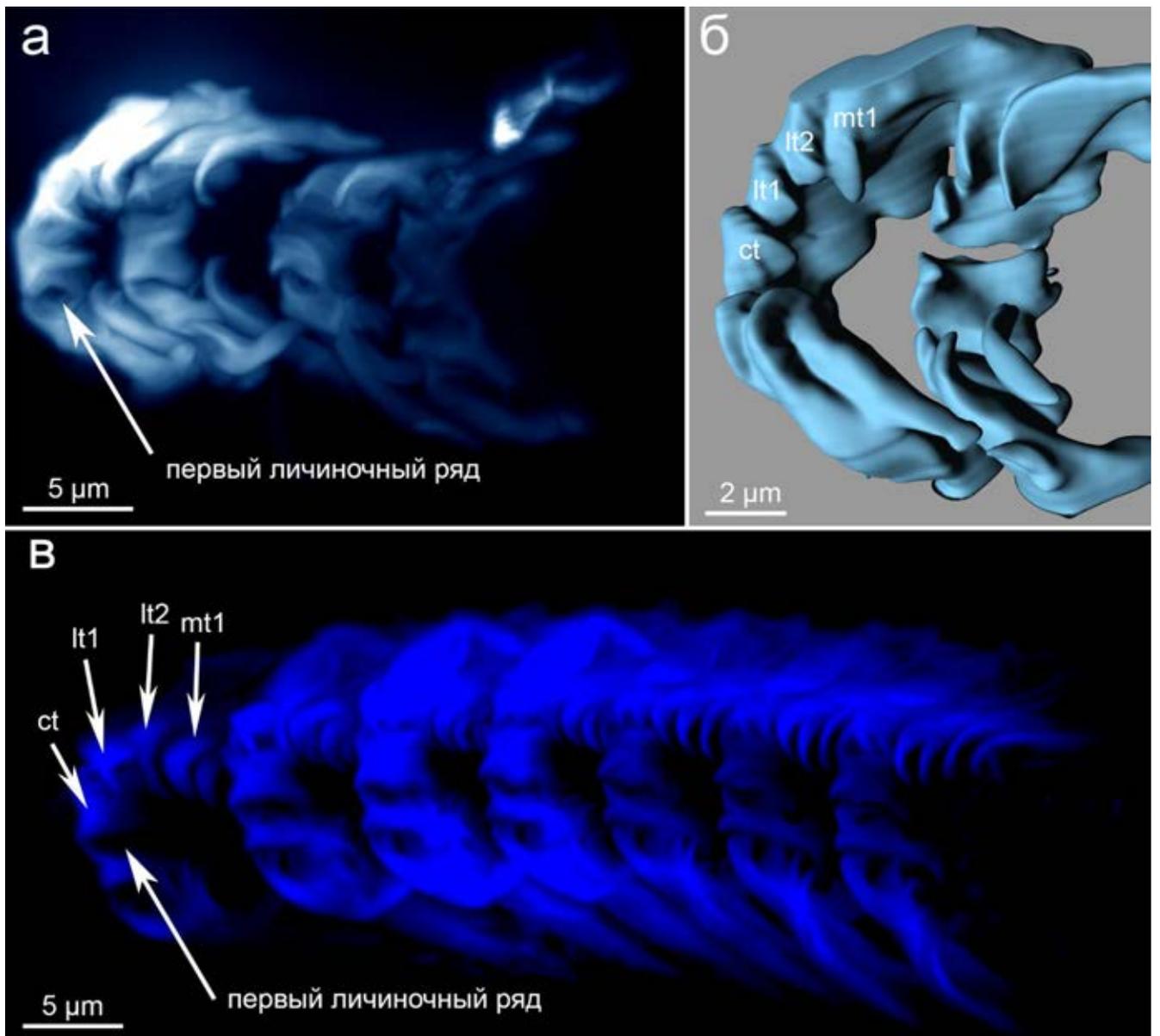
**Рисунок 3.2.34.** Ультратонкое строение супрадуоденального эпителия *Puncturella noachina*, фронтальный срез радулярного мешка, ТЭМ. **а.** Общий вид левого и правого рядов маргинальных зубов и поддерживающей структуры. **б-д.** Супрадуоденальный эпителий, окружающий латеральный зуб. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *spre* – супрадуоденальный эпителий, *sre* – субрадуоденальный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка, *ve* – везикула.



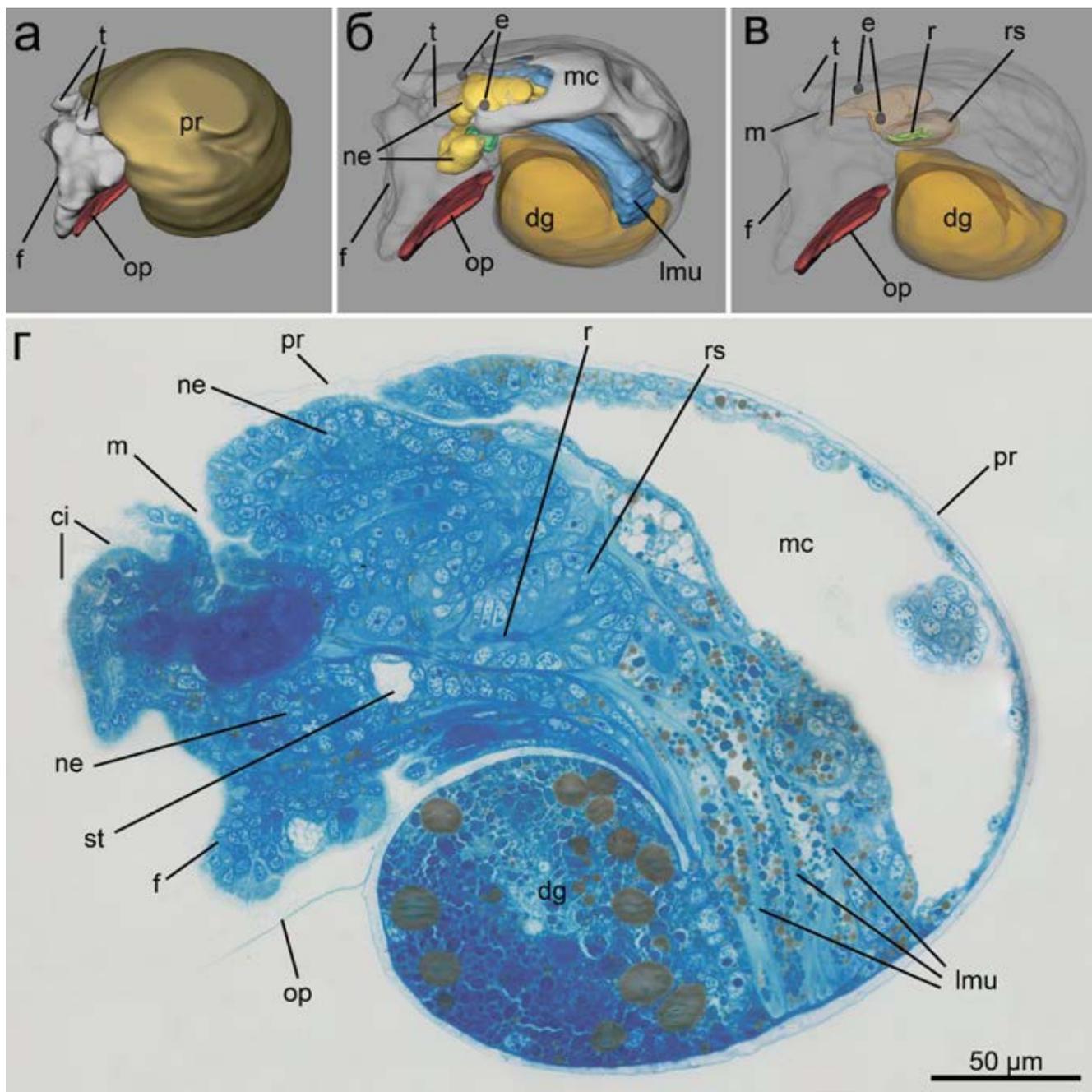
**Рисунок 3.2.35.** Пролiferация в зоне формирования радулярного мешка *Puncturella noachina* (а-е) и *Margarites helycinus* (ж-и), КЛСМ. а-е. Общий вид зоны формирования. а. Синий цвет – радула, окрашенная CalcofluorWhite; белый – ядра, окрашенные Propidium Iodide (PI); красный – ядра, окрашенные на anti-phospho(Ser10)-histone3 (H3). г-е. Увеличенный участок зоны формирования маргинальных зубов. ж. Общий вид радулярного мешка, показаны радула (синий), ядра (зеленый) и делящиеся ядра (красный и желтый). з. Тот же ракурс, делящиеся ядра обозначены красным цветом и стрелками. и. Увеличенный участок зоны формирования маргинальных зубов, делящиеся ядра обозначены стрелками. **Обозначения:** *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *odl* – одонтобласты латеральных зубов, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов.



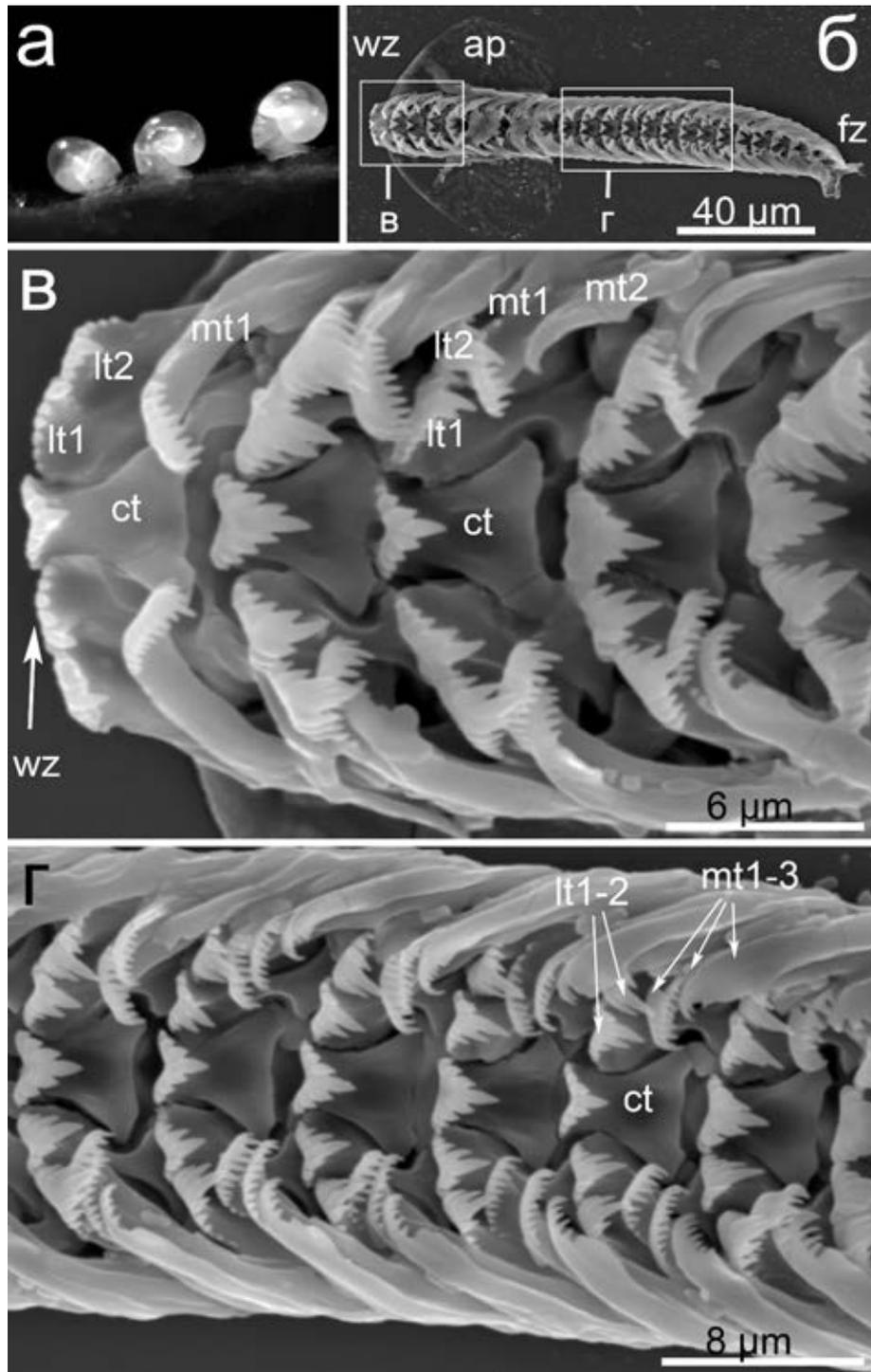
**Рисунок 3.2.36.** Развитие *Margarites helycinus*, световая микроскопия. **а.** Выметывание оплодотворенных яиц. **б.** Внешний вид кладки. **в-л.** Разные стадии дробления, hpf – количество часов после оплодотворения, dpf – количество дней после оплодотворения. **м.** Трохофорная личинка. **н-п.** Велигер на разных стадиях. **Обозначения:** *b* – бластопор, *op* – оперкулум, *v* – велум.



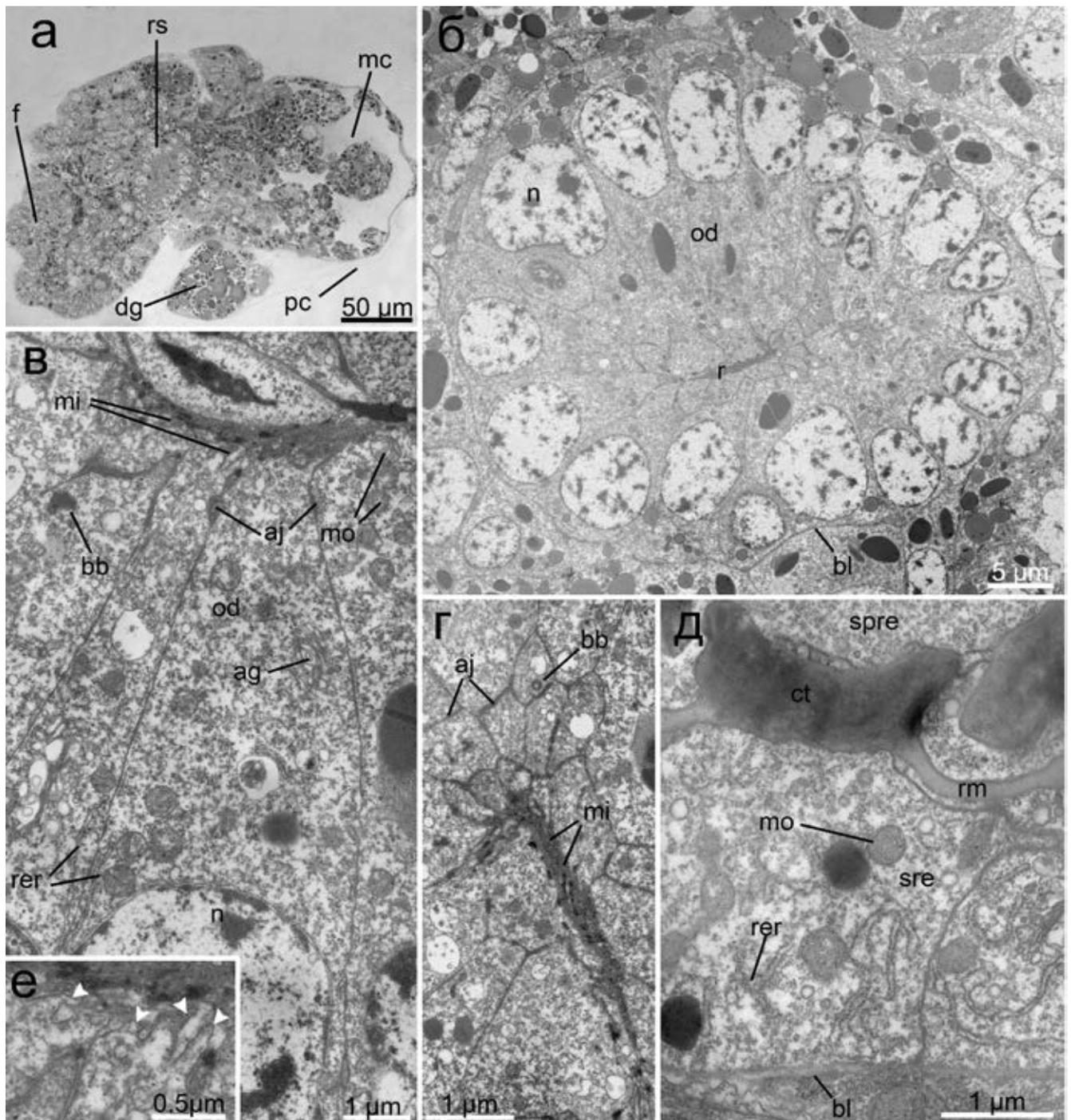
**Рисунок 3.2.37.** Личиночная радула *Margarites helicinus*. **а.** Общий вид радулы велигера на 10 день после оплодотворения, полученные с помощью окраски на неполимеризованный хитин с последующим изучением на КЛСМ. **б.** Трехмерная модель радулы образца, изображенного на рисунке (а). **в.** Радула на 12 день после оплодотворения. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб.



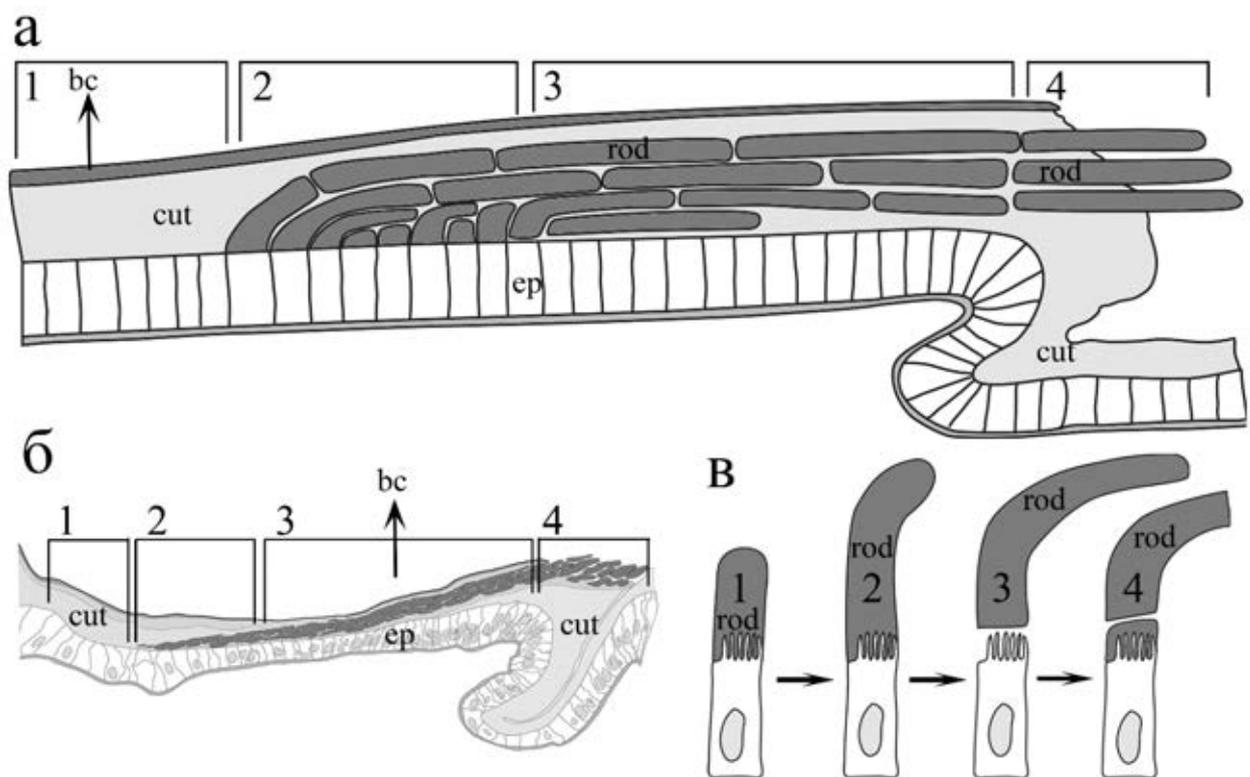
**Рисунок 3.2.38.** Общая морфология велигера *Margarites helycinus* на стадии перед вылуплением из кладки. **а-в.** Трехмерная модель велигера, вид сбоку. **а.** Вид сбоку, контуры раковины (коричневый), тела (серый) и оперкула (красный) непрозрачные. **б.** Тот же ракурс, покровы полупрозрачные. **в.** Большинство систем органов не отображено. Передняя кишка полкпрозрачная. **Обозначения:** *ci* – реснички, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *f* – нога, *mc* – мантийная полость, *ne* – нервная система, *op* – оперкулум, *pr* – протоконх, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *st* – статоцист, *t* – щупальца.



**Рисунок 3.2.39.** Общая морфология личиночной радулы *Margarites helycinus*, световая микроскопия (а) и СЭМ. а. Внешний вид только что вылупившиеся личинки. б. Общий вид ларвальной радулы, выделенной на стадии перед выходом из кладки. в. Увеличенный передний край радулы, личиночная конфигурация радулы отмечена на перезнем крае. г. Средняя часть радулы, количество зубов в поперечном ряду увеличивается. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *wz* – рабочий край радулы.

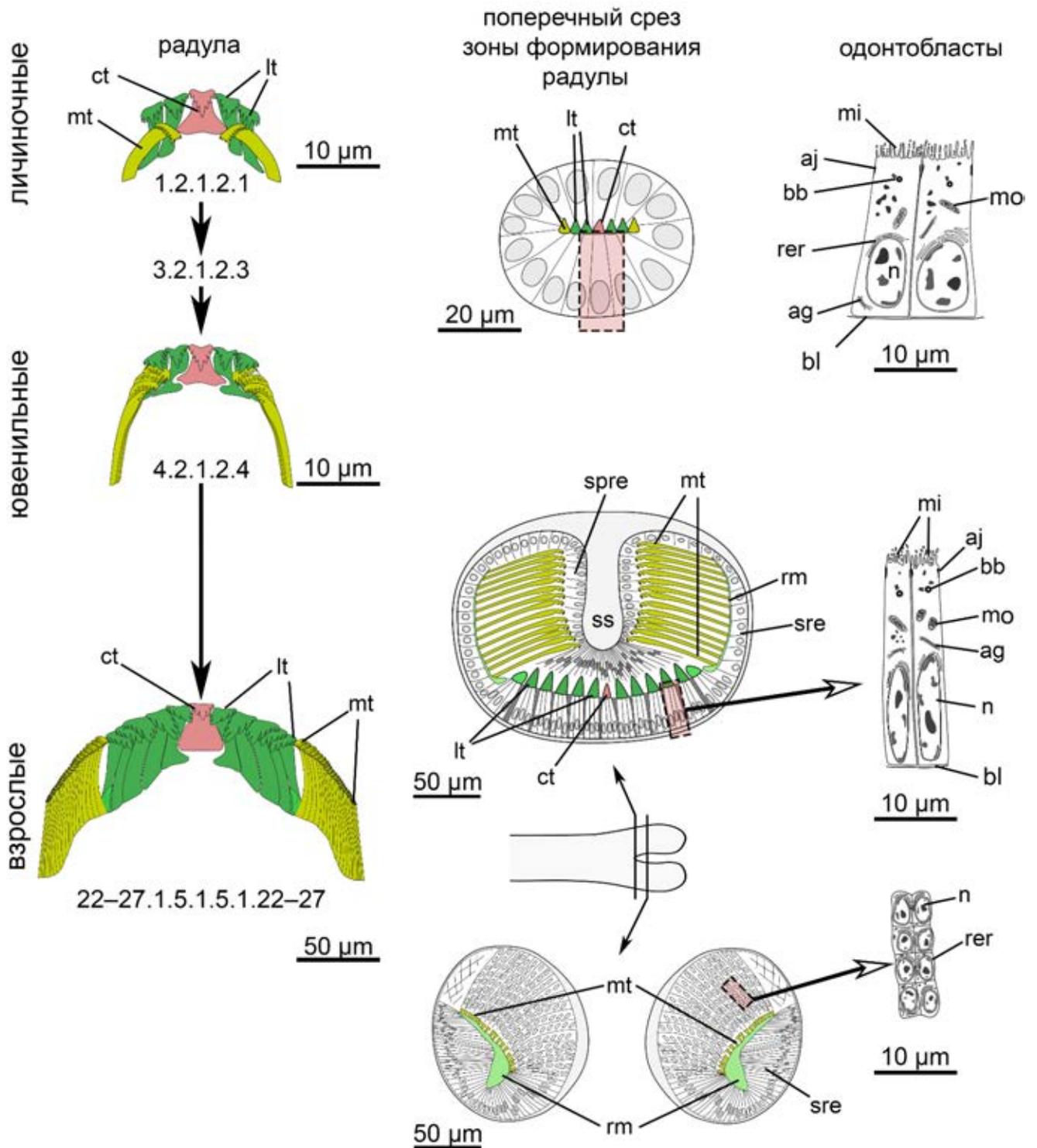


**Рисунок 3.2.40.** Ультратонкое строение радулярного мешка велигера *Margarites helicinus*, ТЭМ. **а.** Фронтальный срез велигера, радулярный мешок срезан поперечно. **б.** Увеличенный поперечный срез через слепой конец радулярного мешка. **в-г.** Апикальная часть одонтобластов. **д.** Апикальная часть субрадулярного эпителия и сформированный центральный зуб радулы. **е.** Увеличенный участок апикальной части одонтобластов с микровиллиями (обозначены стрелочками). **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *f* – нога, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *od* – одонтобласт, *r* – радула, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



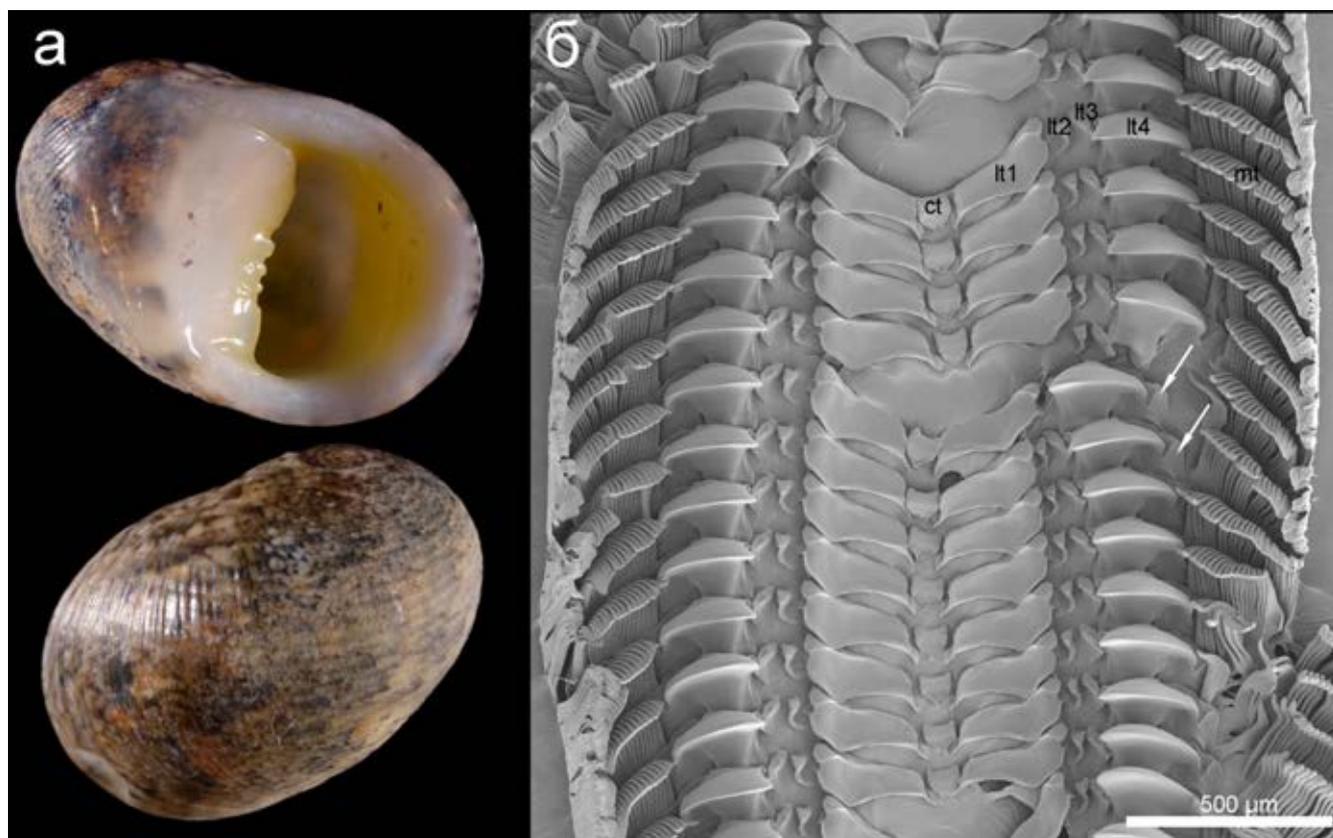
**Рисунок 3.2.41.** Схема формирования челюсти *Puncturella noachina*. **а-б.** Общий вид продольного среза через челюсть. **в.** Схема периодического синтеза гнатобласта. 1 – начало синтеза родлета, 2 – состояние активного синтеза родлета, 3 – прекращение синтеза после формирования родлета, 4 – начало формирования нового родлета. **Обозначения:** *cut* – кутикула, *ep* – эпителий буккальной полости, *rod* – родлеты.

## *Margarites helicinus* (Vetigastropoda)

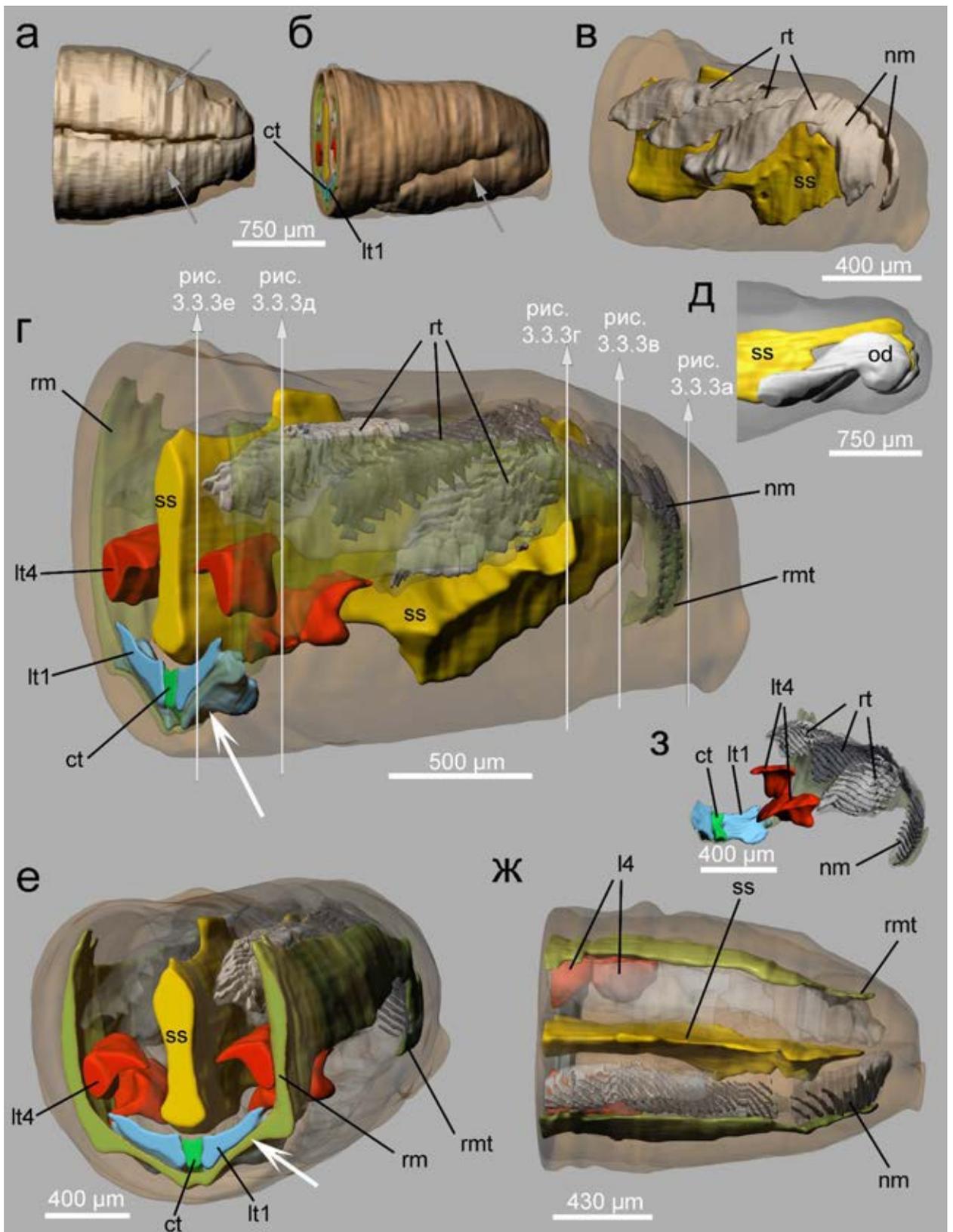


**Рисунок 3.2.42.** Схема онтогенетических изменений радулы и радулярного мешка *Margarites helicinus*. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.

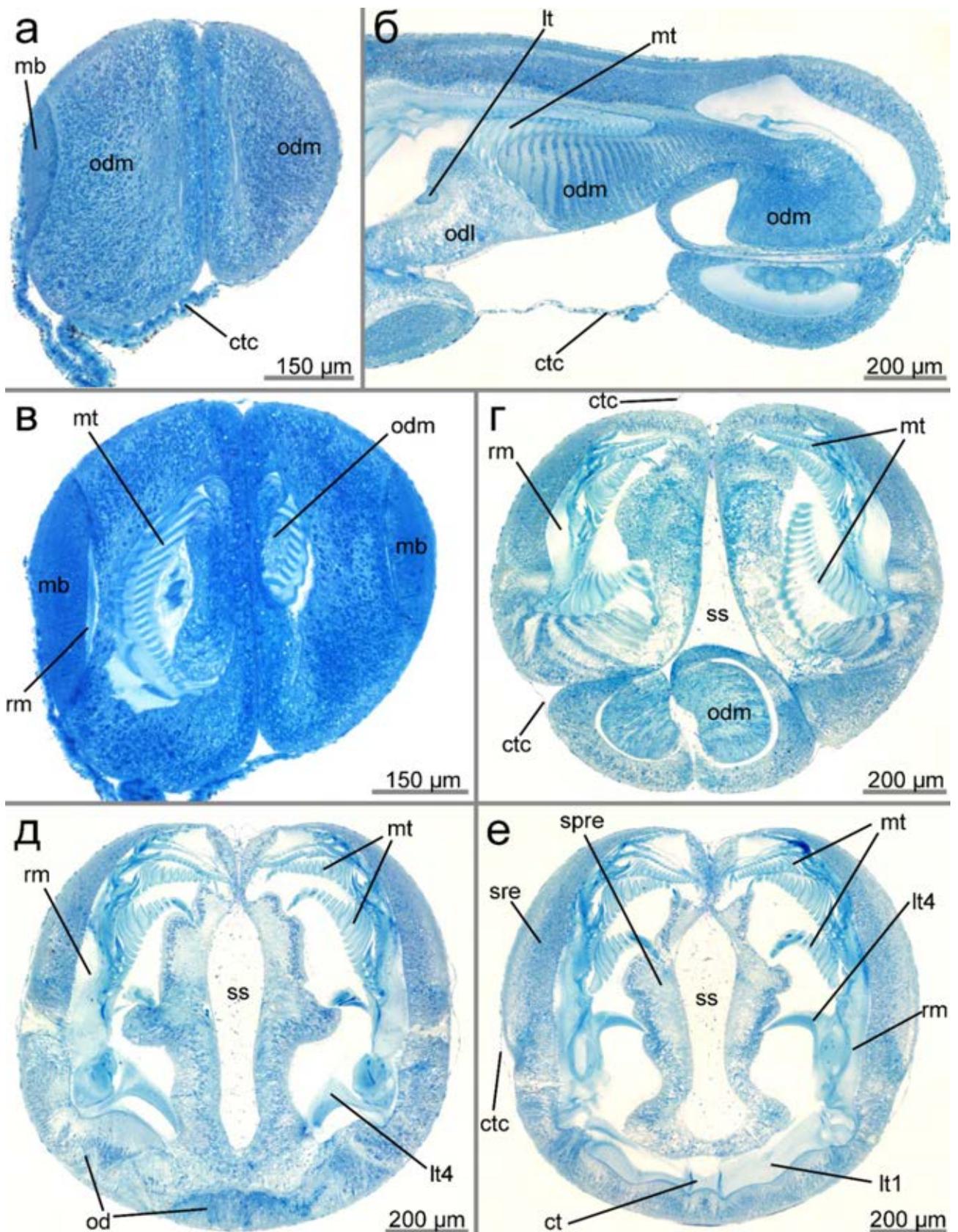
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.3: СТРОЕНИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА  
NERITIMORPHA



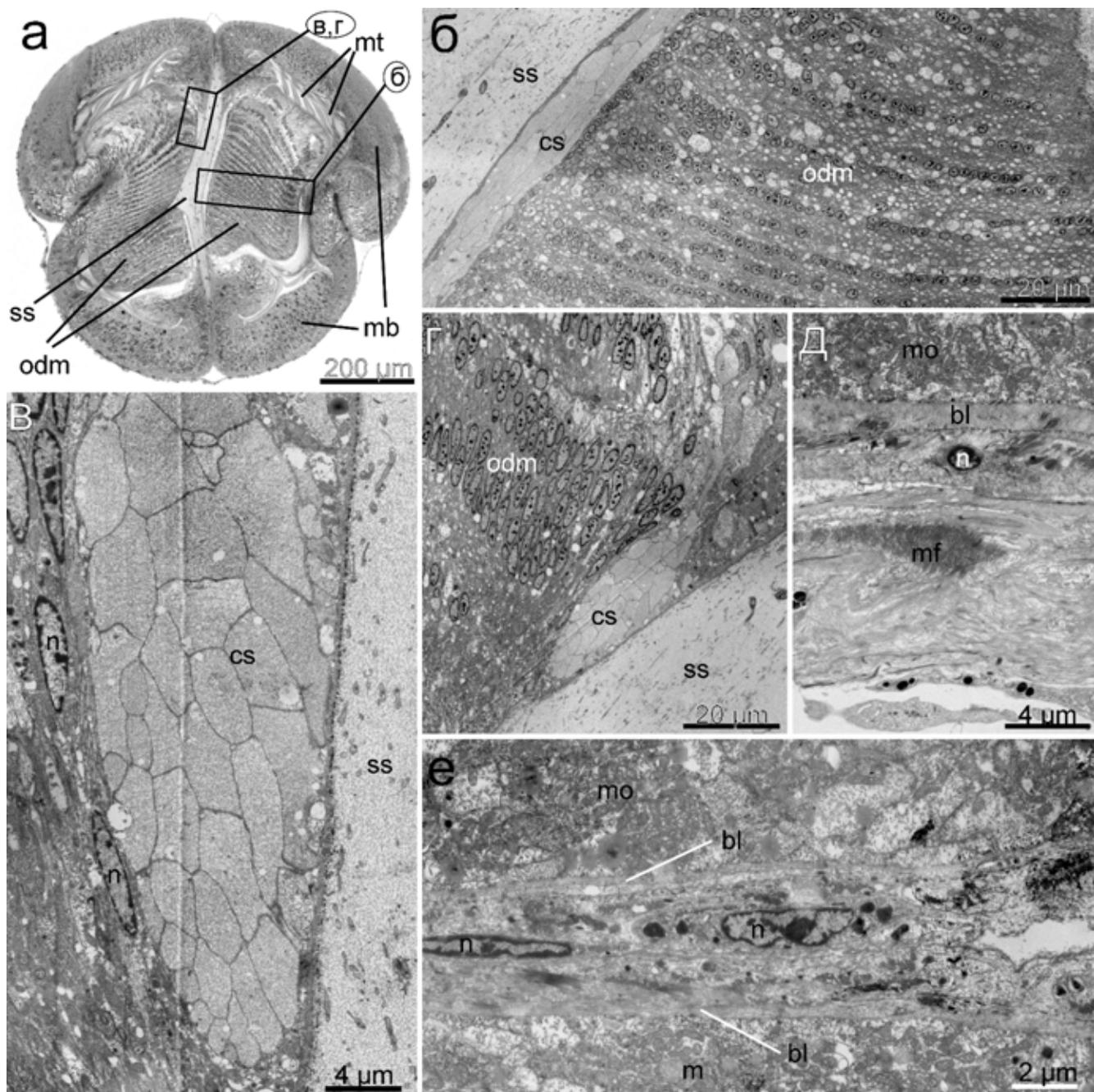
**Рисунок 3.3.1.** Строение радулы *Nerita litterata*. **а.** Внешний вид раковины, вид снизу и сверху, световая микроскопия. **б.** Морфология радулы, вид сверху, СЭМ. Стрелками обозначены лопасти латеральных зубов. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб.



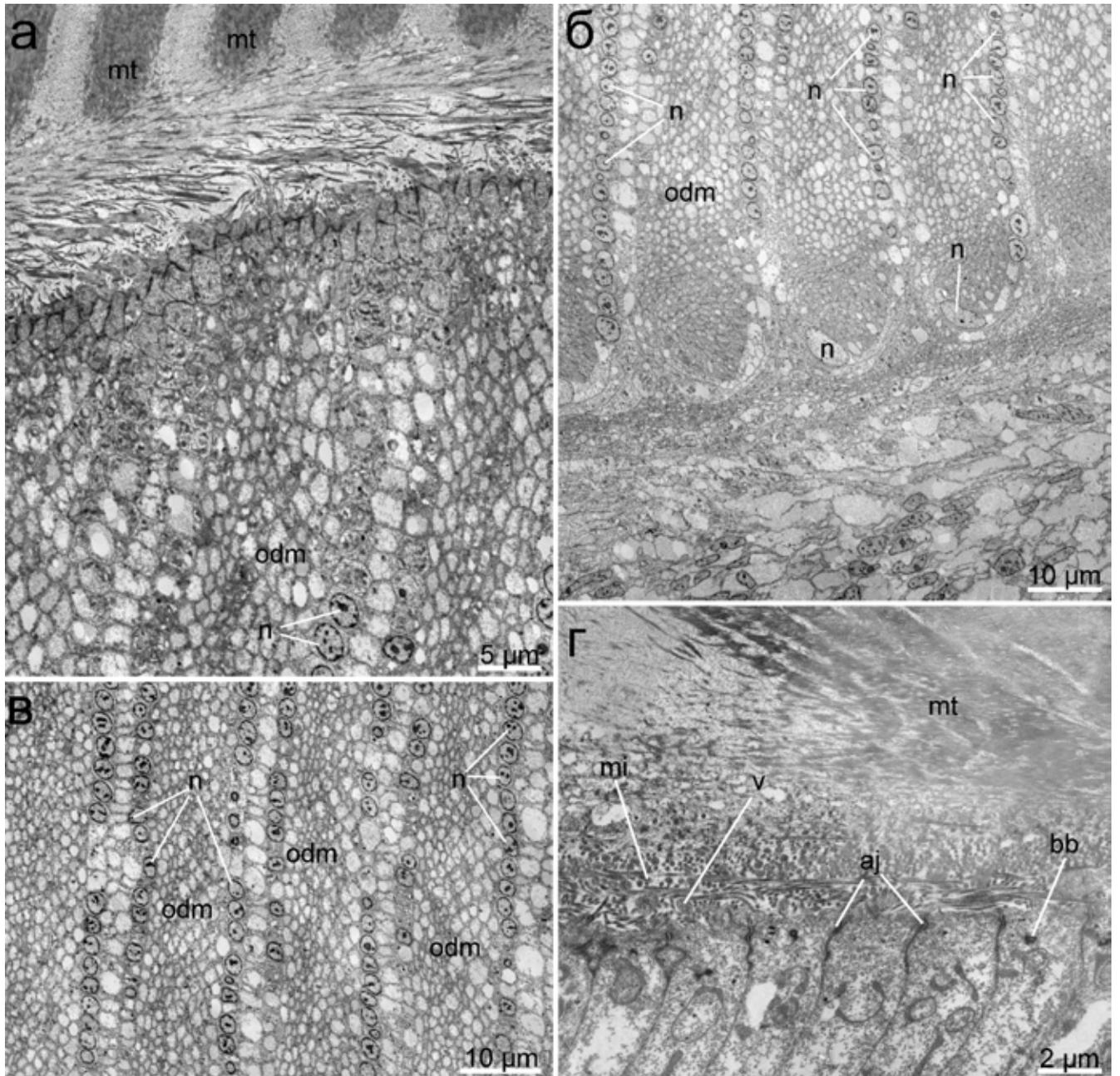
**Рисунок 3.3.2.** Трехмерная модель зоны формирования радулы *Nerita litterata*, реконструированная по серии поперечных полутонких срезов. **а.** Вид сверху, покровы полупрозрачные, соединительнотканная перегородка разделяет зону формирования на две половины. **б.** Вид сбоку, эпителий, синтезирующий радулу формирует складку. **в-д.** Вид сбоку на зону формирования. **е.** Вид изнутри, поддерживающая структура формирует внутренний стержень, разделяющий зону формирования на две части. **ж.** Вид сверху. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *nm* – новый зуб, *od* – одонтобласт, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



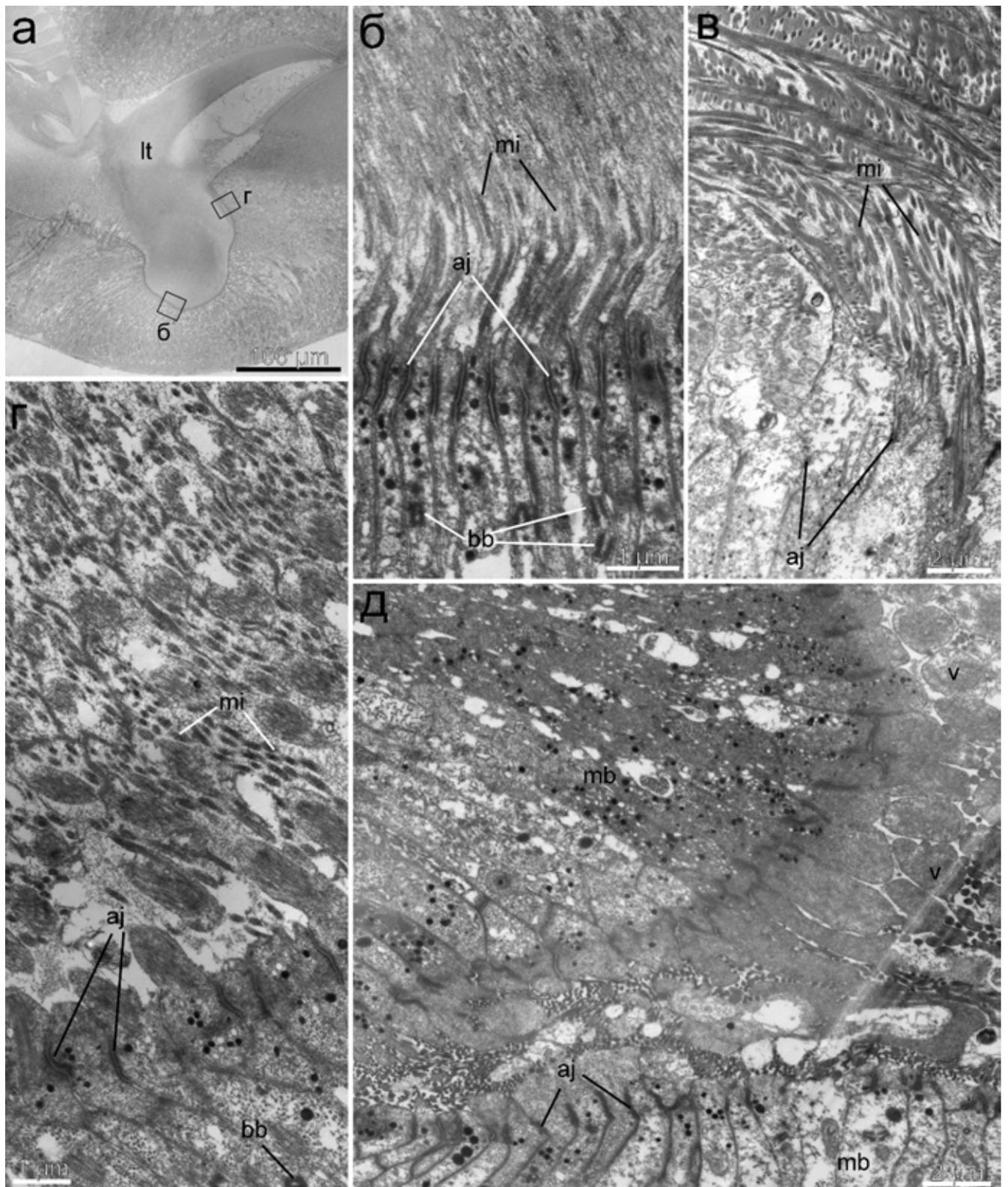
**Рисунок 3.3.3.** Гистологическое строение зоны формирования радулы *Nerita litterata*. Поперечные срезы в разных участках, обозначенных на рисунке 3.3.2 г. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *nm* – новый зуб, *od* – одонтобласт, *odl* – одонтобласты латеральных зубов, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *rm* – радулярная мембрана, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



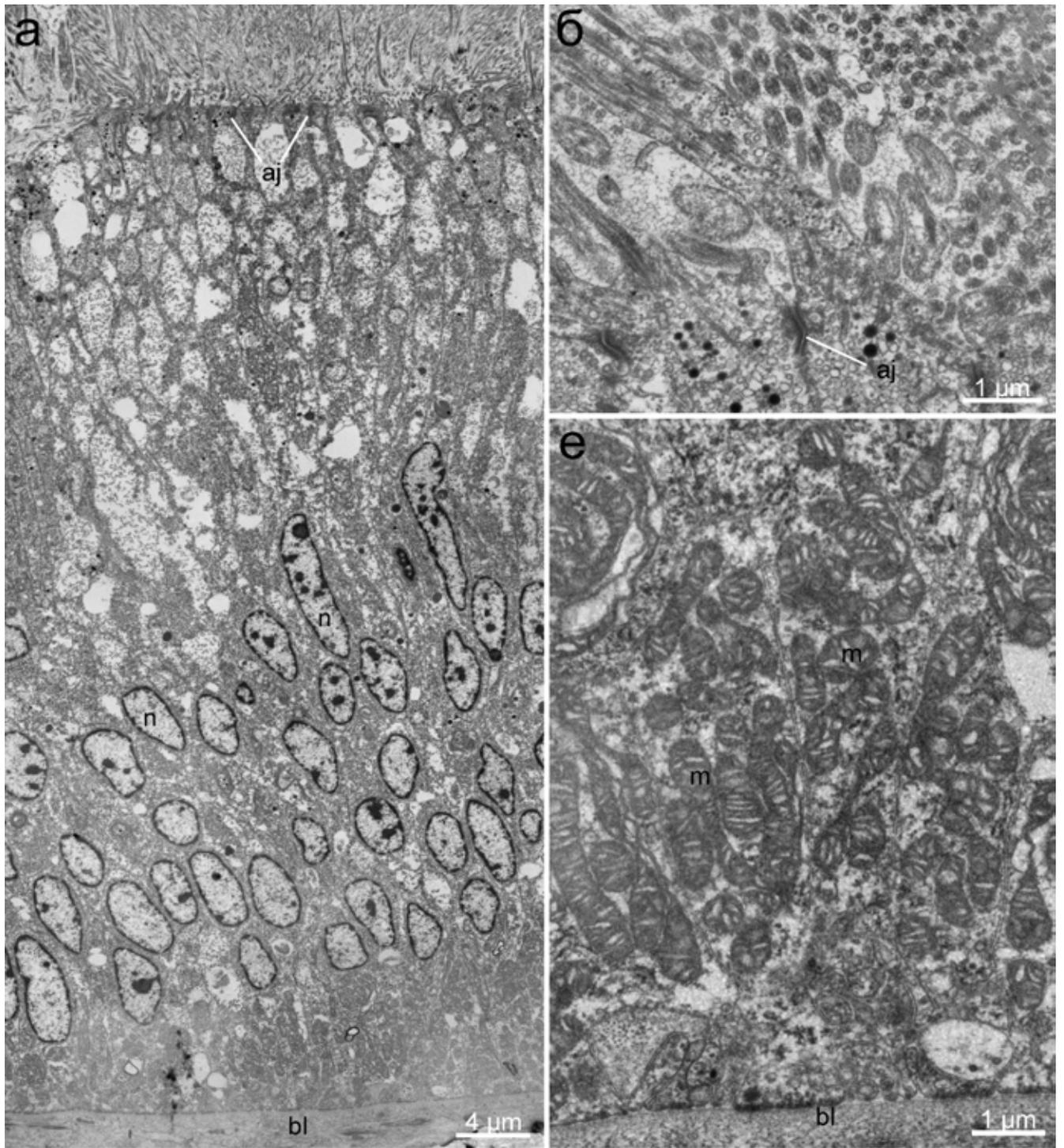
**Рисунок 3.3.4.** Ультратонкое строение зоны формирования *Nerita litterata*. Поперечные срезы, ТЕМ. **а.** Общий вид среза через зону формирования маргинальных зубов, квадратами обозначены соответствующие микрофотографии. **б.** Основание одонтобластов. **в-г.** Дополнительная поддерживающая структура. **д-е.** Соединительнотканная оболочка радулярного мешка. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *cs* – хитиновое веретено, *mb* – мембранобласты, *mf* – миофиламенты, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



**Рисунок 3.3.5.** Ультраструктура одонтобластов маргинального зуба *Nerita litterata*, поперечные срезы, ТЭМ. **а.** Апикальная часть одонтобластов. **б.** Базальная часть одонтобластов. **в.** Средняя часть групп одонтобластов. **г.** Апикальная часть одонтобластов на большем увеличении. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *mi* – микровилли, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *v* – вакуоль.

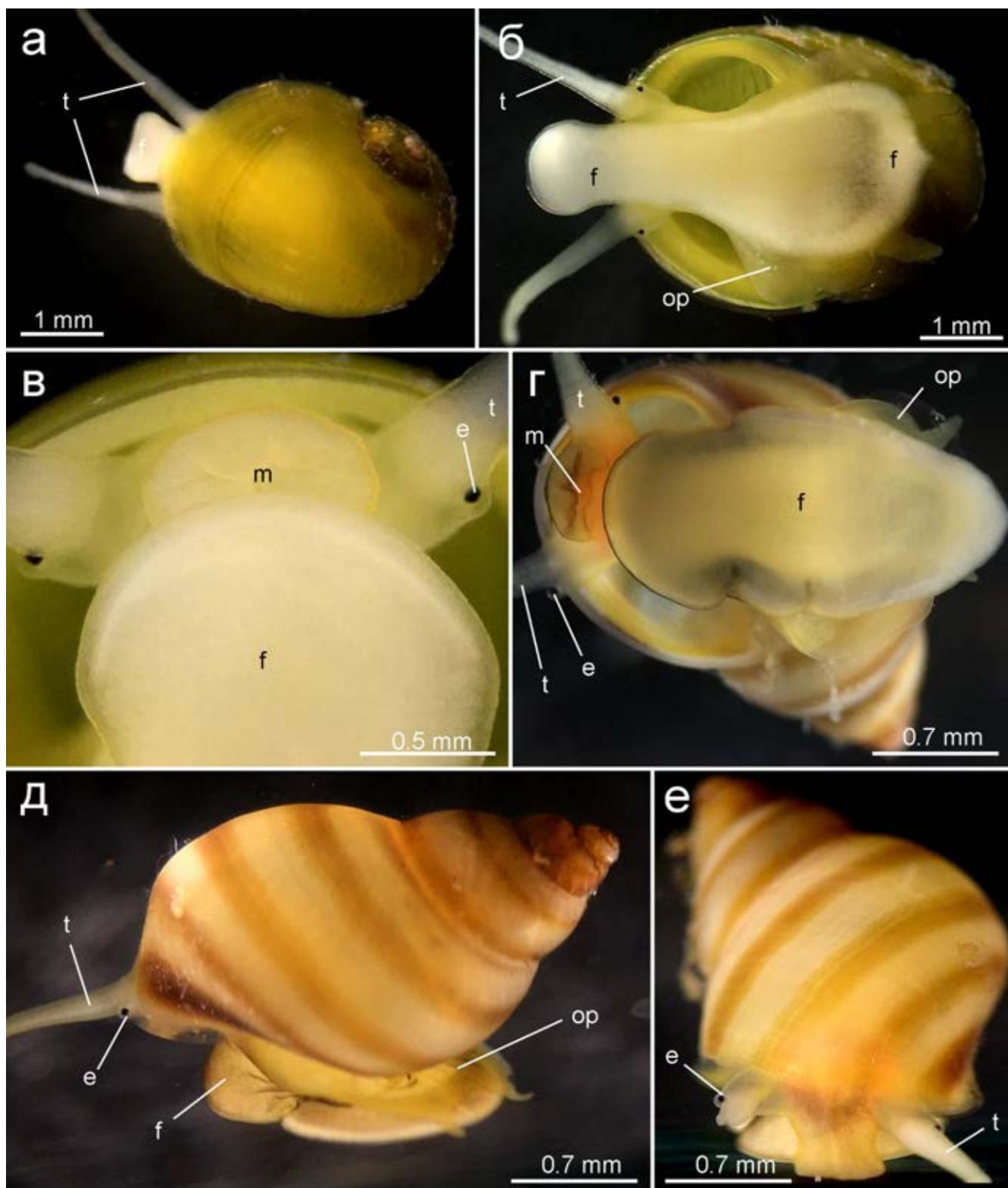


**Рисунок 3.3.6.** Ультраструктура одонтобластов и мембранобластов латеральных зубов *Nerita litterata*, поперечные срезы, ТЭМ. **а.** Общий вид латерального зуба, квадратами обозначены соответствующие фотографии. **б, г.** Ультраструктура апикальных частей одонтобластов в разных местах. **в, д.** Ультраструктура апикальных частей мембранобластов в разных местах. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *mb* – мембранобласты, *mi* – микровилли, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *v* – вакуоль.

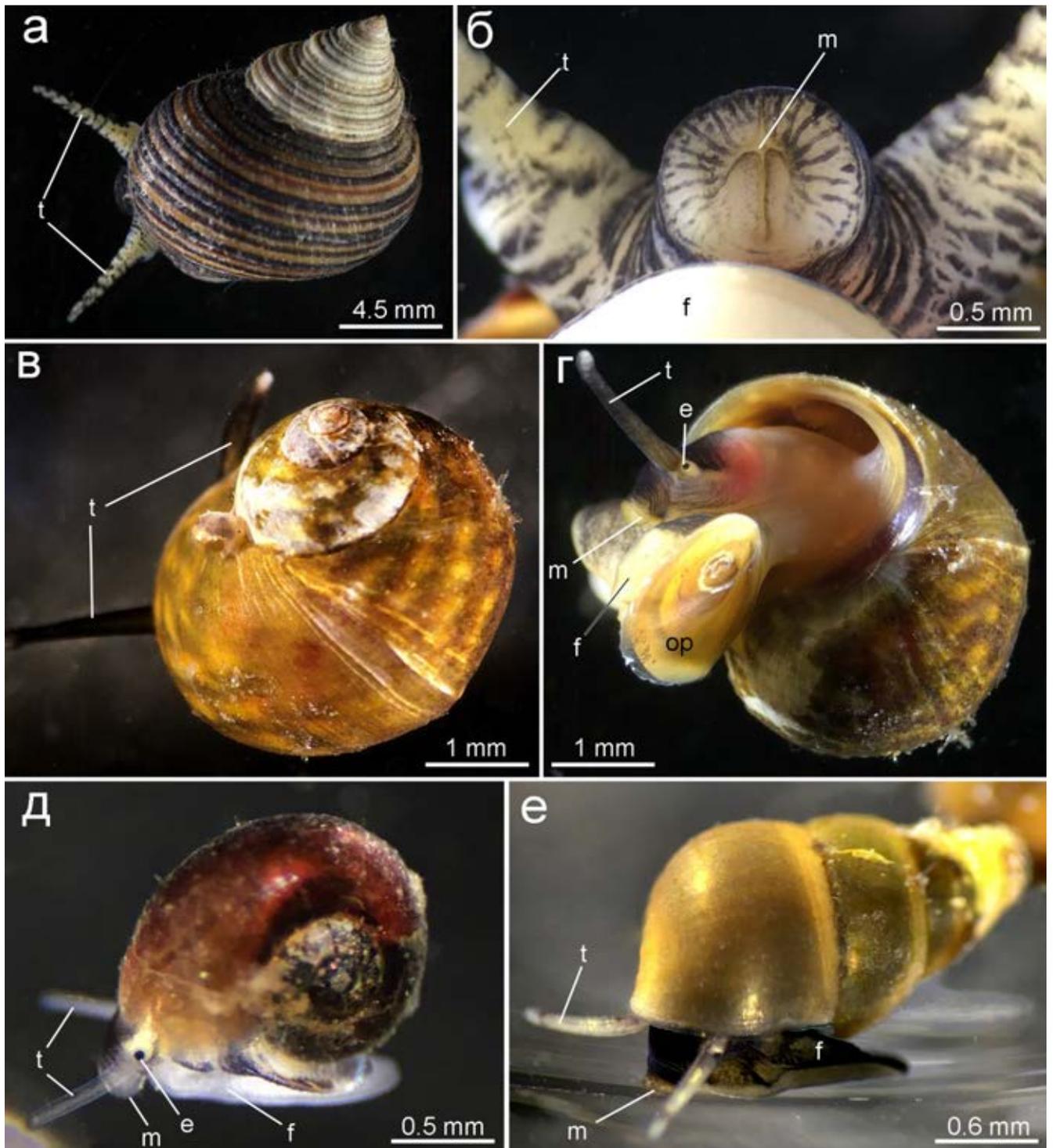


**Рисунок 3.3.7.** Ультратонкое строение мембранобластов *Nerita litterata*, поперечные срезы, ТЭМ. **а.** Общий вид мембранобластов. **б.** Детализация апикальной части и базальной части (**в**). **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *m* – митохондрии, *n* – ядро.

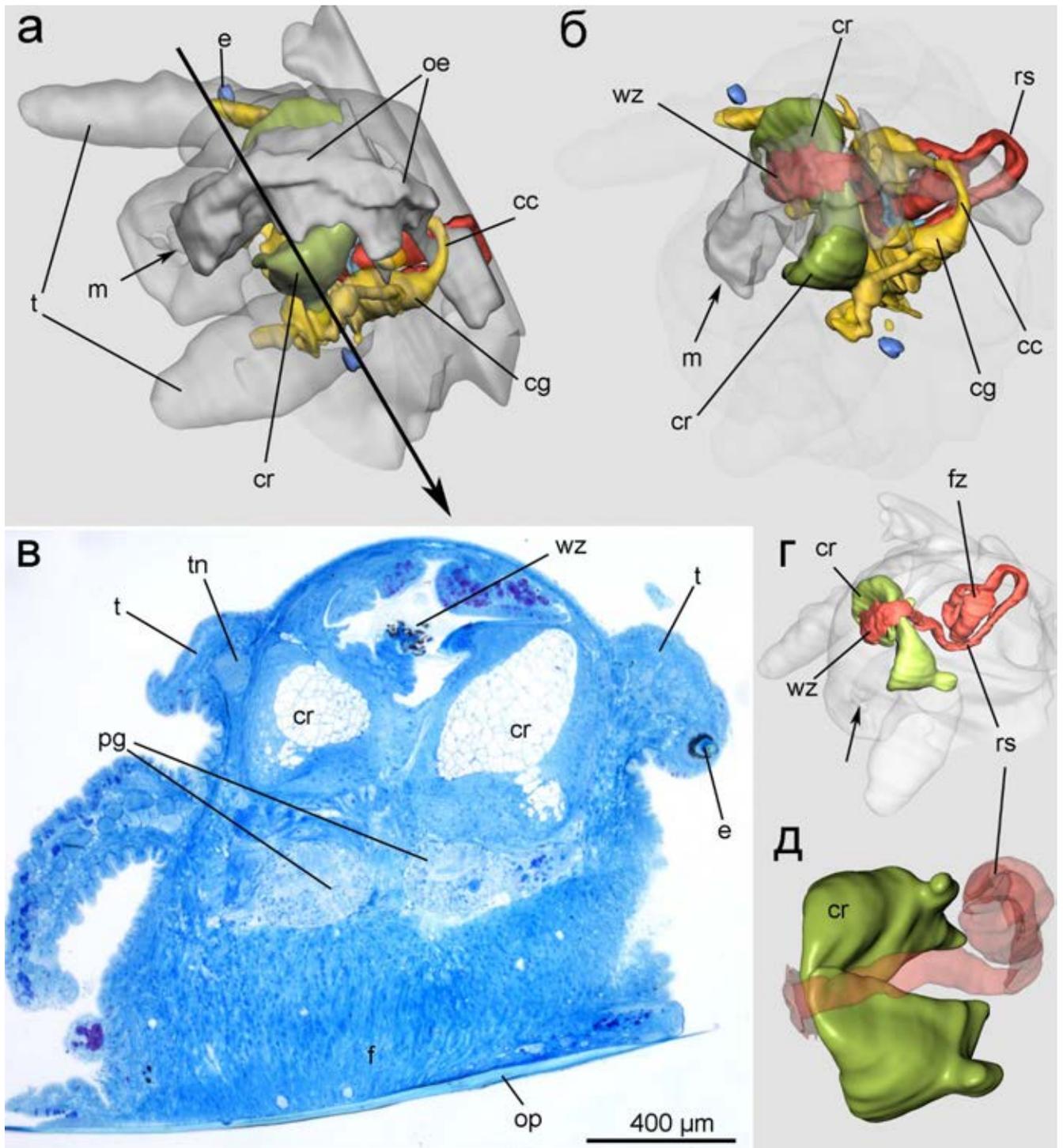
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.4: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ  
ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА CAENOCASTROPODA



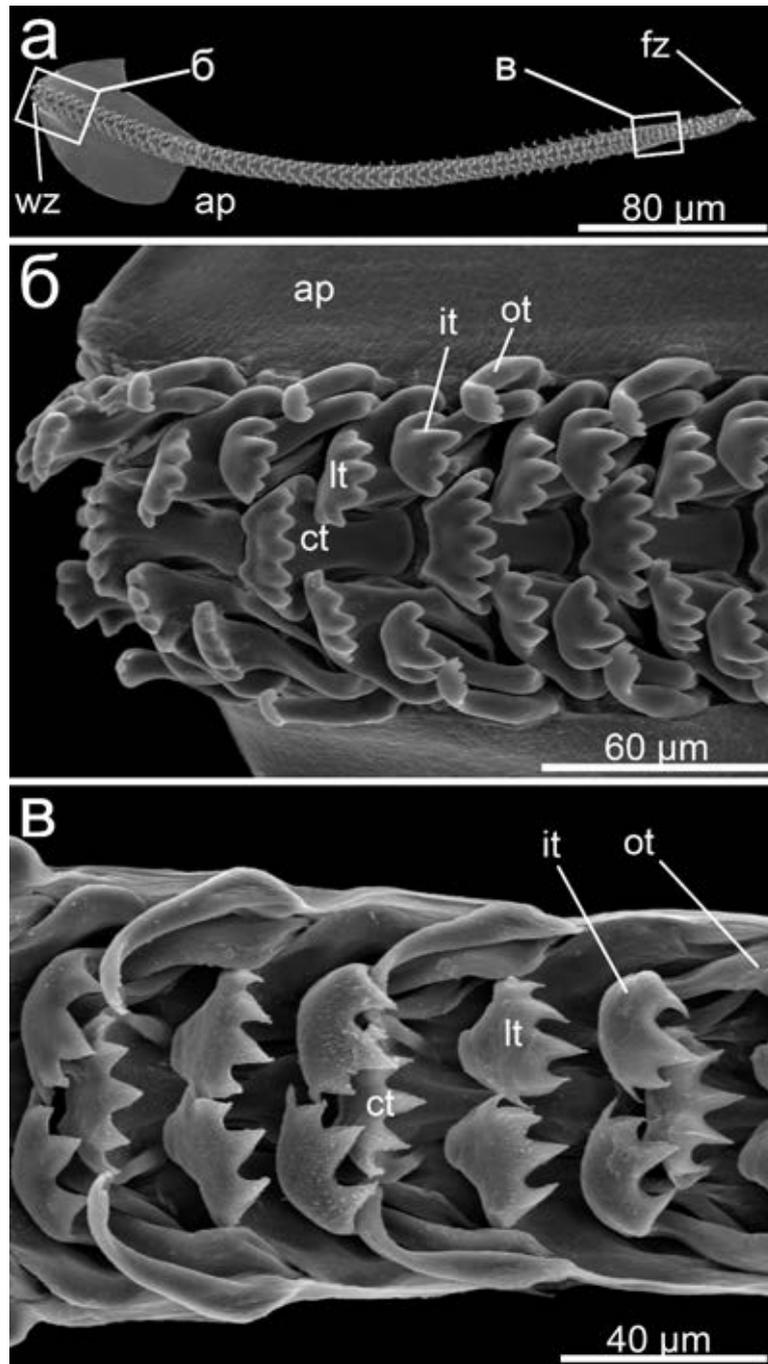
**Рисунок 3.4.1.** Внешний вид *Lacuna pallidula* (а-в) и *Lacuna vineta* (г-е), световая микроскопия. а. Вид сверху. б. Вид снизу на ползающего по стеклу моллюска. в. Фото головы на большем увеличении. г. Вид снизу. д. Вид сбоку. е. Вид анфас. **Обозначения:** *e* – глаз, *f* – нога, *m* – рот, *op* – оперкулум, *t* – щупальца,



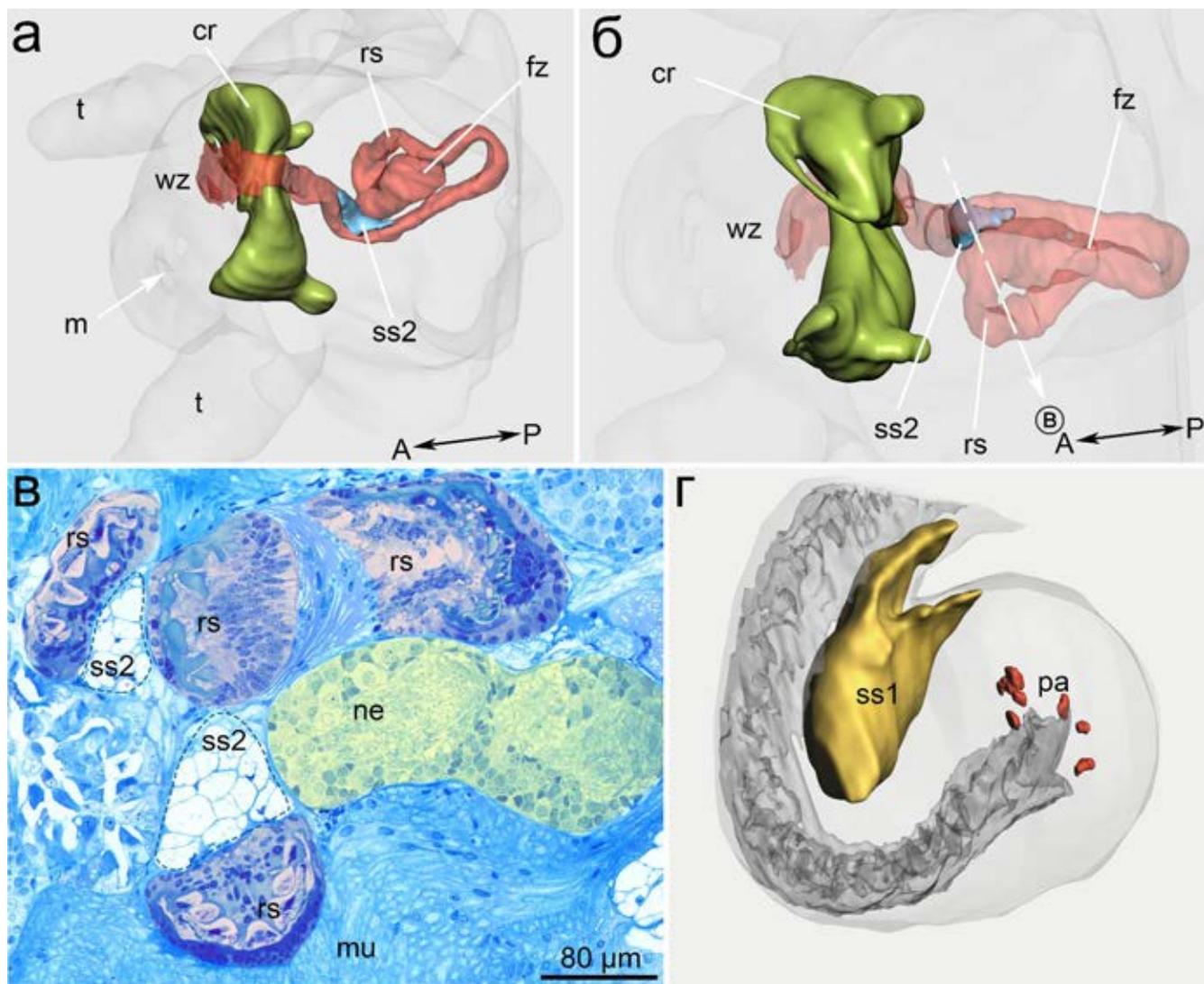
**Рисунок 3.4.2.** Внешний вид *Littorina littorea* (а-б), *Littorina obtusata* (в-г), *Skeneopsis planorbis* (д), *Peringia ulvae* (е), световая микроскопия. а, в. вид сверху. б. Вид снизу. г-е. Вид сбоку. **Обозначения:** *e* – глаз, *f* – нога, *m* – рот, *op* – оперкулум, *t* – щупальца.



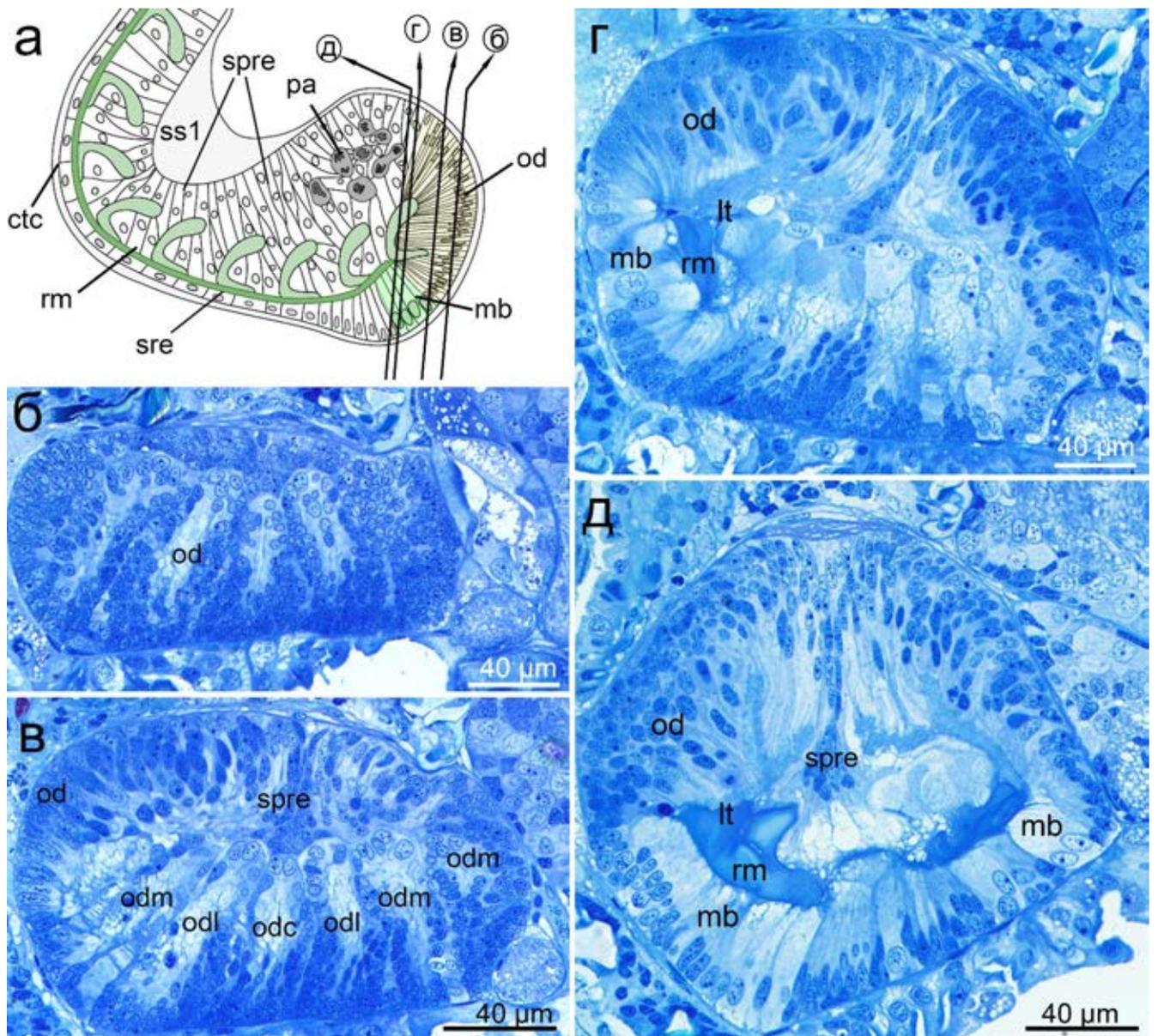
**Рисунок 3.4.3.** Морфология буккального комплекса *Lacuna pallidula*. Трехмерная модель головного конца, реконструированного по серии полутонких срезов (а, б, г, д) и полутонкий срез (в). **а.** Вид сверху, покровы полупрозрачные, стенки пищеварительной системы серые непрозрачные. **б.** Тот же ракурс, стенка кишки прозрачная. **в.** Полутонкий поперечный срез через голову, место обозначено стрелкой на рис. а. **г-д.** Вид сверху на модель радулярного аппарата. **Обозначения:** *cc* – церебральная комиссура, *cg* – церебральный ганглий, *cr* – хрящи одонтофора, *fz* – зона формирования зубов, *m* – рот, *oe* – пищевод, *rs* – радулярный мешок, *t* – щупальца, *tn* – нерв щупальца, *wz* – рабочий край радулы.



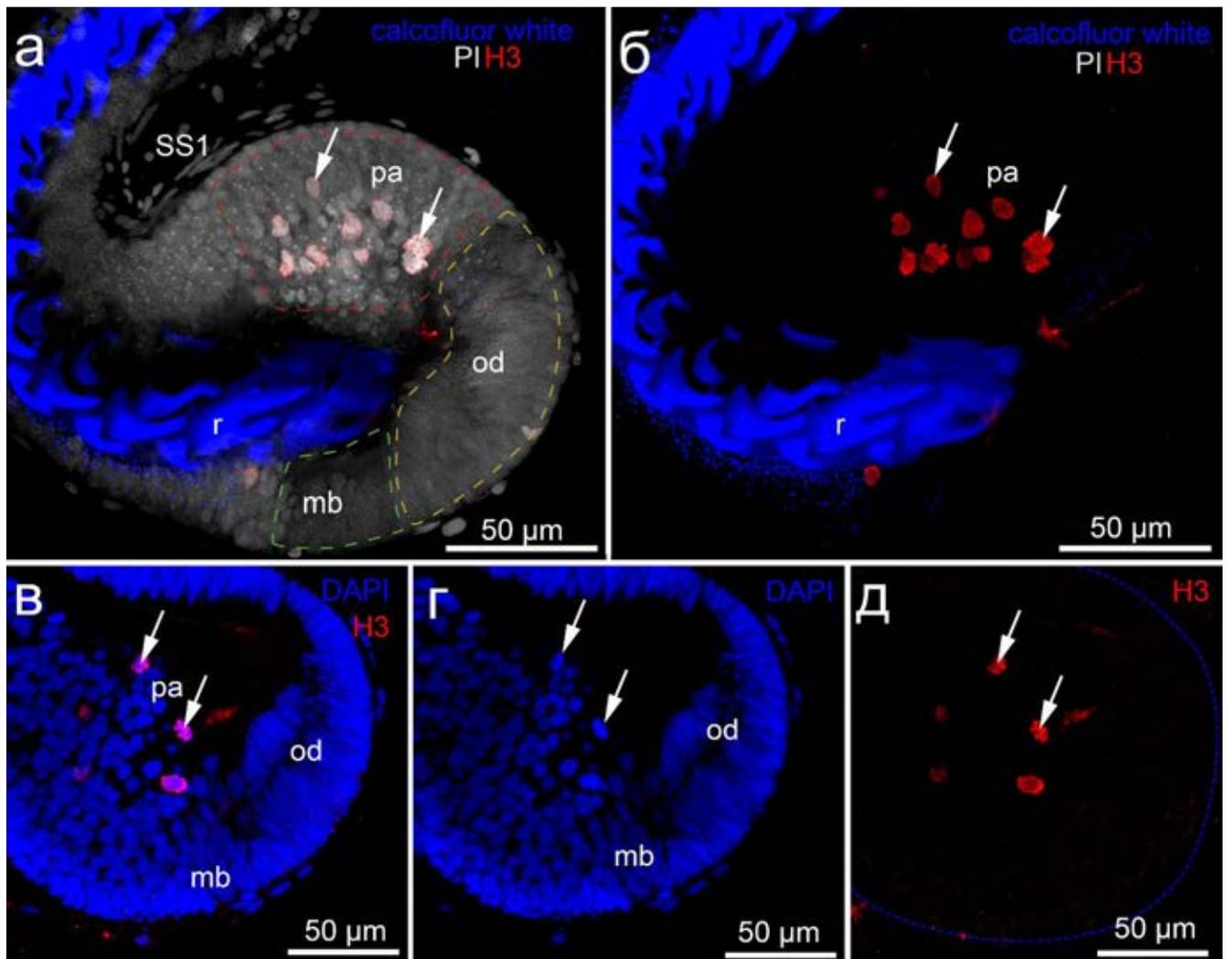
**Рисунок 3.4.4.** Общая морфология радулы взрослых особей *Lacuna pallidula*, СЭМ. **а.** Общий вид сверху. **б.** Увеличенный участок рабочего края. **в.** Участок радулы, ближе к зоне формирования. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренний маргинальный зуб, *lt* – латеральный зуб, *om* – внешний маргинальный зуб, *wz* – рабочий край радулы.



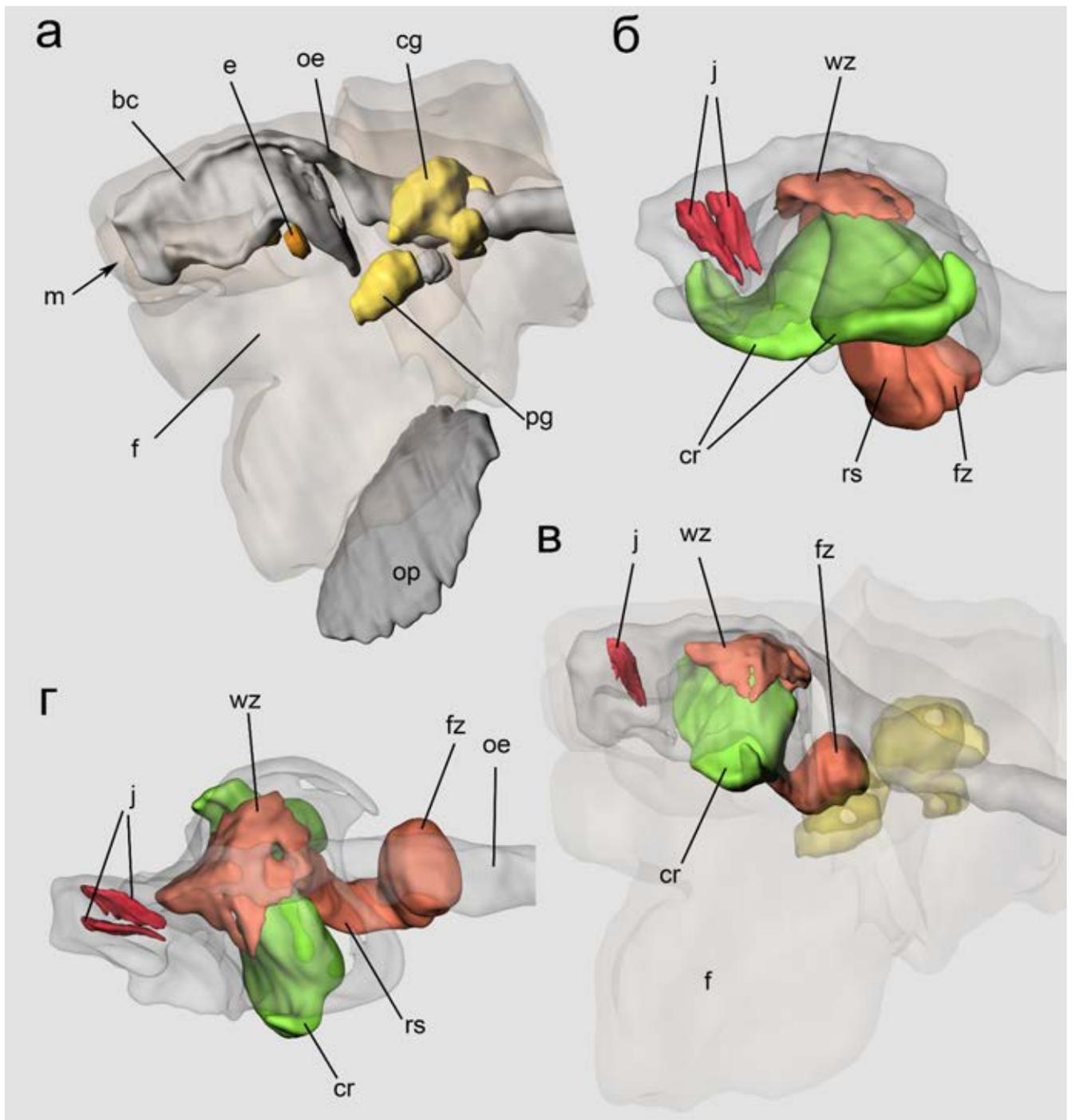
**Рисунок 3.4.5.** Общая морфология радулярного мешка *Lacuna pallidula*. **а-б.** Трехмерная модель головы. Дополнительная хрящевидная поддерживающая структура. **в.** Полутонкий срез через эту поддерживающую структуру. **г.** Трехмерная реконструкция зоны формирования, вид сбоку. Красный контур – пролиферирующие клетки. **Обозначения:** *cr* – хрящи одонтофора, *fz* – зона формирования зубов, *mu* – мышцы, *ne* – нервная система, *pa* – зона пролиферации, *rs* – радулярный мешок, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка, *ss 2* – поддерживающая структура на загибе радулярного мешка, *t* – щупальца, *wz* – рабочий край радулы.



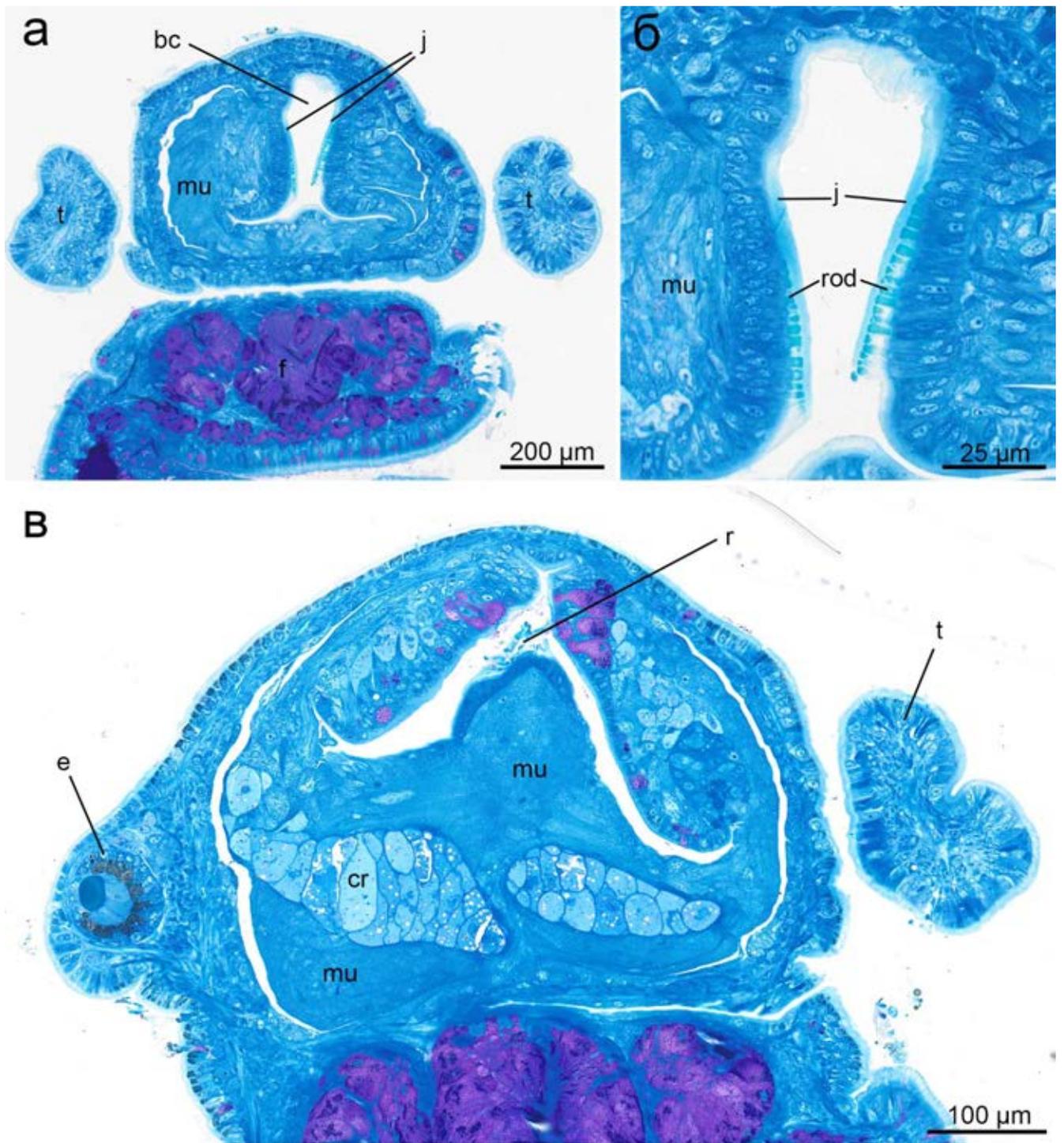
**Рисунок 3.4.6.** Детали строения зоны формирования радулы *Lacuna pallidula*. **а.** Схема продольного среза через радулярный мешок. Стрелками указаны соответствующие полутонкие поперечные срезы **б-д.** **Обозначения:** *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mb* – мембранобласты, *odc* – группы одонтобластов, *odl* – одонтобласты латеральных зубов, *odm* – одонтобласты маргинальных зубов, *pa* – зона пролиферации, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss1* – поддерживающая структура радулярного мешка, *ss2* – поддерживающая структура на загибе радулярного мешка.



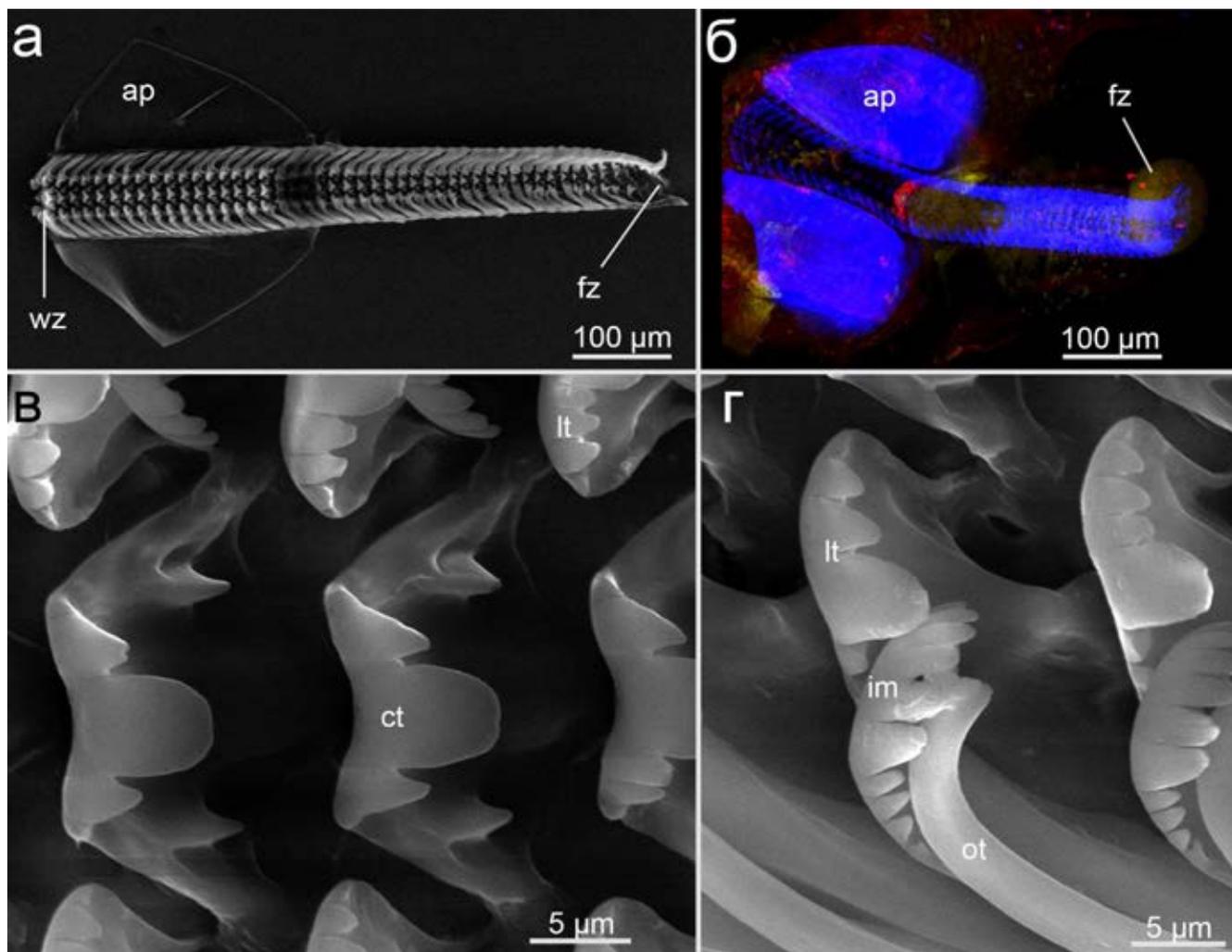
**Рисунок 3.4.7.** Особенности строения радулярного мешка *Lacuna pallidula*, КЛСМ. **а-б.** Синий цвет – радула, окрашенная CalcofluorWhite; белый – ядра, окрашенные Propidium Iodide (PI); красный – ядра, окрашенные на anti-phospho(Ser10)-histone3 (H3). **в-д.** Синий цвет – ядра, окрашенные DAPI; красный – ядра, окрашенные на anti-phospho(Ser10)-histone3 (H3). Стрелками на в-д отмечены пролиферирующие ядра. **Обозначения:** *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *od* – одонтобласты, *mb* – мембранобласты, *pa* – зона пролиферации, *r* – радула, *ss1* – поддерживающая структура радулярного мешка, *ss2* – поддерживающая структура на загибе радулярного мешка.



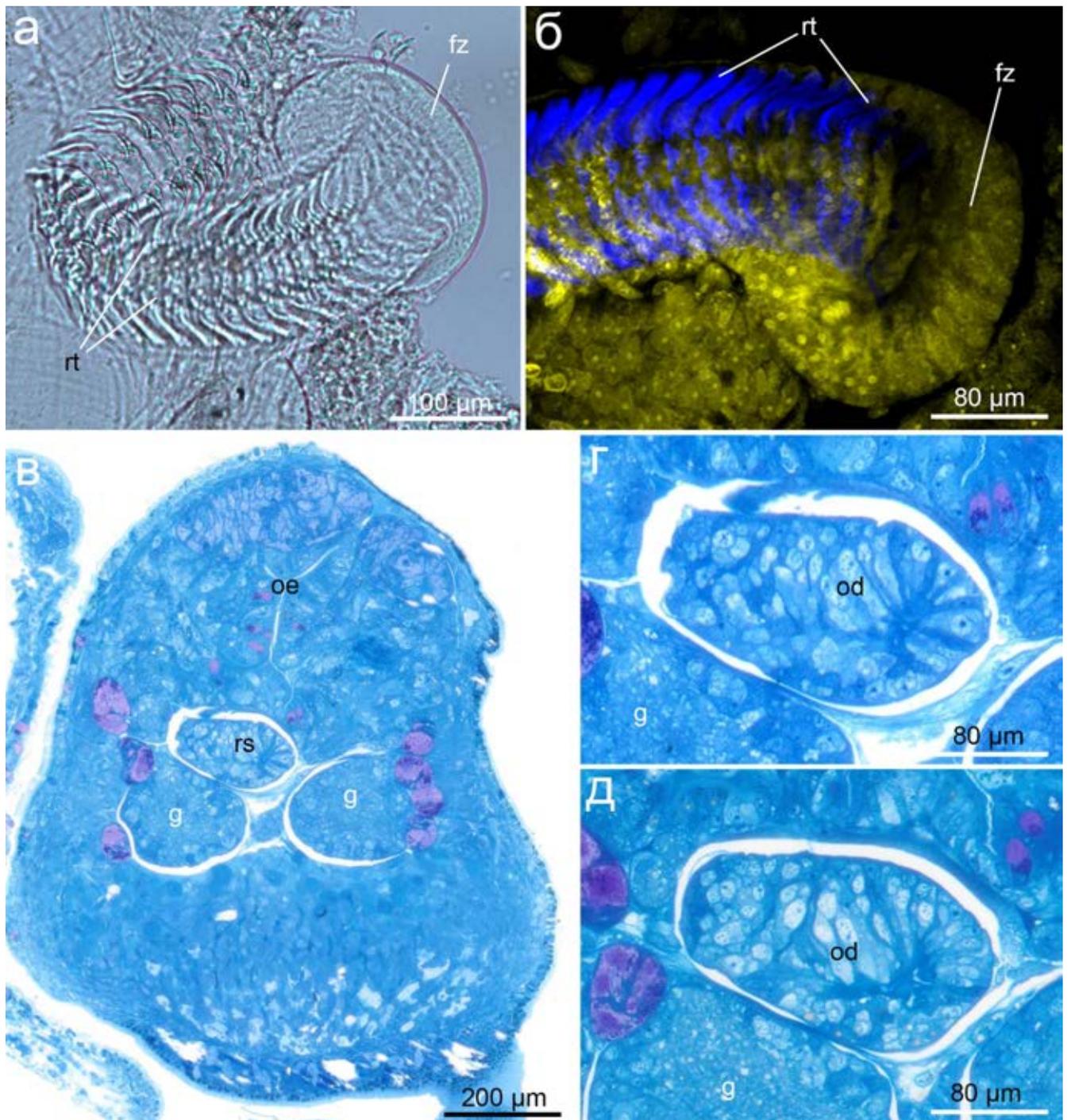
**Рисунок 3.4.8.** Трехмерная модель головы *Skeneopsis planorbis*. **а.** Вид сбоку, передняя кишка непрозрачная серая. **б.** Вид сбоку на переднюю кишку, стенки которой полупрозрачные. **в.** Вид сбоку, стенки кишки полупрозрачные. **г.** Вид сверху. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cg* – церебральный ганглий, *cr* – хрящи одонтофора, *e* – глаз, *f* – нога, *fz* – зона формирования зубов, *j* – челюсть, *m* – рот, *oe* – пищевод, *op* – оперкулум, *pg* – педальный ганглий, *rs* – радулярный мешок, *wz* – рабочий край радулы.



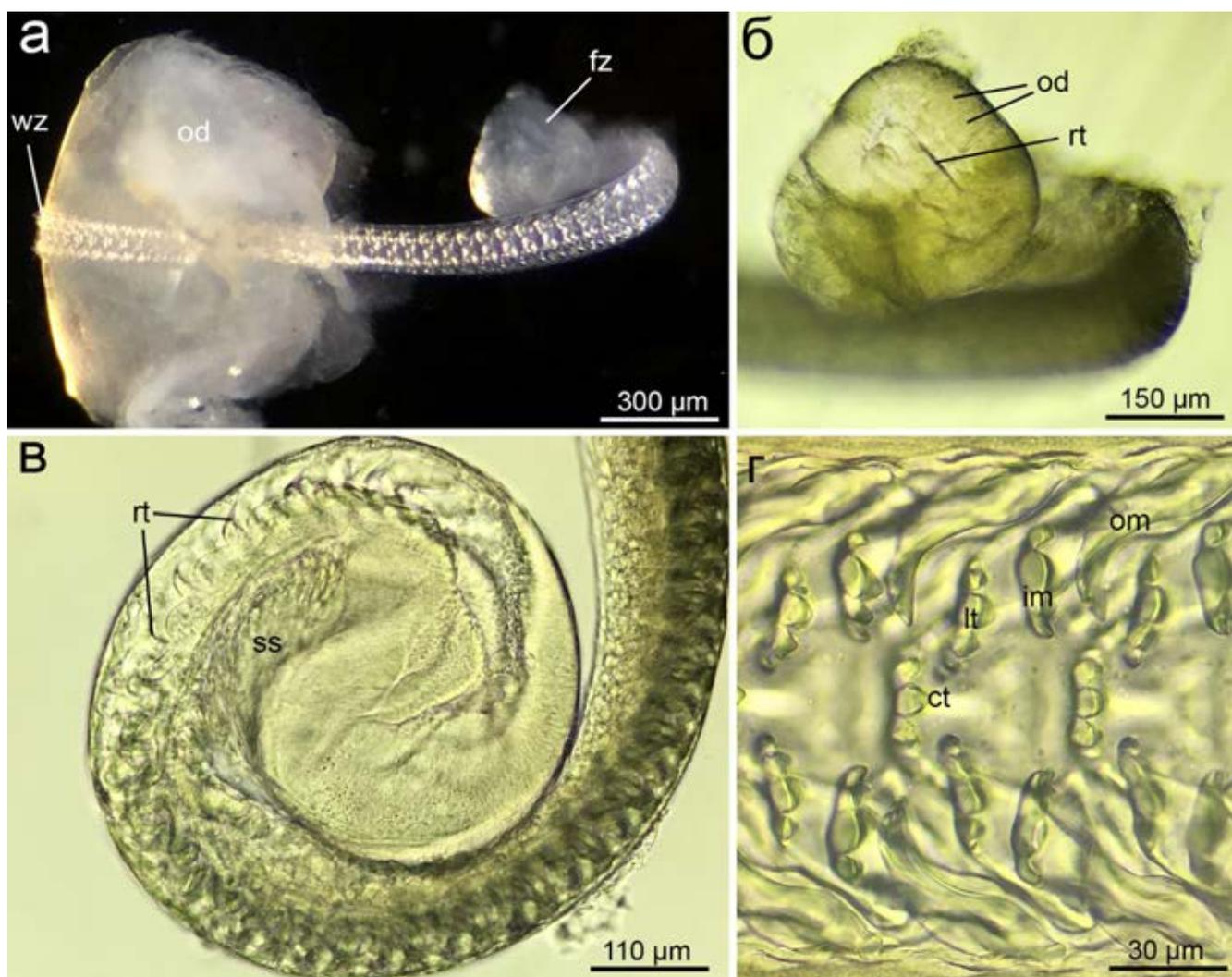
**Рисунок 3.4.9.** Морфология буккального комплекса *Skeneopsis planorbis*. Поперечные полутонкие срезы, световая микроскопия. **а.** Срез в районе челюстей. **б.** Увеличенный участок челюстей. **в.** Срез через рабочий край радулы и одонтофор. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cr* – хрящи одонтофора, *f* – нога, *j* – челюсть, *mu* – мышцы, *r* – радула, *rod* – родлеты, *t* – щупальце.



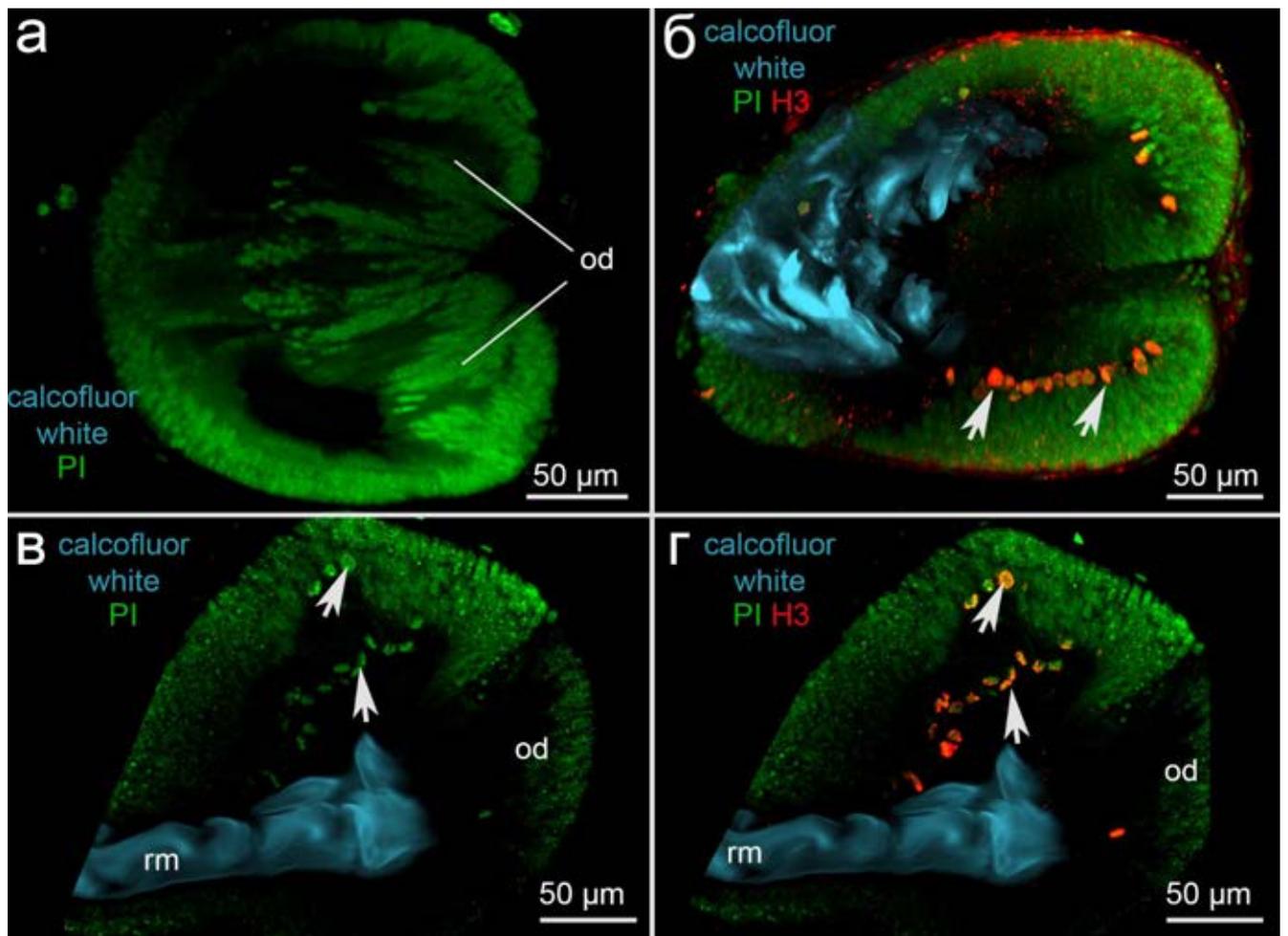
**Рисунок 3.4.10.** Морфология радулы *Skeneopsis planorbis*. **а, в-г** – СЭМ, **б** – КЛСМ. **а.** Общий вид. **б.** Радула, окрашенная CalcofluorWhite. **в.** Увеличенный участок радулы с центральным зубом. **г.** Латеральные и маргинальные зубы. **Обозначения:** *ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне, *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренний маргинальный зуб, *lt* – латеральный зуб, *om* – внешний маргинальный зуб, *wz* – рабочий край радулы.



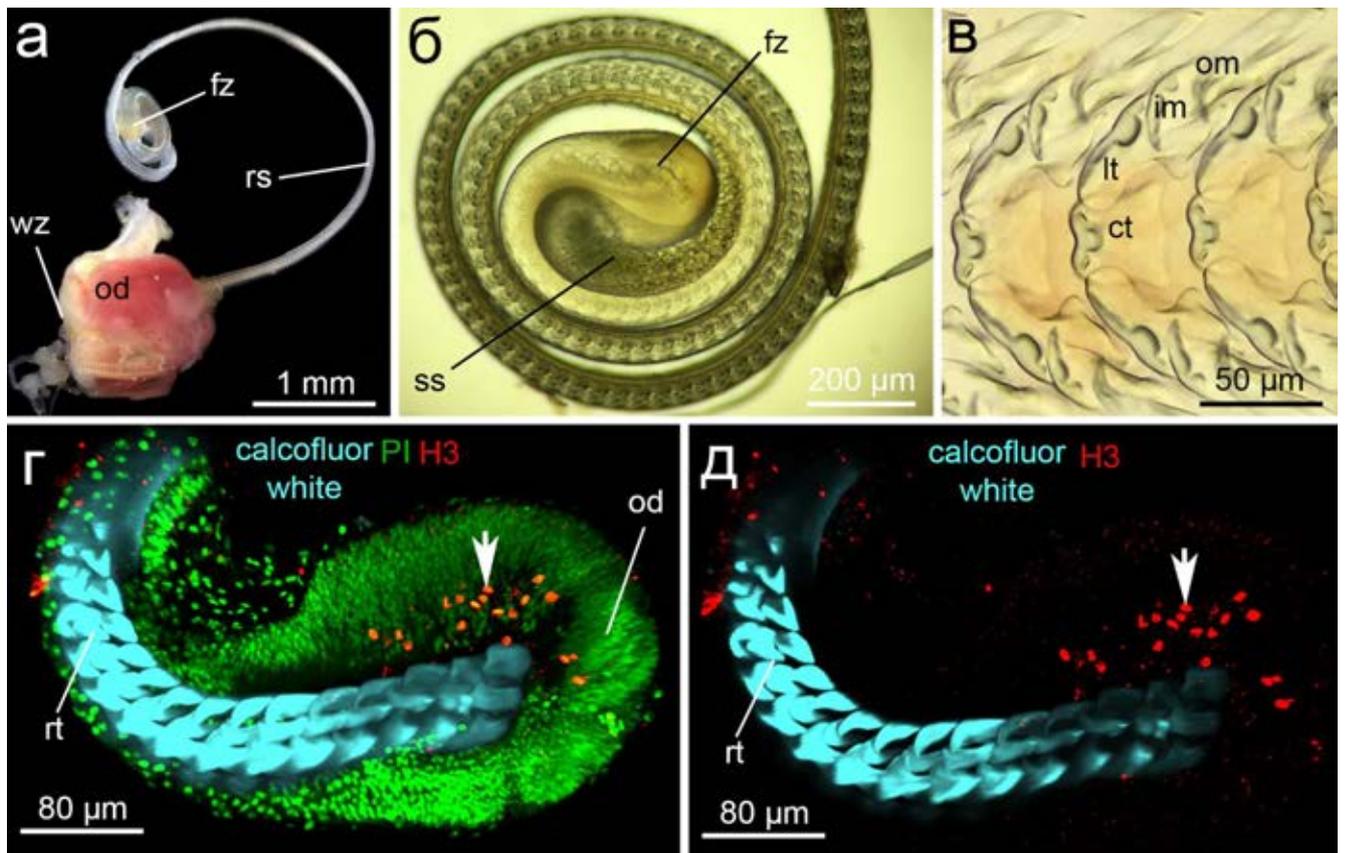
**Рисунок 3.4.11.** Морфология радулярного мешка *Skeneopsis planorbis*. **а.** Общий вид радулярного мешка, световая микроскопия. **б.** Радула окрашена CalcofluorWhite (синий), ядра Propidium Iodide (желтый), КЛСМ. **в.** Поперечный полутонкий срез через зону формирования радулы. **г-д.** Поперечные срезы через зону одонтобластов. **Обозначения:** *fz* – зона формирования зубов, *g* – ганглий, *od* – одонтобласты, *oe* – пищевод, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы.



**Рисунок 3.4.12.** Морфология радулы *Lacuna vineta*, световая микроскопия. **а.** Общий вид выделенного радулярного аппарата. **б.** Зона формирования, вид сверху. **в.** Вид сбоку на зону формирования. **г.** Общая сорфология радулы, вид сверху. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренний маргинальный зуб, *lt* – латеральный зуб, *od* – одонтобласты, *om* – внешний маргинальный зуб, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка, *wz* – рабочий край радулы.



**Рисунок 3.4.13.** Организация зоны формирования *Lacuna vineta*, КЛСМ. Зеленый – ядра, окрашенные Propidium Iodide (PI); красный – митотические ядра, окрашенные на anti-phospho(Ser10)-histone3 (H3), голубой – радула, окрашенная CalcofluorWhite. Стрелками обозначены митотические ядра. **а.** Вид сверху на зону формирования, оптический срез через зону одонтобластов. **б.** Вид сверху, оптический срез на уровне супрарадулярного эпителия. **в.** Вид сбоку, оптический срез через зону формирования. **г.** Тот же ракурс, что и в рисунке (в) с митотическими ядрами. **Обозначения:** *od* – одонтобласты, *rm* – радулярная мембрана.



**Рисунок 3.4.14.** Морфология радулы и зоны формирования *Littorina obtusata*, световая микроскопия (г-д), КЛСМ (г-д). **а.** Внешний вид выделенного радулярного мешка. **б.** Вид сбоку на зону формирования. **в.** Вид сверху на радулу. **г.** Вид сбоку, оптический срез через зону формирования. **г.** Тот же ракурс, что и на рисунке (в), только с митотическими ядрами. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренний маргинальный зуб, *lt* – латеральный зуб, *od* – одонтобласти, *om* – внешний маргинальный зуб, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка, *wz* – рабочий край радулы.

**Рисунок 3.4.15.** Строение глоточного вооружения *Peringia ulvae*. **а-в, е** – световая микроскопия, **г-д** – фото люминесцентная микроскопия, **ж-к** – КЛСМ. **а.** Внешний вид глоточного вооружения, вид сверху на выделенный буккальный комплекс. **б.** Увеличенный участок края челюсти. **в.** Увеличенный участок радулы. **г-д.** Морфология буккального вооружения, покрашенного на неполимеризованный хитин (синий). **е.** Вид сверху на зону формирования. **ж, и.** Вид сбоку, оптический срез через зону формирования. **з, к.** Тот же ракурс, что и в рисунке (ж) с митотическими ядрами. Белыми стрелками указаны митотические ядра. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренний маргинальный зуб, *j* – челюсть, *lt* – латеральный зуб, *od* – одонтобласти, *om* – внешний маргинальный зуб, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка, *wz* – рабочий край радулы.

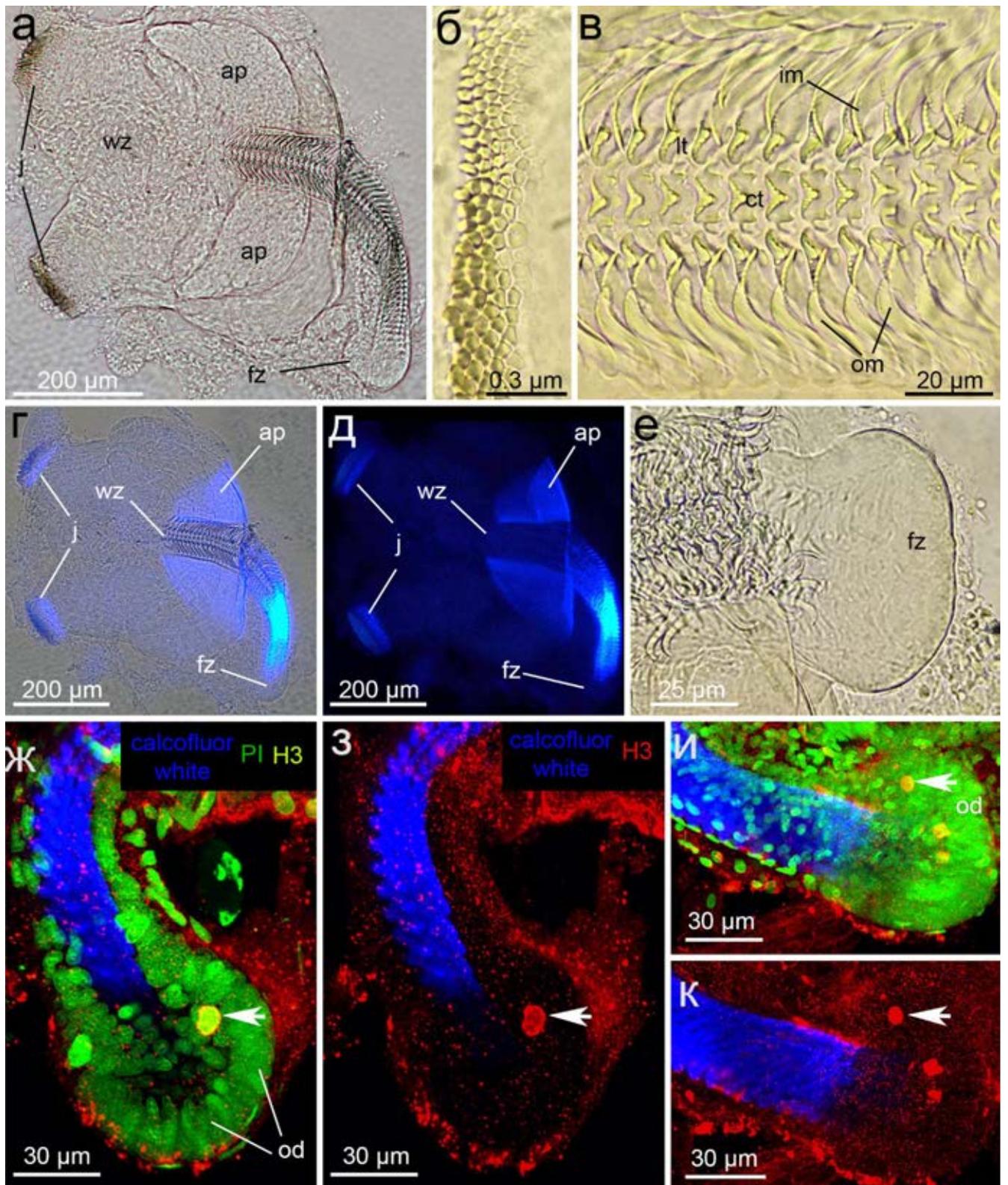
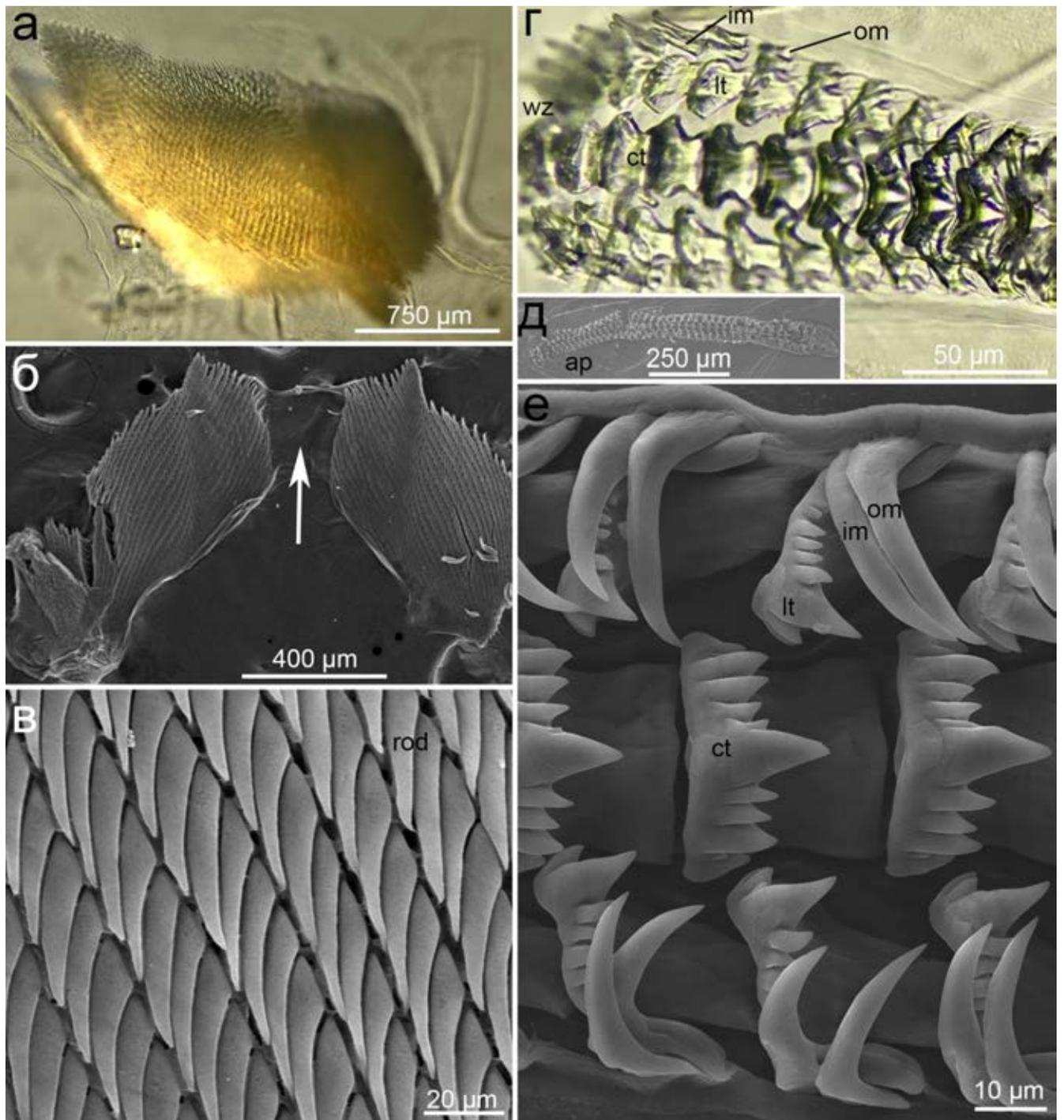
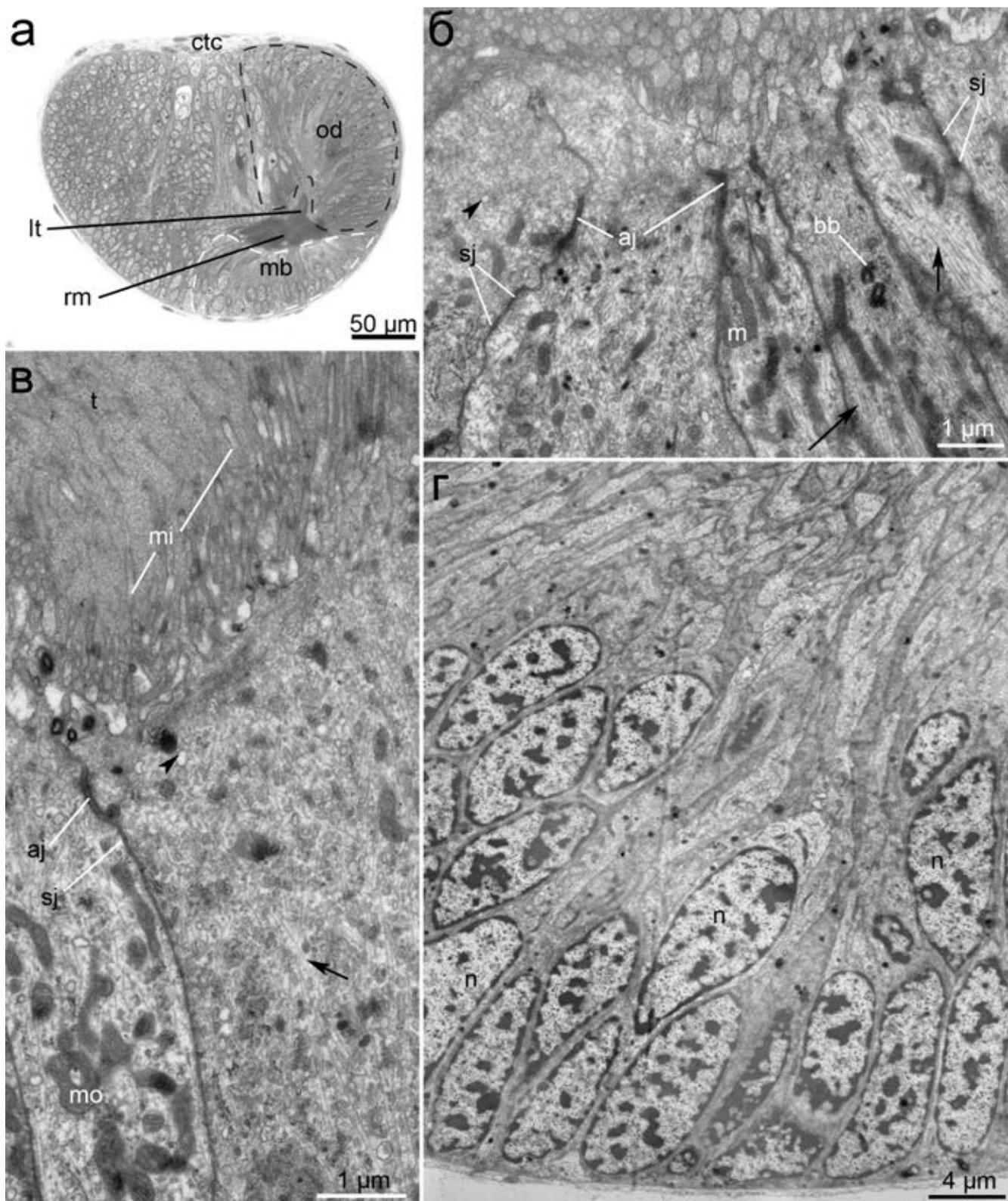


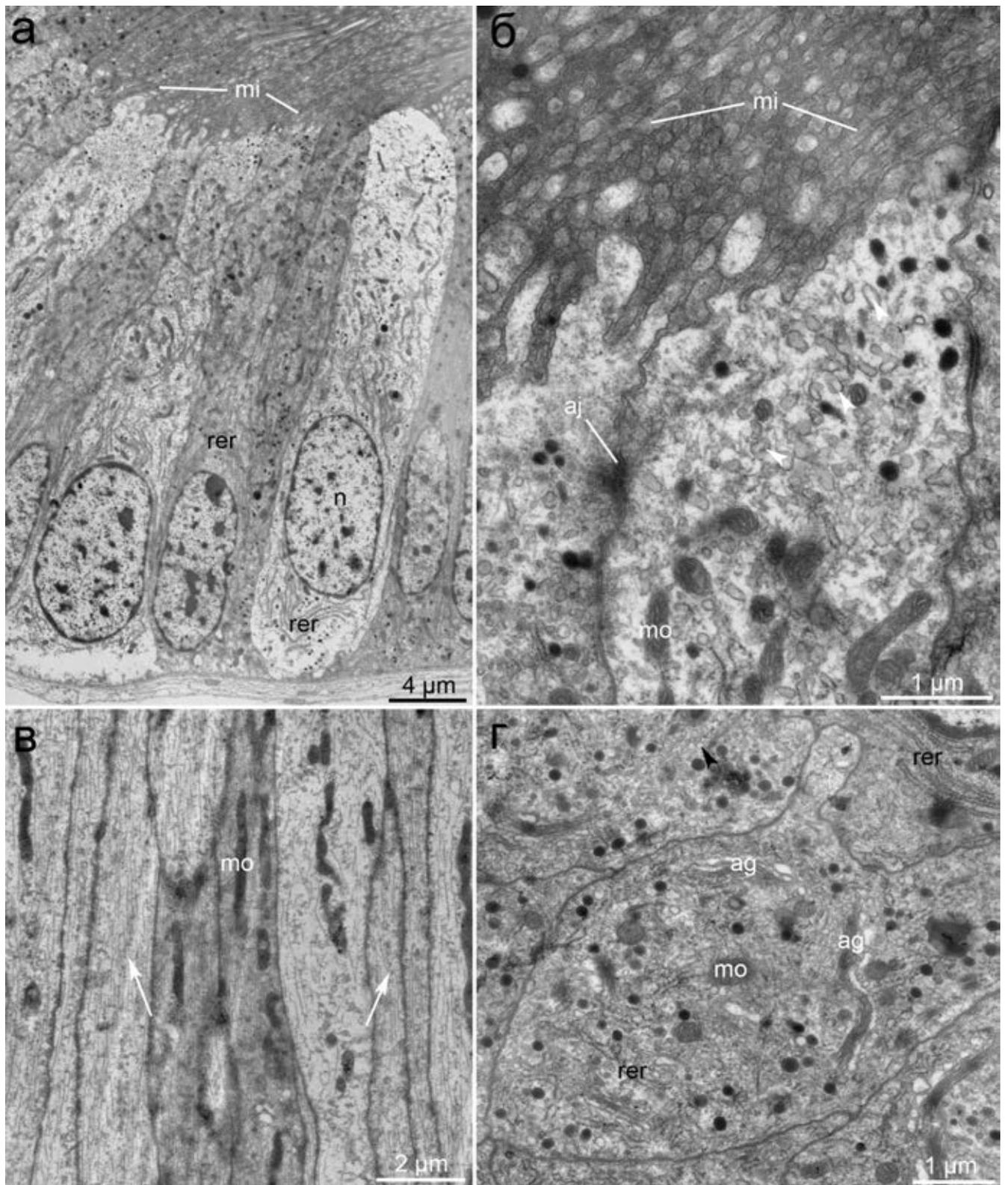
Рисунок 3.4.15. Строение радулы и радулярного мешка *Peringia ulvae*. Подпись на предыдущей странице.



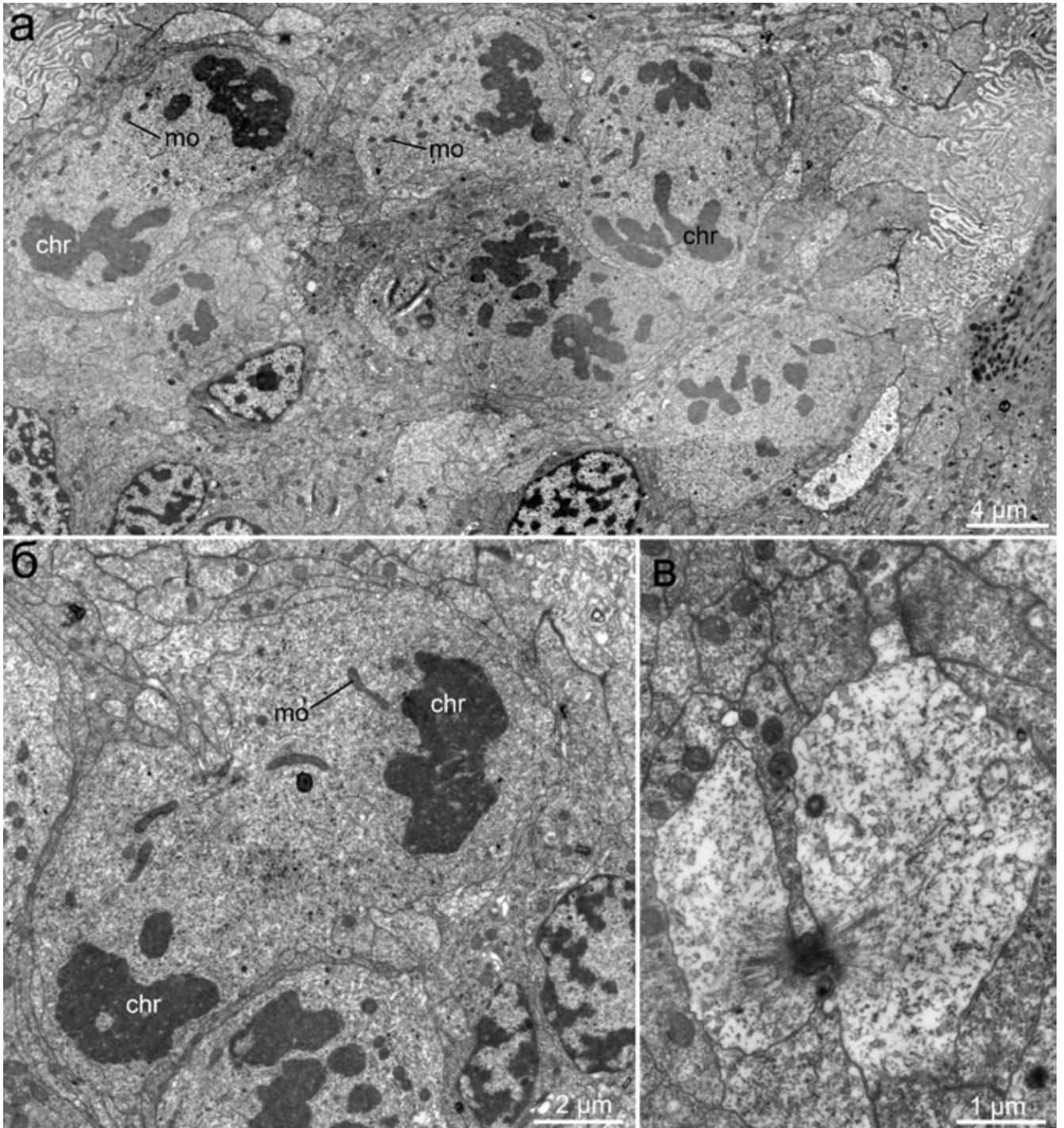
**Рисунок 3.4.16.** Строение глоточного вооружения *Velutina velutina*. **а, г** – световая микроскопия. **б, в, д, е** – СЭМ. **а, б.** Вид сбоку на выделенную челюсть. **в.** Увеличенный участок челюсти с родлетами. **г.** Вид сверху на рабочий край радулы. **д.** Вид сверху на выделенную радулу. **е.** Увеличенный участок радулы. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *im* – внутренний маргинальный зуб, *j* – челюсть, *lt* – латеральный зуб, *om* – внешний маргинальный зуб, *wz* – рабочий край радулы.



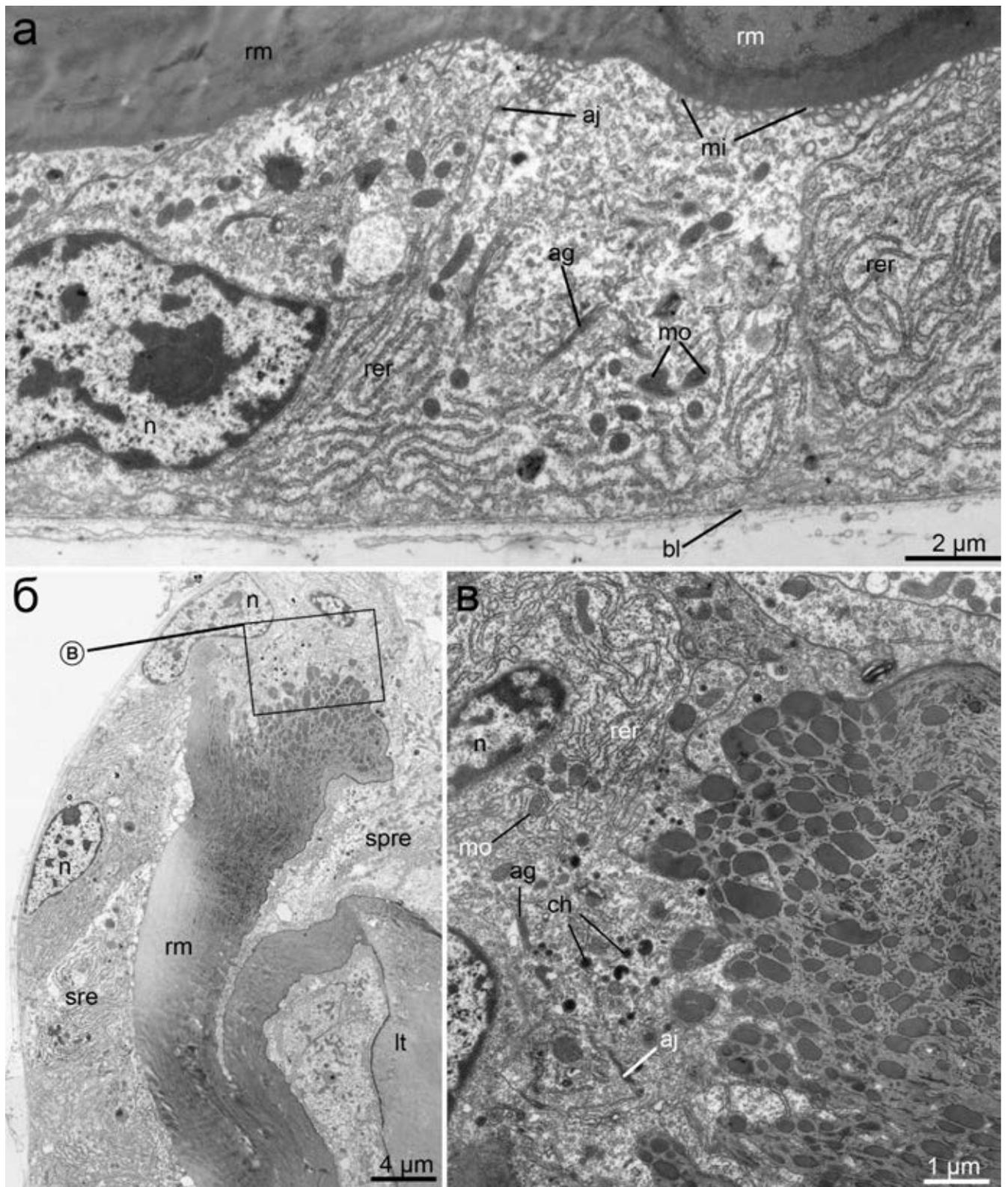
**Рисунок 3.4.17.** Ультраструктура одонтобластов *Lacuna pallidula*, ТЕМ. **а.** Полутонкий срез радулярного мешка в зоне одонтобластов и мембранобластов. **б-в.** Апикальная часть одонтобластов. **г.** Базальная часть одонтобластов. **Сокращения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадкулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



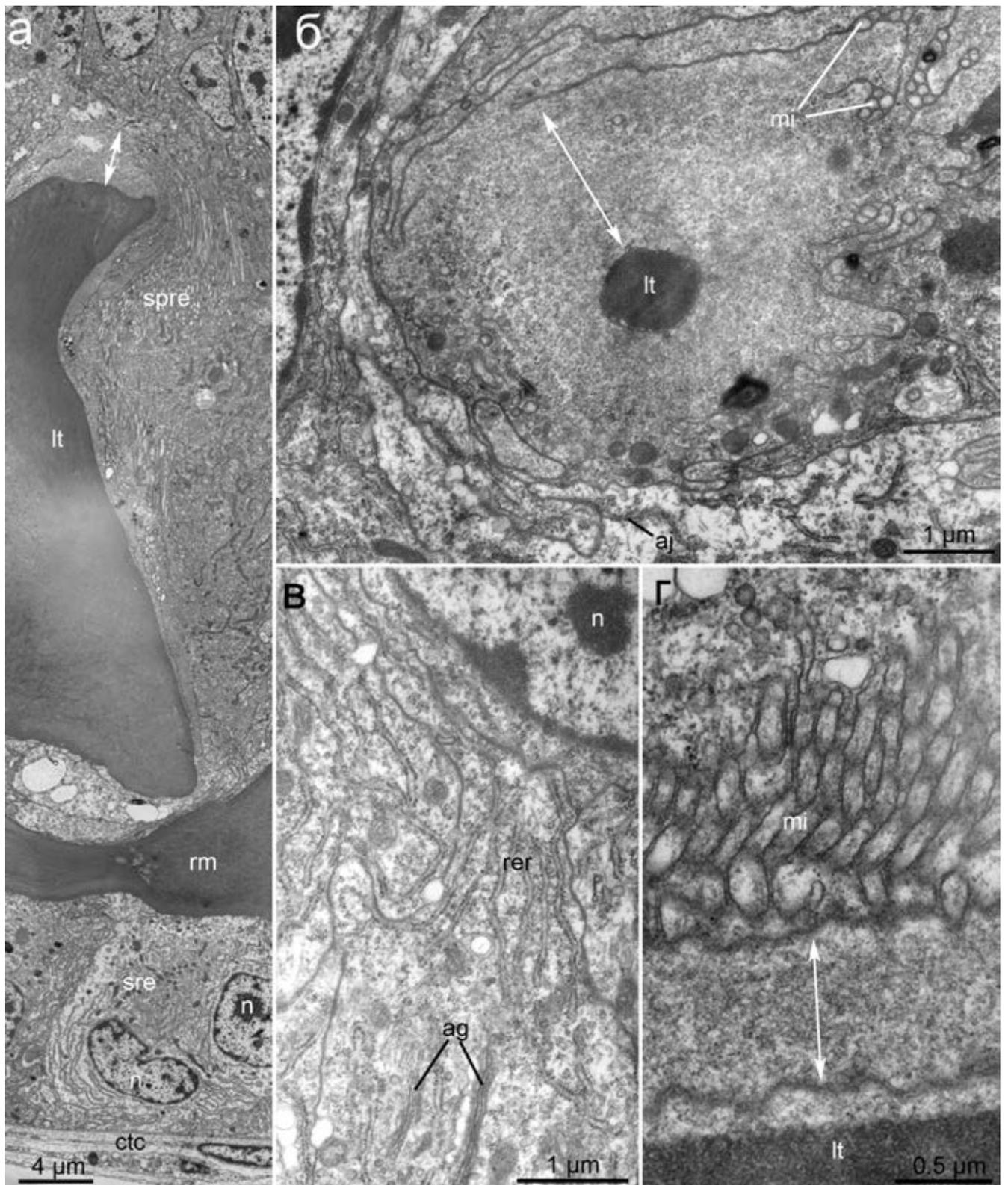
**Рисунок 3.4.18.** Ультратонкое строение мембранобластов *Lacuna pallidula*, TEM. **а.** Общий вид мембранобластов. **б.** Апикальная часть мембранобластов. **в.** Средняя часть мембранобластов. Стрелками обозначены тонофиламенты. **г.** Поперечный срез через мембранобласты в средней части. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *od* – одонтобласт, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



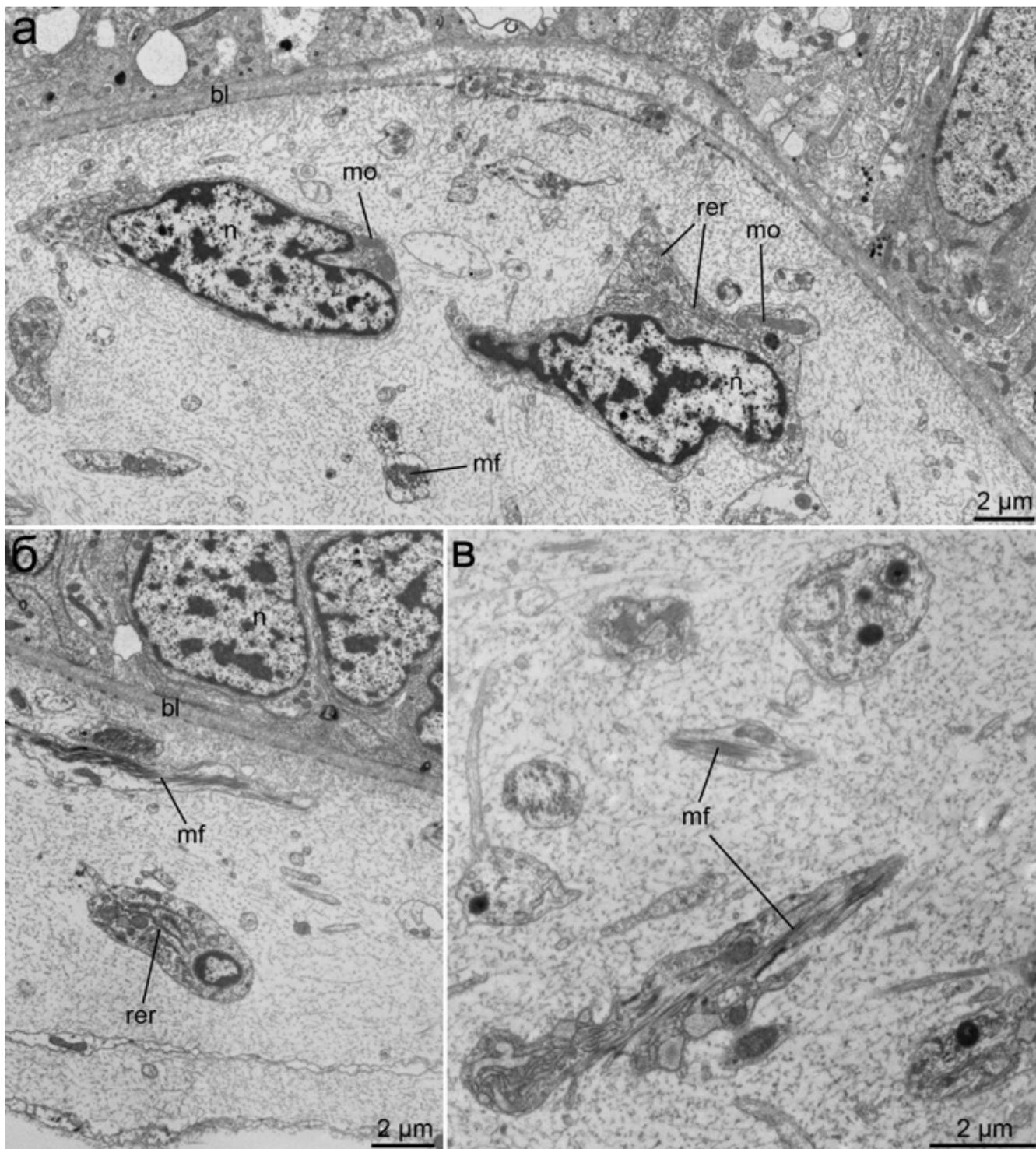
**Рисунок 3.4.19.** Ультратонкое строение делящихся клеток в радулярном мешке *Lacuna pallidula*, ТЕМ. **а.** Общий вид делящихся клеток. **б.** Делящаяся клетка на большем увеличении. **в.** Борозда спайности делящихся клеток. **Обозначения:** *chr* – хромосомы, *mo* – митохондрии.



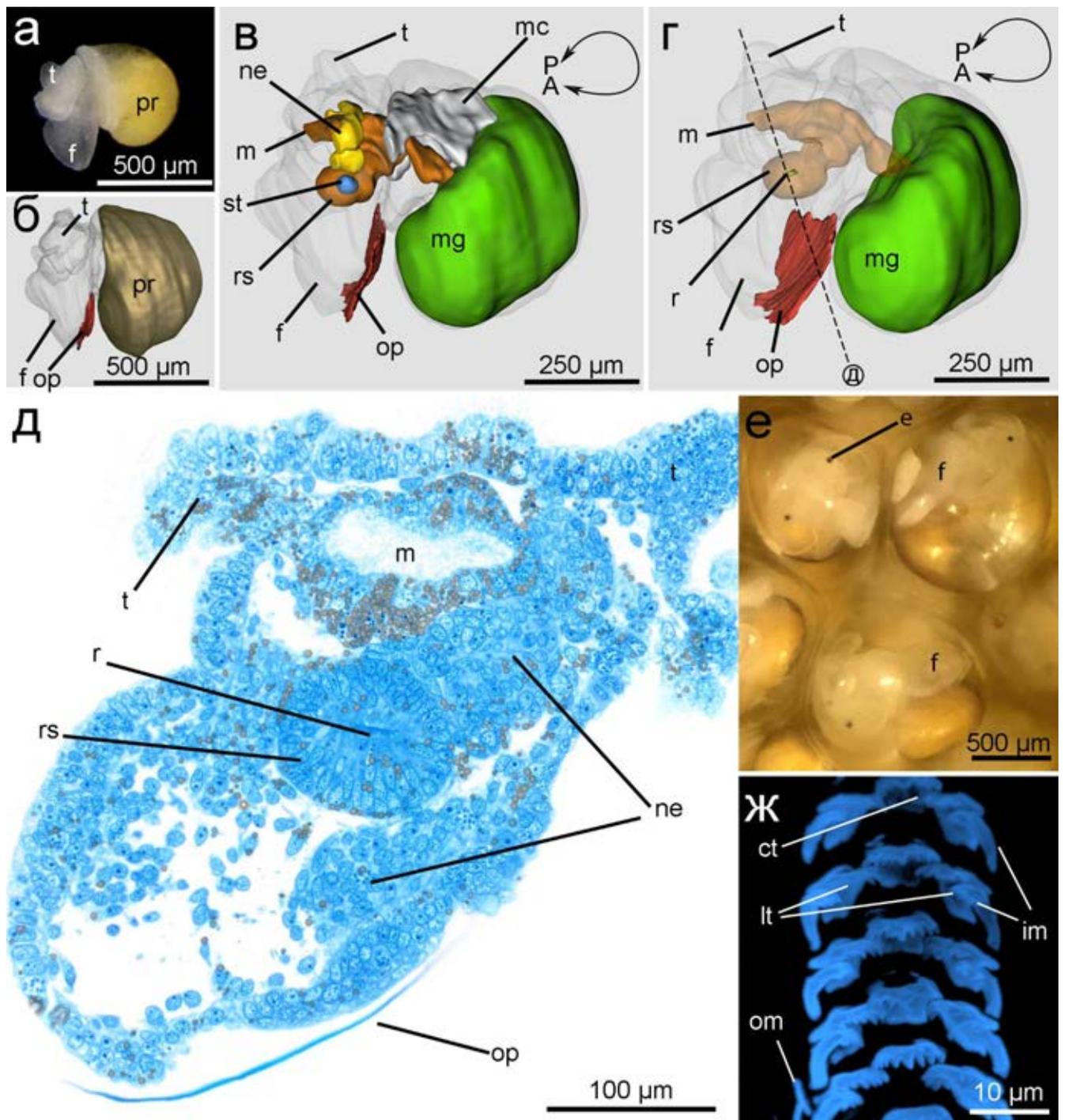
**Рисунок 3.4.20.** Ультратонкое строение субрадулярного эпителия *Lacuna pallidula*, ТЕМ. **а.** Эпителий в средней части радулы. **б.** Поперечный срез через латеральный край радулы. **в.** Апикальная часть субрадулярного эпителия в латеральном крае мембраны. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



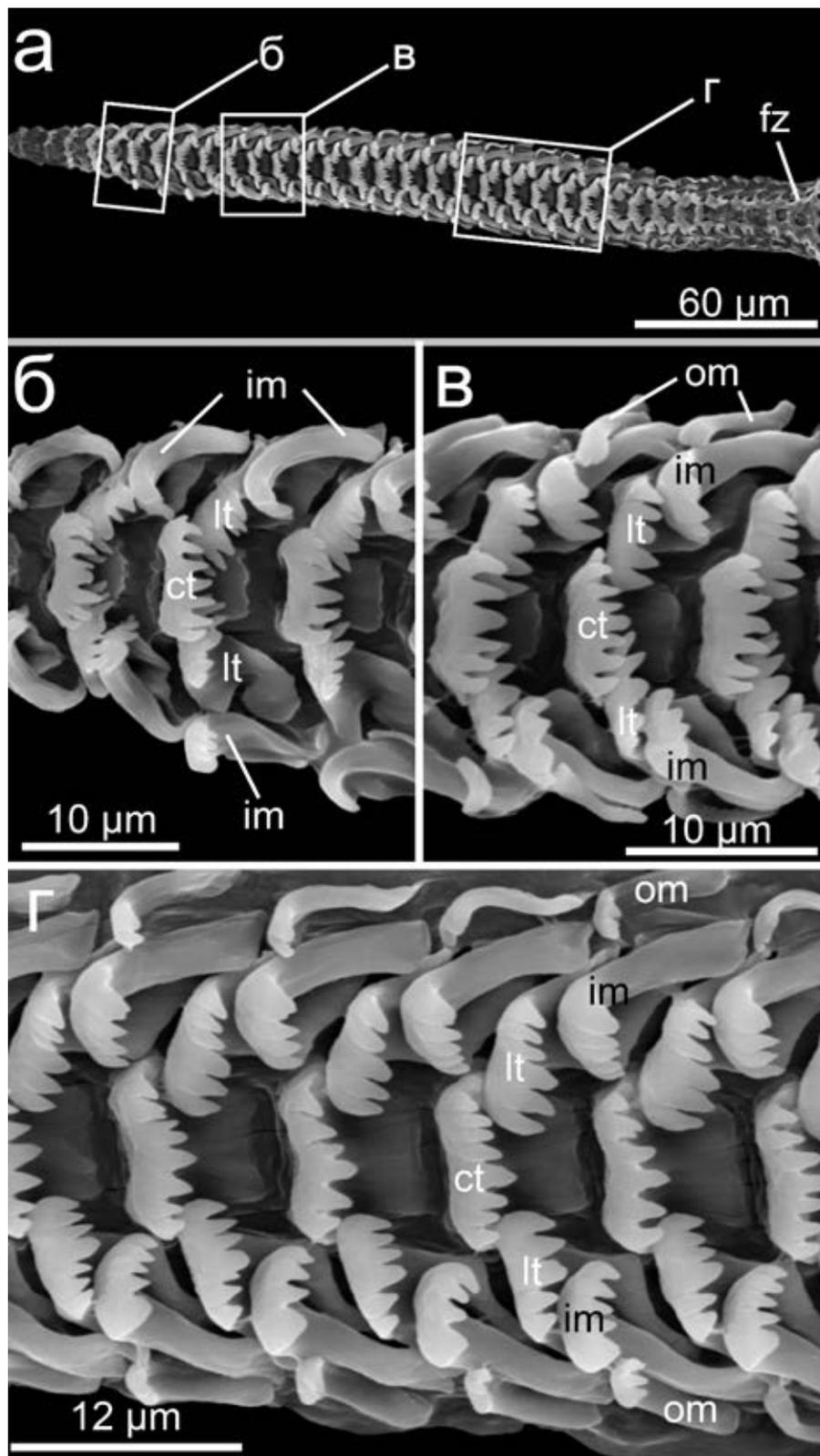
**Рисунок 3.4.21.** Ультратонкое строение зубов и супрарадулярного эпителия *Lacuna pallidula*, ТЕМ. **а.** Общий вид зуба, радулярной мембраны, суб- и супрарадулярного эпителия. **б.** Поперечный срез через верхушку зуба. Стрелками показан экстраклеточный матрикс, между зубом и супрарадулярным эпителием. **в.** Детали строения супрарадулярного эпителия. **г.** Апикальная часть супрарадулярного эпителия. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



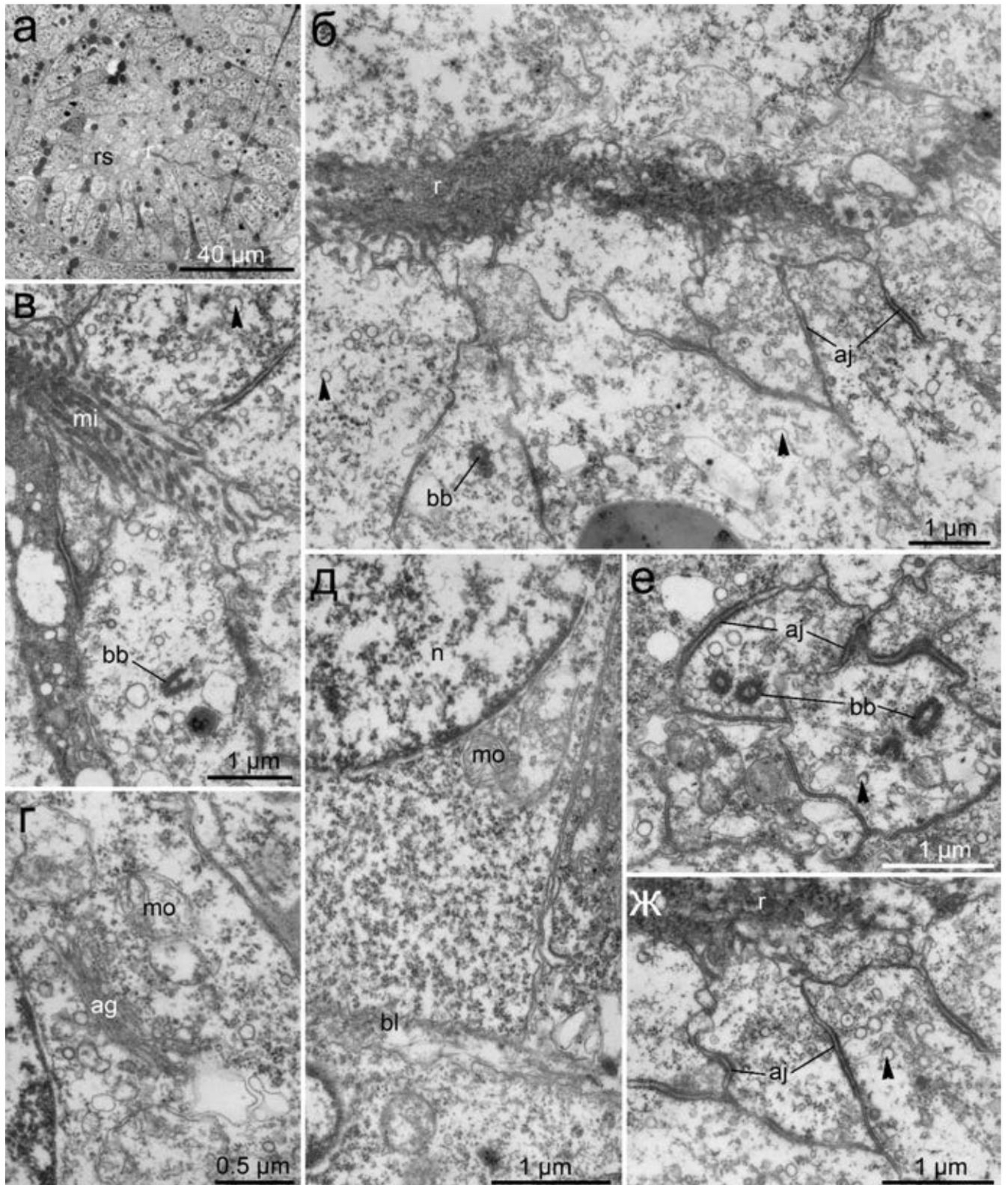
**Рисунок 3.4.22.** Ультратонкое строение опорной структуры *Lacuna pallidula*. **а.** Амебоидные клетки в опорной структуре. **б-в.** Миофиламенты в опорной структуре. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *mf* – миофиламенты, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум.



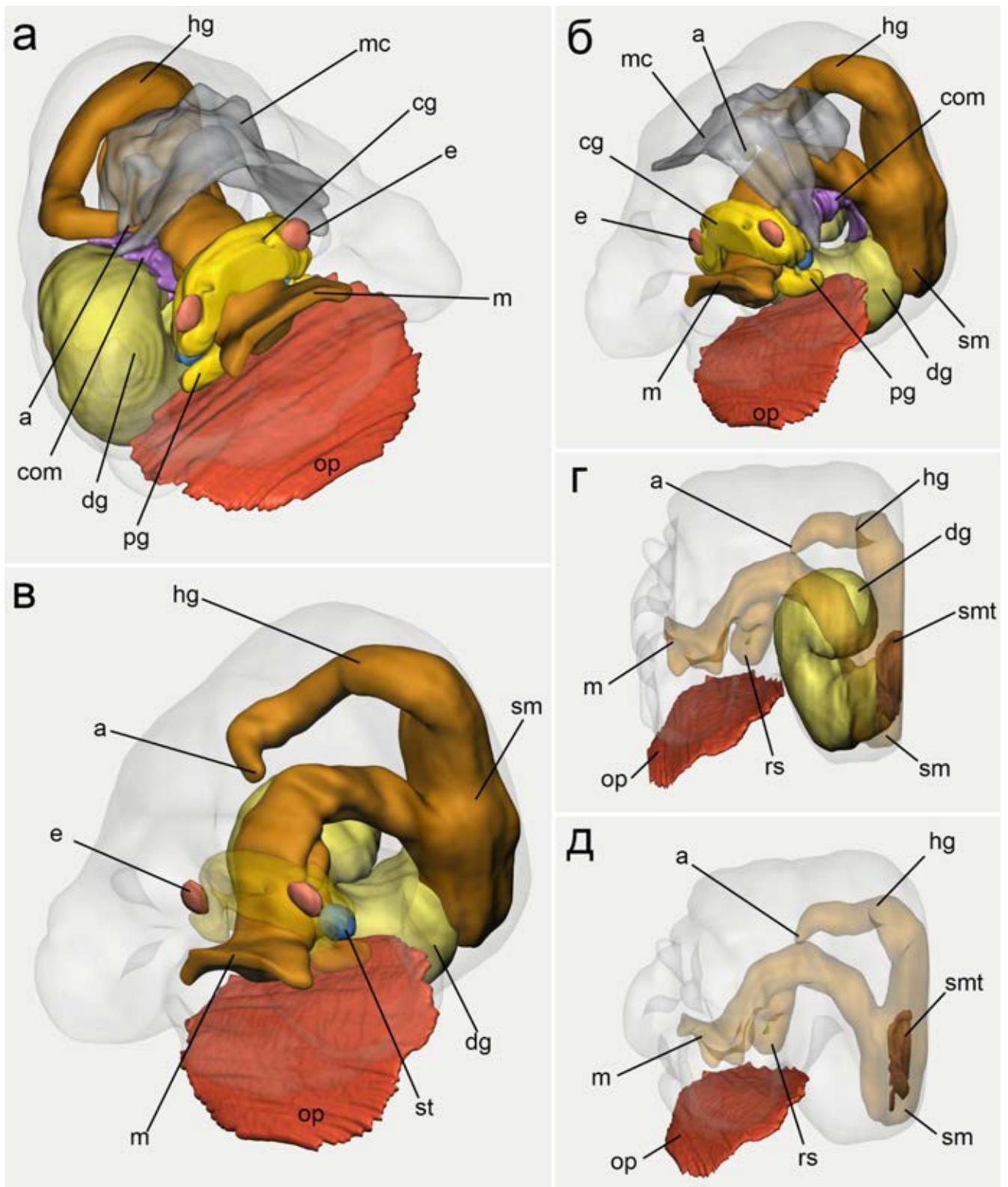
**Рисунок 3.4.23.** Строение велигера *Lacuna pallidula*. **а.** Вид боку на посторсионного велигера. Световая микроскопия. **б-г.** Трехмерная модель велигера по серии полутонких срезов, вид сбоку. **б.** Вид сбоку на модель велигера. Контур покровов (полупрозрачный серый цвет), протоконха (коричневый) и оперкула (красный). **в.** Тот же ракурс без протоконха. Контур мантийной полости серый непрозрачный, средней кишки – зеленая, передней кишки – коричневая, нервной системы – желтая. **г.** Контур передней кишки полупрозрачный коричневого цвета. Пунктирная линия обозначает место поперечного среза, изображенного на рисунке (д). **д.** Поперечный срез через рот и радулярный мешок. **е.** Внешний вид позднего велигера. **ж.** Радула позднего велигера, КЛСМ, окраска на неполимеризованный хитин. Верхний ряд – самый первый, сформированный на стадии велигера. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *e* – глаз, *f* – нога, *im* – внутренние маргинальные зубы, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *mg* – средняя кишка, *ne* – нервная система, *op* – оперкулум, *om* – внешние маргинальные зубы, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *st* – статоцист, *t* – щупальца.



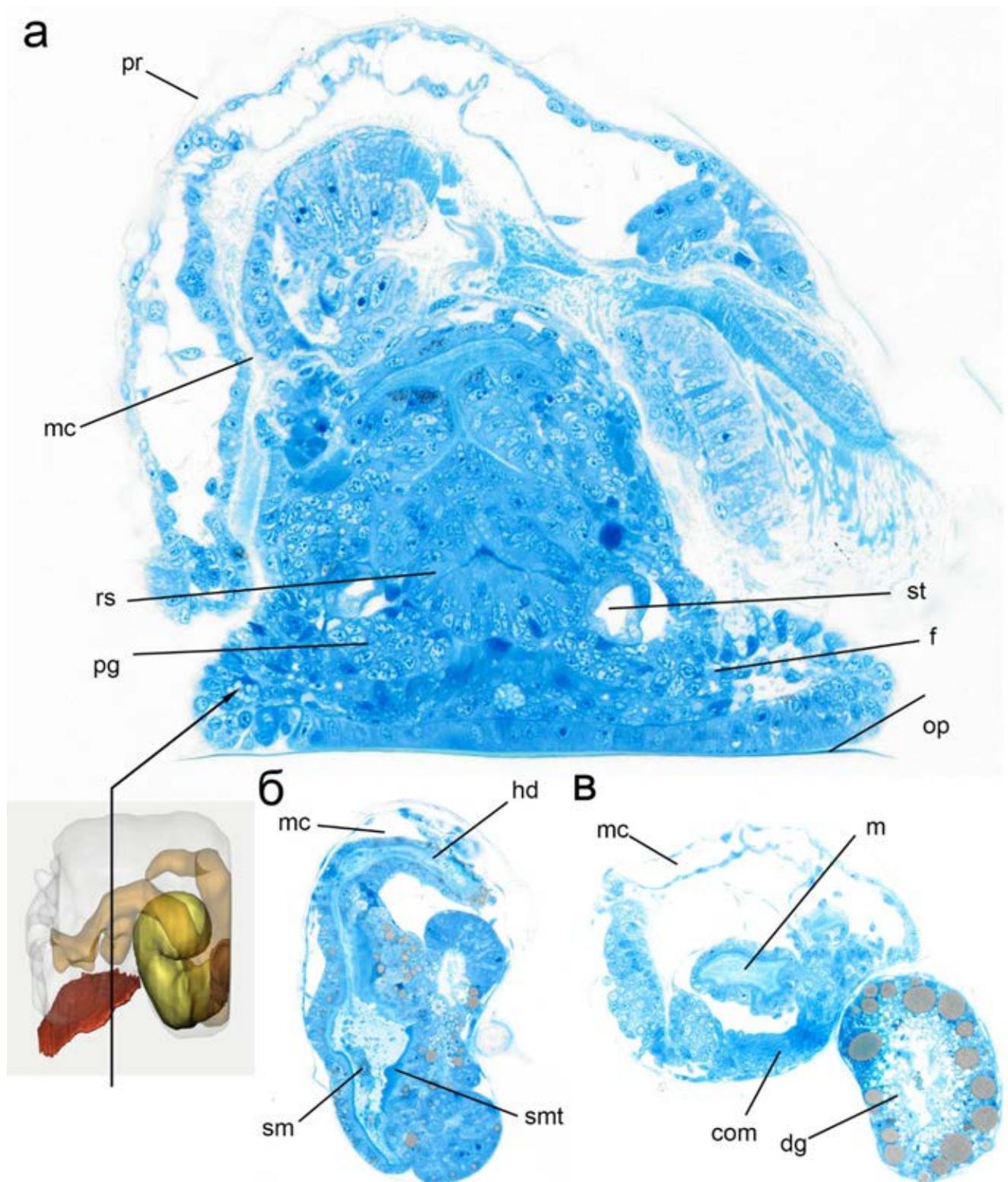
**Рисунок 3.4.24.** Строение радулы позднего велигера *Lacuna pallidula*, СЭМ. **а.** Общая морфология радулы, вид сверху. Квадратами обозначены участки, снятые на большем увеличении. **б.** Вид на переднюю часть радулы, которые были сформированы самыми первыми. **в.** Участок радулы, сформированный несколькими рядами позже. **г.** Ряды зубов, расположенные ближе всего к зоне формирования, то есть сформированные позже всех. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *im* – внутренние маргинальные зубы, *lt* – латеральный зуб, *om* – внешние маргинальные зубы.



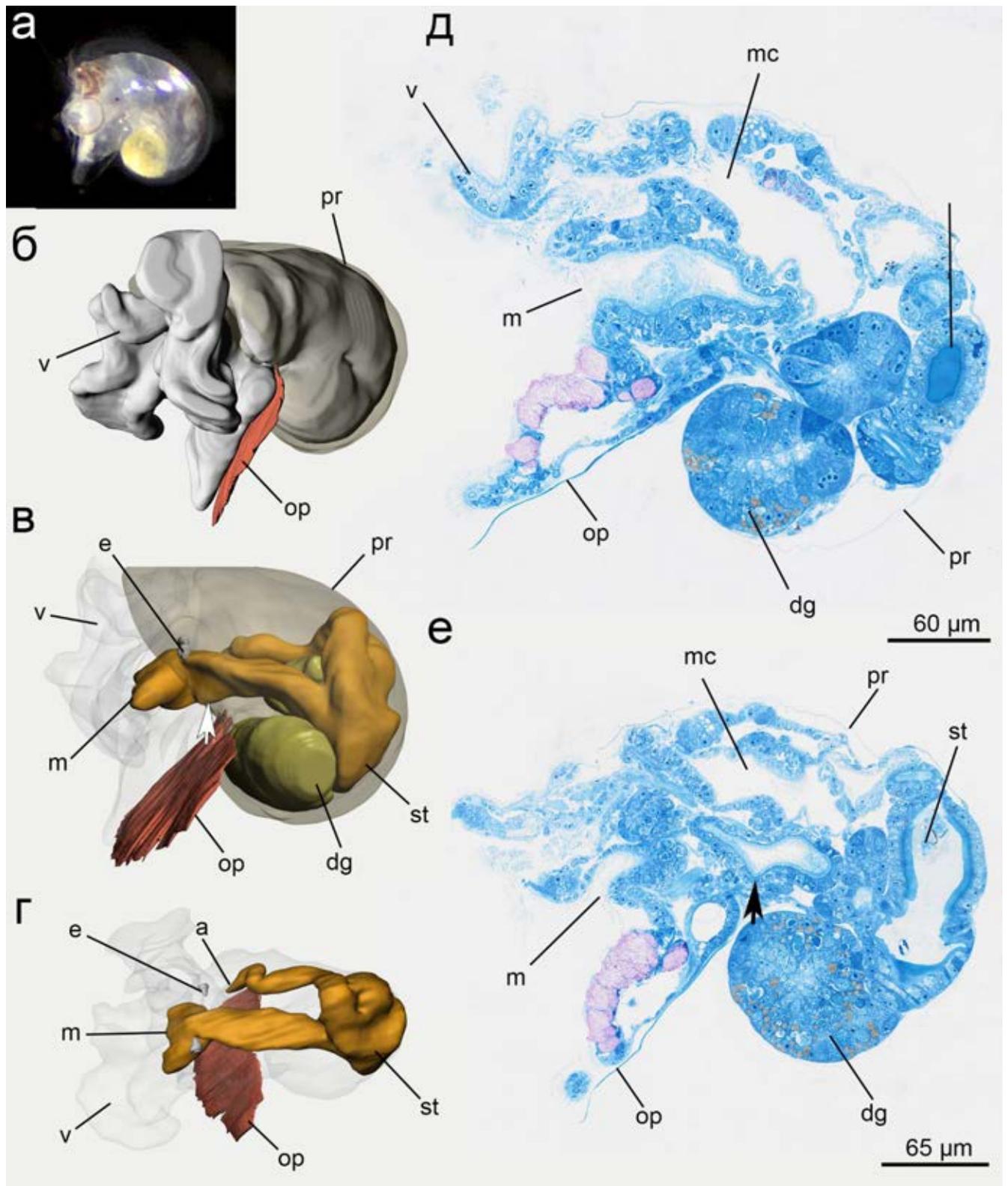
**Рисунок 3.4.25.** Ультратонкое строение радулярного мешка *Lacuna pallidula*, ТЕМ. **а.** Общий вид поперечного среза через радулярный мешок. **б-в.** Апикальная часть одонтобластов. **г.** Средняя часть одонтобласта. **д.** Базальная часть одонтобласта. **е.** Поперечный срез через одонтобласты, с базальными тельцами. **ж.** Апикальная часть одонтобласта на большем увеличении. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *r* – радула.



**Рисунок 3.4.26.** Трехмерная модель велигера *Littorina littorea*, реконструированная по полутонким срезам. **а-б.** Разные ракурсы модели. Мантийная полость располагается над головой. **в.** Модель велигера, покровы полупрозрачные. **г-д.** Вид сбоку на модель пищеварительной системы. **Обозначения:** *a* – анус, *cg* – церебральный ганглий, *com* – коллюмельярная мускулатура, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *op* – оперкулум, *sm* – желудок, *smt* – щиток желудка, *st* –статоцист.

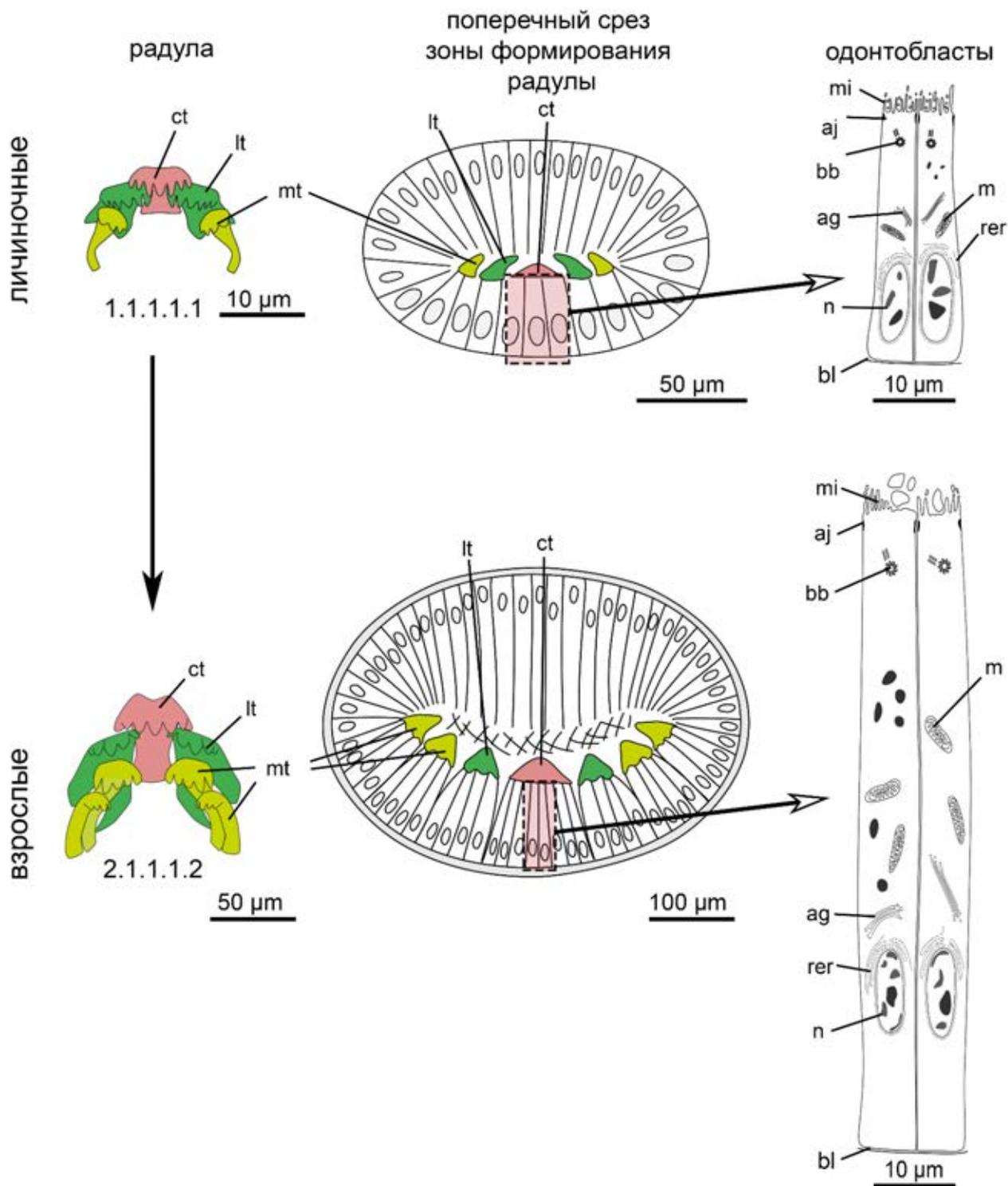


**Рисунок 3.4.27.** Гистологическое строение велигера *Littorina littorea*. **а.** Поперечный срез через радулярный мешок, область среза обозначена на моделеле личинки. **б.** Срез через желудок. **в.** Срез через рот. **Обозначения:** *com* – коллюмельярная мускулатура, *dg* – пищеварительная железа, *f* – нога, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *op* – оперкулум, *pg* – педальный ганглий, *pr* – протоконх, *rs* – радулярный мешок, *sm* – желудок, *smt* – щиток желудка, *st* –статоцист.

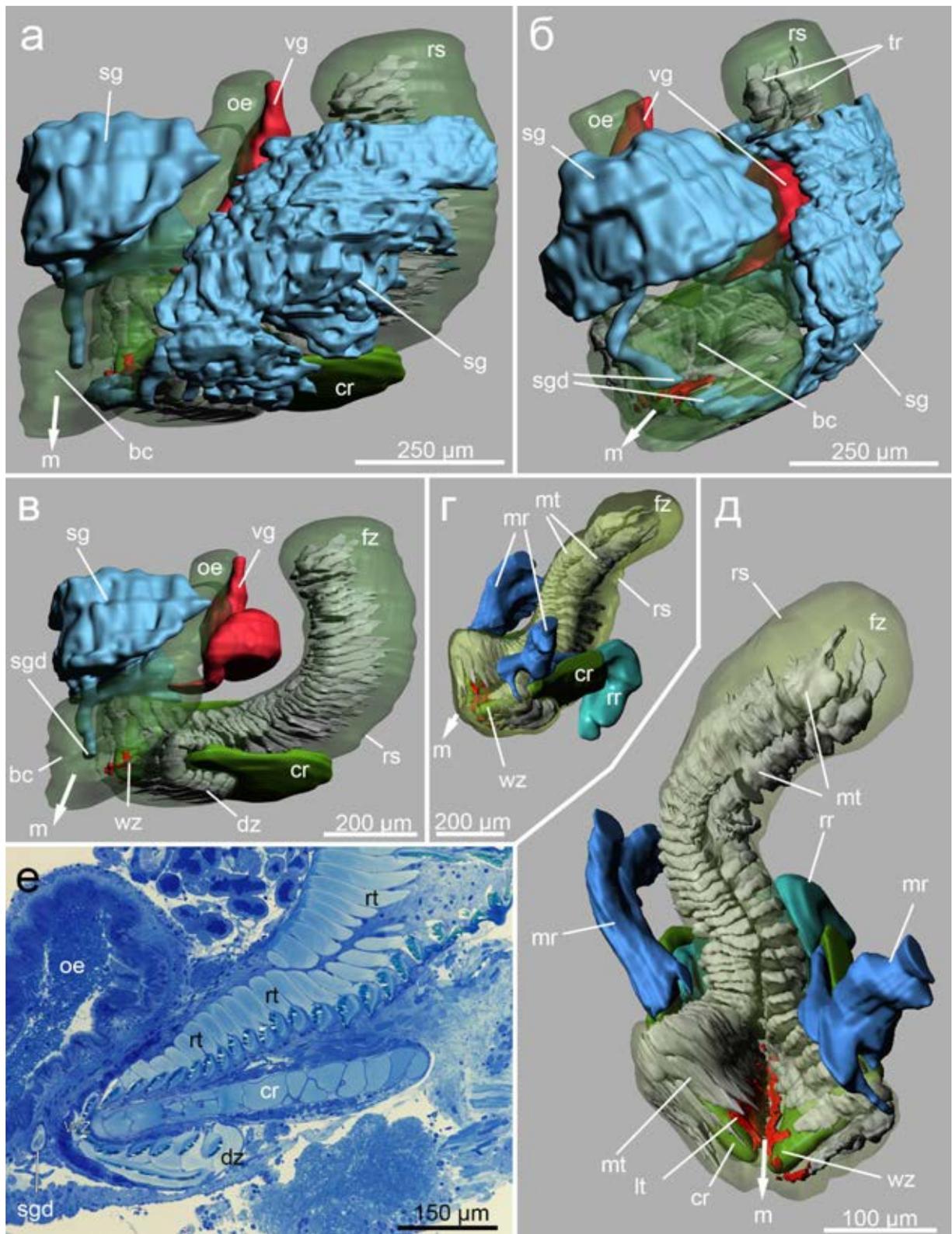


**Рисунок 3.4.28.** Строение велигера *Velutina velutina*. **а.** Внешний вид велигера. **б-г.** Трехмерная модель велигера. **б.** Вид сбоку. Покровы серые непрозрачные. **в.** Протоконх и покровы полупрозрачные. Стрелкой обозначено место формирования радулярного мешка. **г.** Вид сверху на пищеварительную систему. **д.** Продольный полутонкий срез через рот. **е.** Продольный срез через переднюю кишку. Стрелкой обозначено место формирования радулярного мешка. **Обозначения:** *dg* – пищеварительная железа, *f* – нога, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *op* – оперкулум, *pr* – протоконх, *rs* – радулярный мешок, *sm* – желудок, *smt* – щиток желудка, *st* –статоцист.

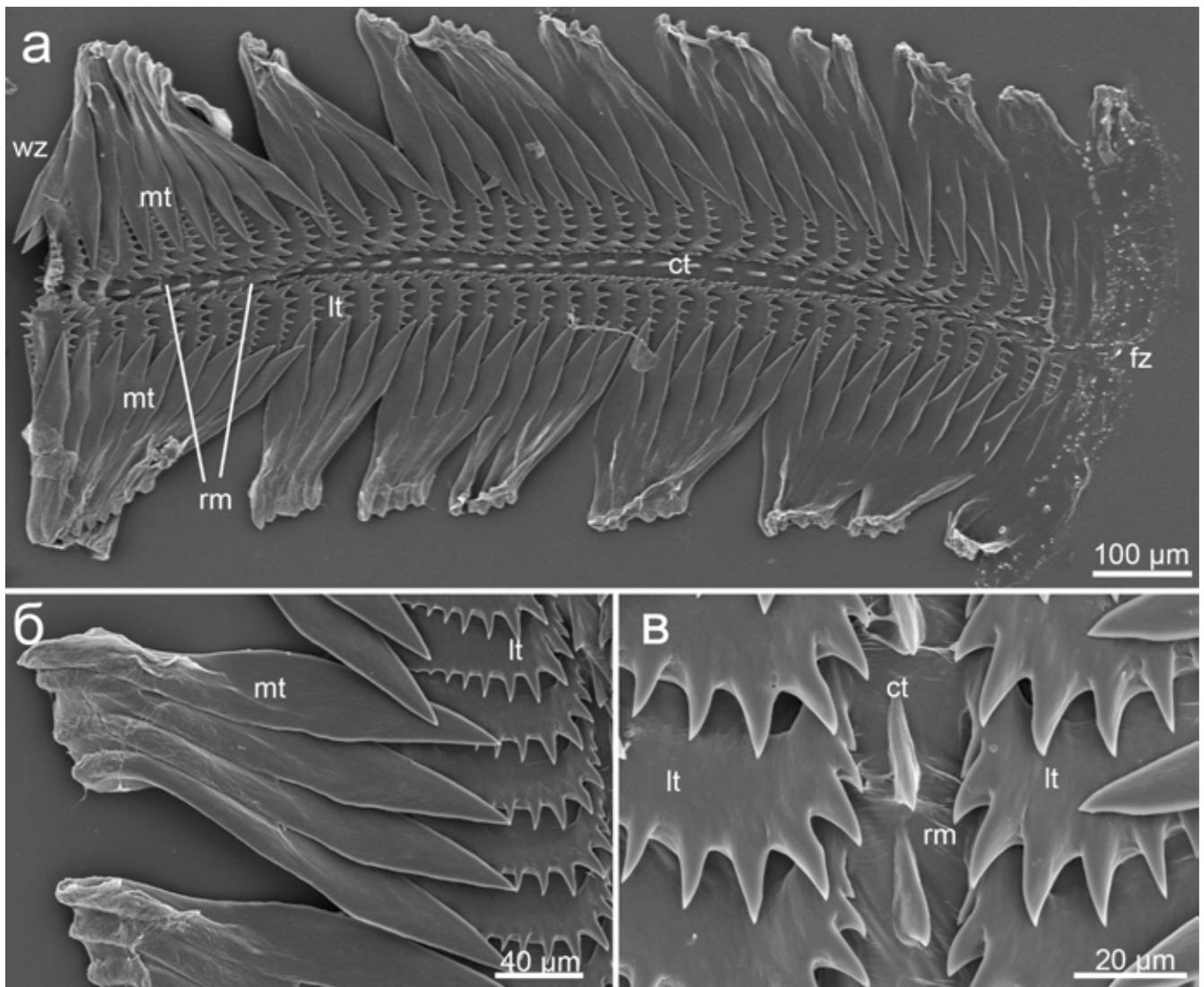
## *Lacuna pallidula* (Caenogastropoda)



**Рисунок 3.4.29.** Схема формирования и развития радулы *Lacuna pallidula*. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.

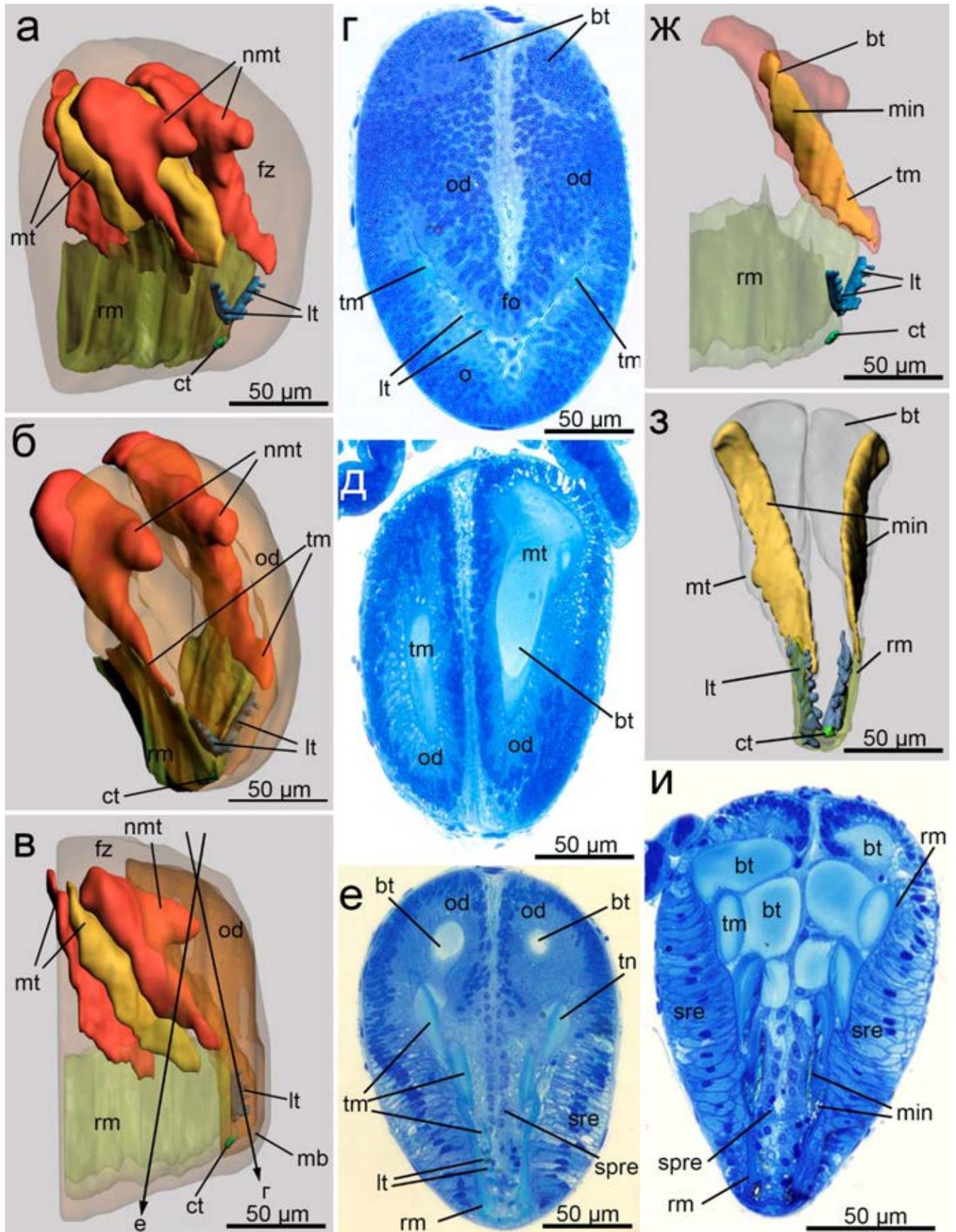


**Рисунок 3.4.30.** Строение буккального комплекса *Clavus maestratii*. **а-д.** Трехмерная модель буккального комплекса, реконструированная по серии полутонких срезов. **е.** Полутонкий продольный срез через рабочую зону радулы. **а.** Вид сбоку. **б.** Вид фас со стороны буккальную полость, куда впадают протоки слюнных желез. **в.** Вид сбоку, контур левой слюнной железы не показан. **г.** Вид сверху на зону формирования и радулярный мешок. **д.** Тот же ракурс, на большем увеличении. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cr* – хрящи одонтофора, *dz* – зона деградации радулы, *fz* – зона формирования зубов, *m* – рот, *oe* – пищевод, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *sg* – слюнные железы, *sgd* – протоки слюнных желез, *vg* – ядовитая железа, *wz* – рабочий край радулы.

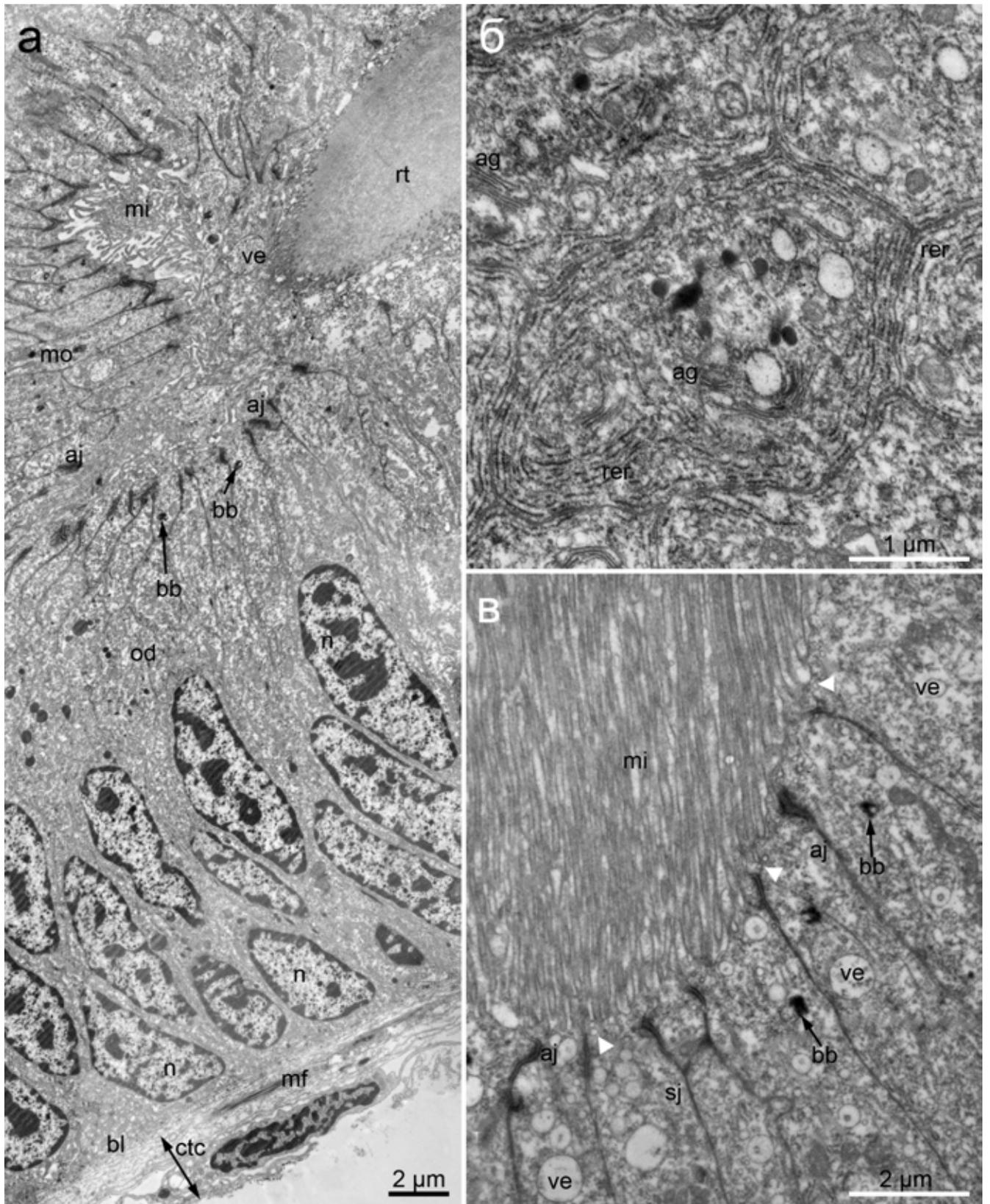


**Рисунок 3.4.31.** Общая морфология радулы *Clavus maestratii*, СЭМ. **а.** Общий вид радулы. **б.** Увеличенный участок маргинальных зубов. **в.** Увеличенный участок центрального и латеральных зубов. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *lt* – латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *wz* – рабочий край радулы.

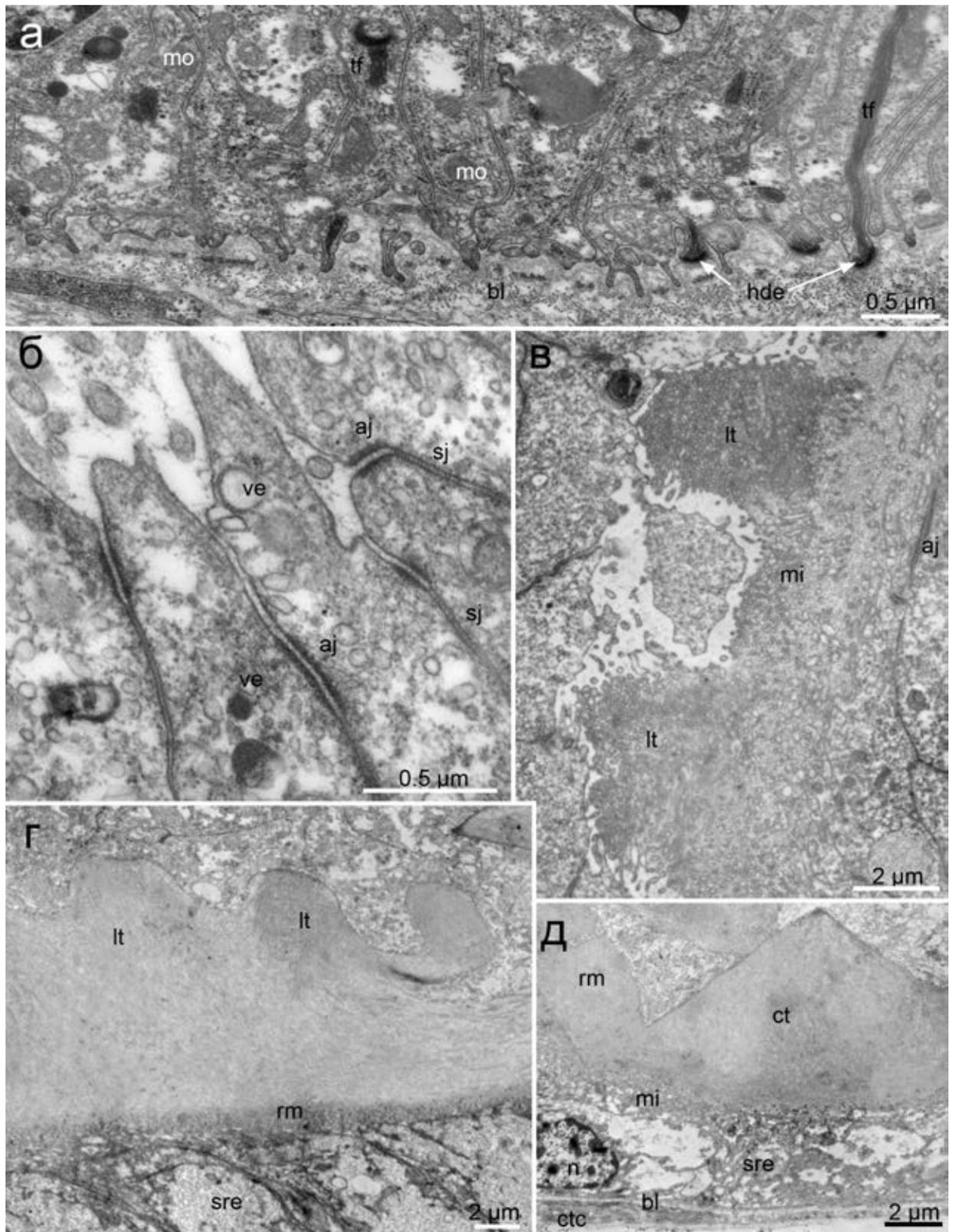
**Рисунок 3.4.32.** Строение зоны формирования радулы *Clavus maestratii*. **а-в, ж-з.** Трехмерная модель зоны формирования. **г-е, и** – полутонкие поперечные срезы зоны формирования в разных участках, световая микроскопия. **а.** Ракурс  $\frac{3}{4}$  со стороны зоны формирования радулы. Покровы радулярного мешка полупрозрачные. **б.** Поперечный ряд самых новых зубов, группа одонтобластов полупрозрачная. **в.** Вид сбоку. Стрелками обозначены соответствующие полутонкие поперечные срезы. **г.** Срез через одонтобласты латеральных зубов. **д.** Срез через одонтобласты маргинальных зубов. **е.** Срез через одонтобласты основания маргинальных зубов. **ж.** Вид сбоку на модель зоны формирования, контур покровов радулярного мешка не показан. Желтым обозначена зона минерализации зуба. **з.** То же место, вид анфас. **и.** Срез через полностью сформированный ряд зубов. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *lt* – латеральный зуб, *min* – область минерализации зуба, *mt* – маргинальный зуб, *nmt* – формирующийся зуб, *od* – одонтобласты, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *tm* – верхушка маргинального зуба.



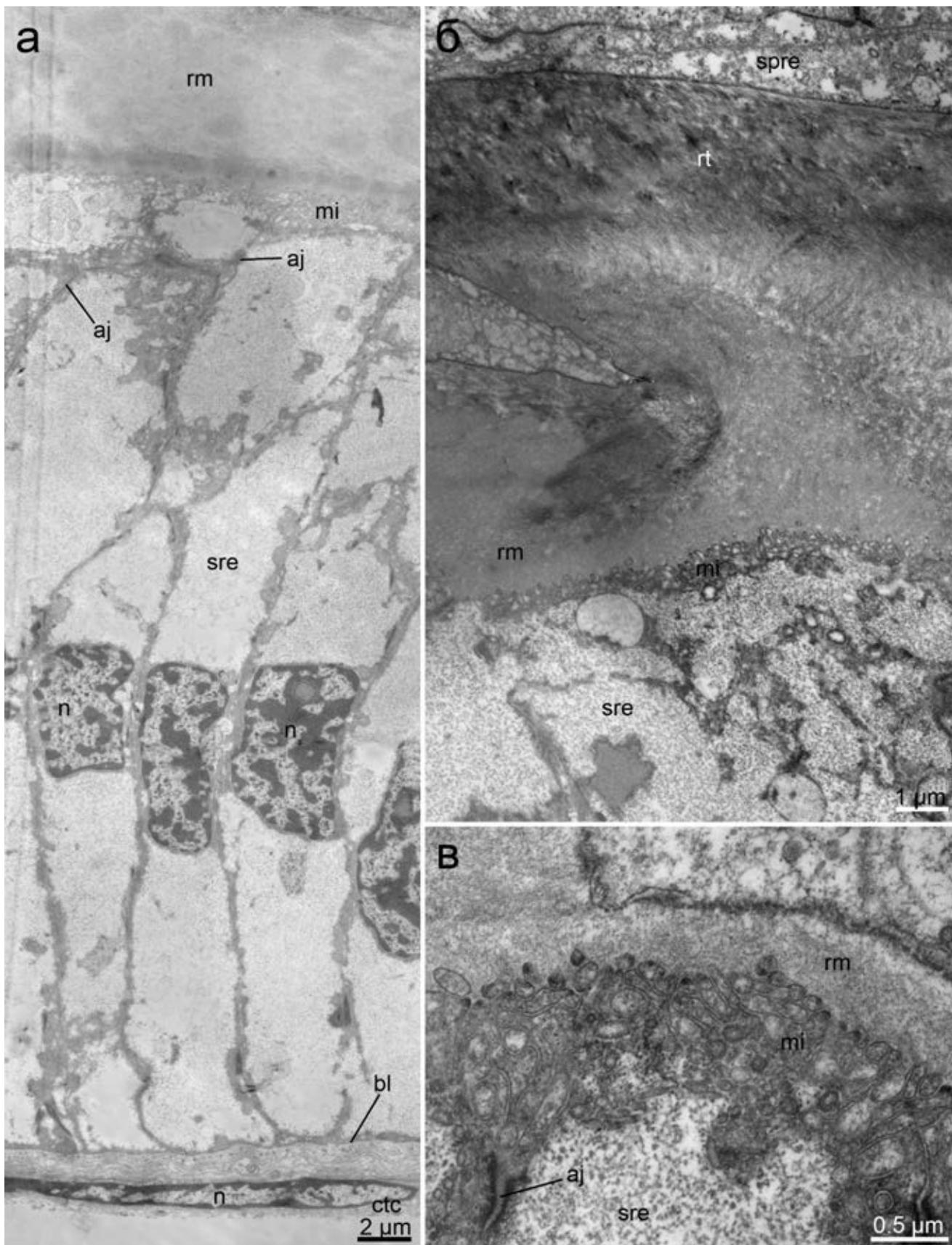
**Рисунок 3.4.32.** Строение зоны формирования радулы *Clavus maestratii*. Подписи на предыдущей странице.



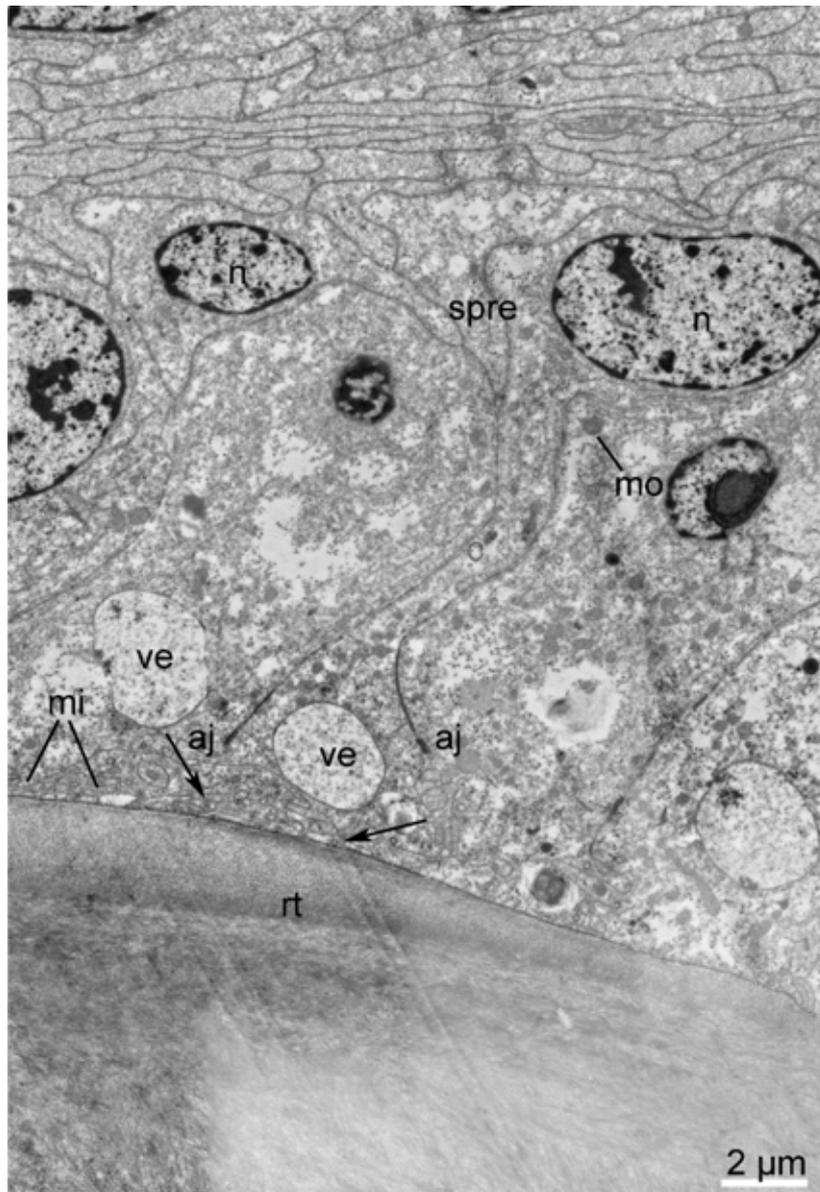
**Рисунок 3.4.33.** Ультратонкое строение одонтобластов *Clavus maestratii*, ТЕМ. **а.** Продольный срез через одонтобласты латеральных зубов. **б.** Поперечный срез через середину одонтобласта. **в.** Продольный срез через апикальную часть одонтобласта. Белыми треугольниками в апикальной части обозначены везикулы. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mf* – миофиламенты, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rt* – зуб радулы, *ve* – везикула.



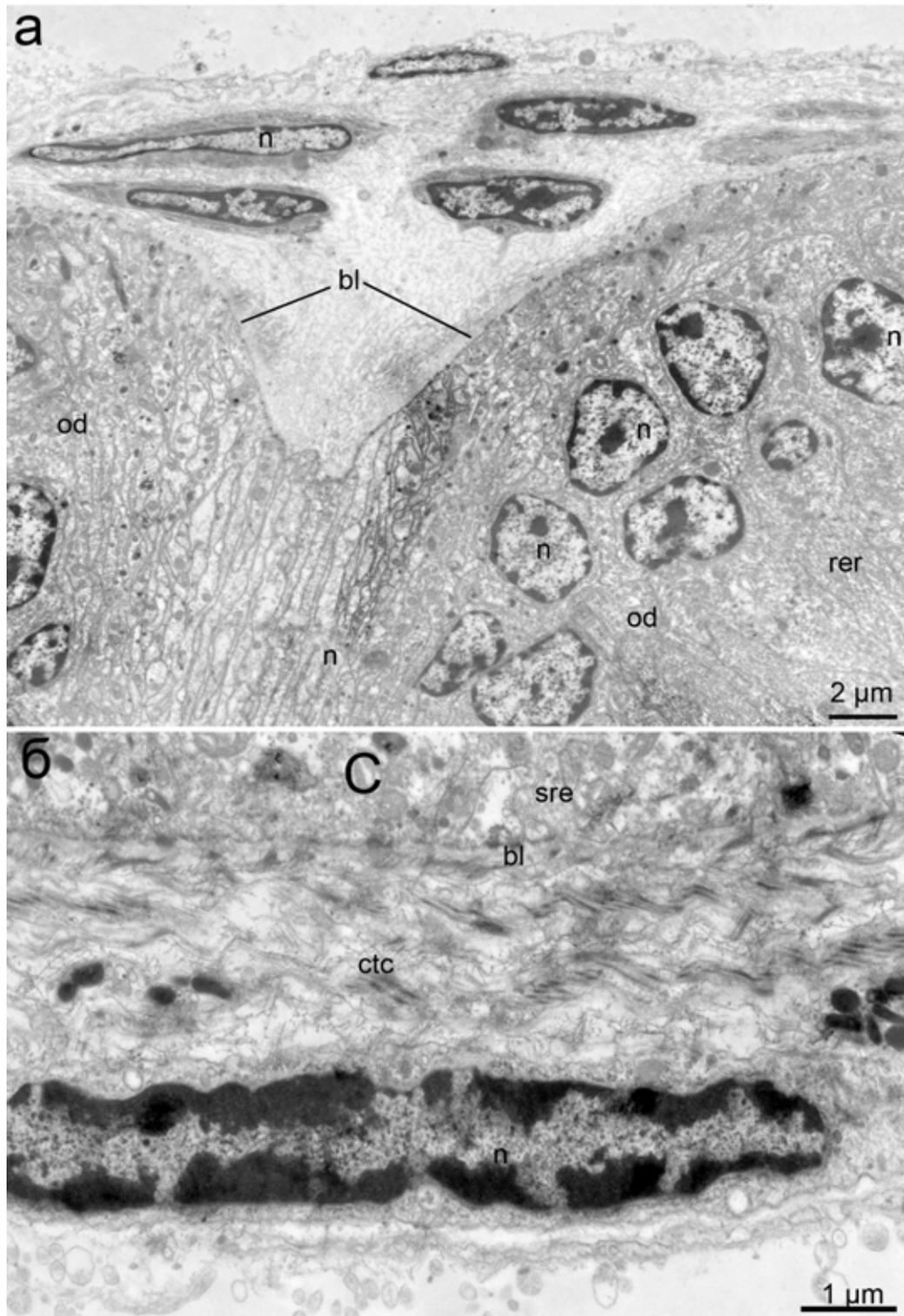
**Рисунок 3.4.34.** Особенности ультраструктурного строения зоны формирования *Clavus maestratii*, ТЕМ. **а.** Продольный срез через основание одонтобластов. **б.** Продольный срез через апикальную часть одонтобластов. **в.** Продольный срез через формирующийся латеральный зуб. **г.** Поперечный срез через латеральный зуб, сразу после зоны формирования. **д.** Тот же срез, центральный зуб. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *hde* – полудесмосомы, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rm* – радулярная мембрана, *sj* – септированный контакт, *sre* – субрадулярный эпителий, *tf* – тонофиламенты, *ve* – везикула.



**Рисунок 3.4.35.** Ультратонкое строение зоны формирования радулы *Clavus maestratii*, TEM. **а.** Поперечный срез через субрадулярный эпителий. **б.** Сформированный зуб и радулярная мембрана. **в.** Увеличенный участок субрадулярного эпителия. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



**Рисунок 3.4.36.** Ультратонкое строение супрадулярного эпителия *Clavus maestratii*, ТЕМ.  
**Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрадулярный эпителий, *ve* – везикула.



**Рисунок 3.4.37.** Ультратонкое строение соединительнотканной оболочки радулярного мешка *Clavus maestratii*, TEM. **а.** Поперечный срез через дорсальное расширение соединительнотканной оболочки. **б.** Соединительнотканная оболочка радулярного мешка. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *sre* – субрадулярный эпителий.

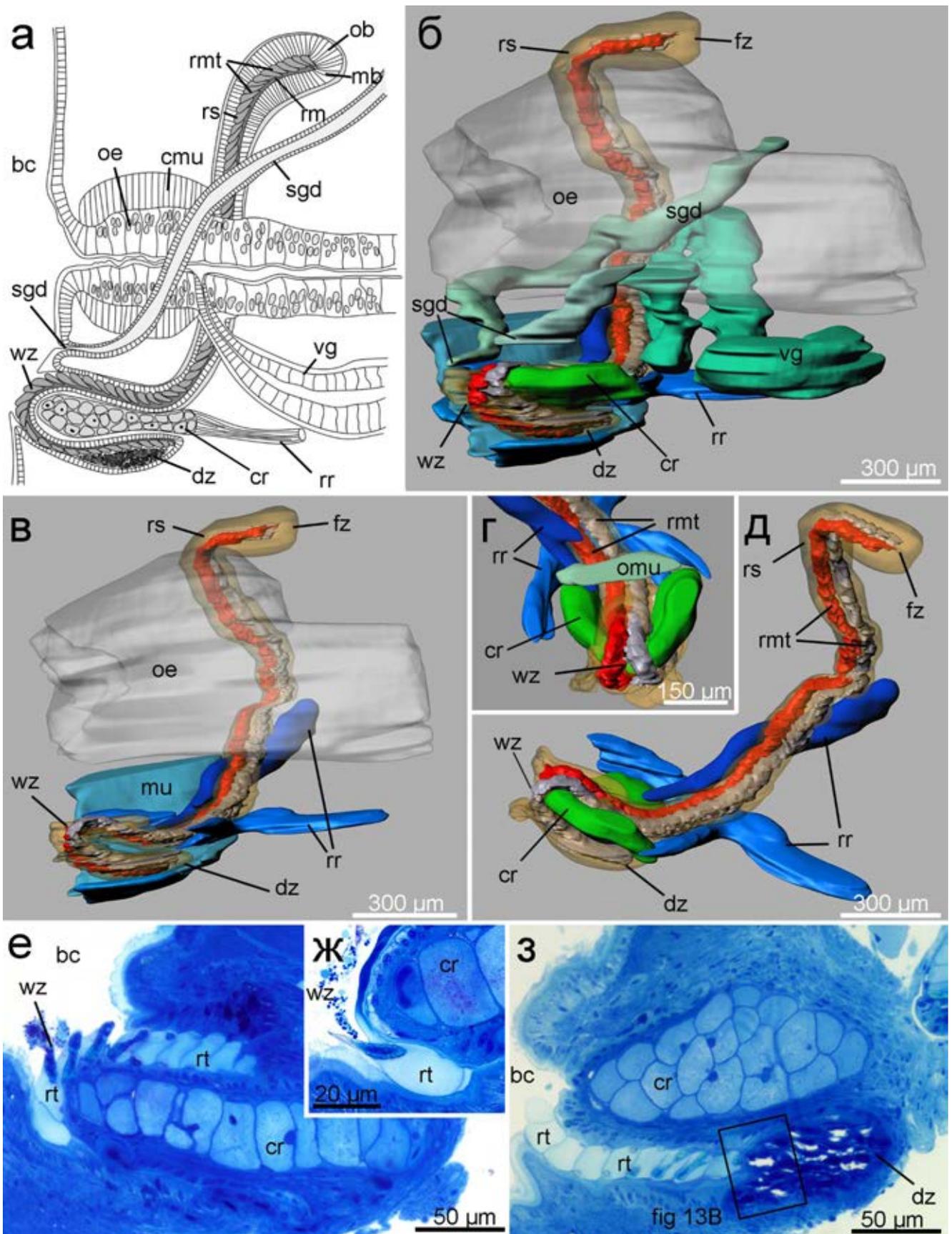
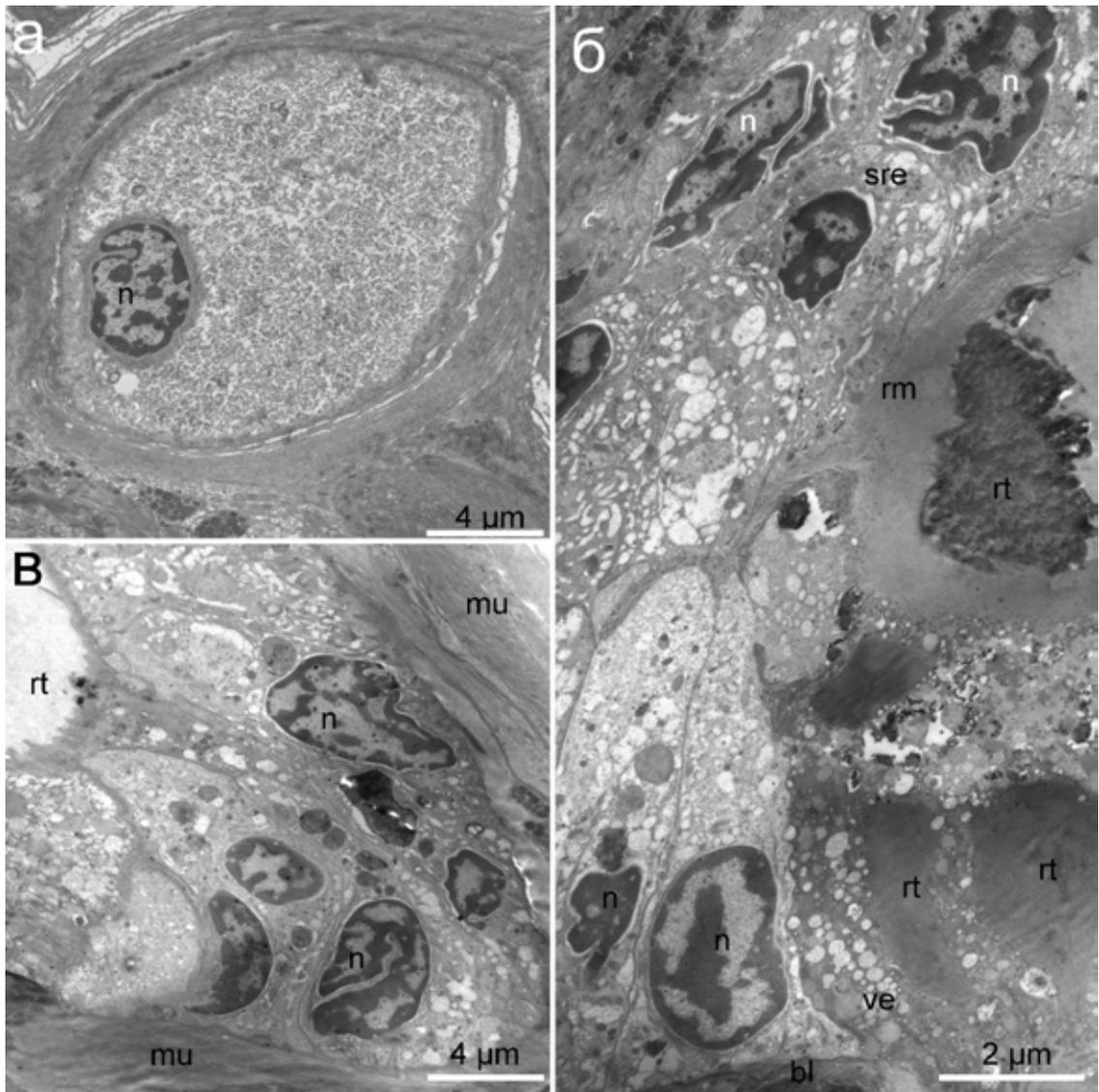
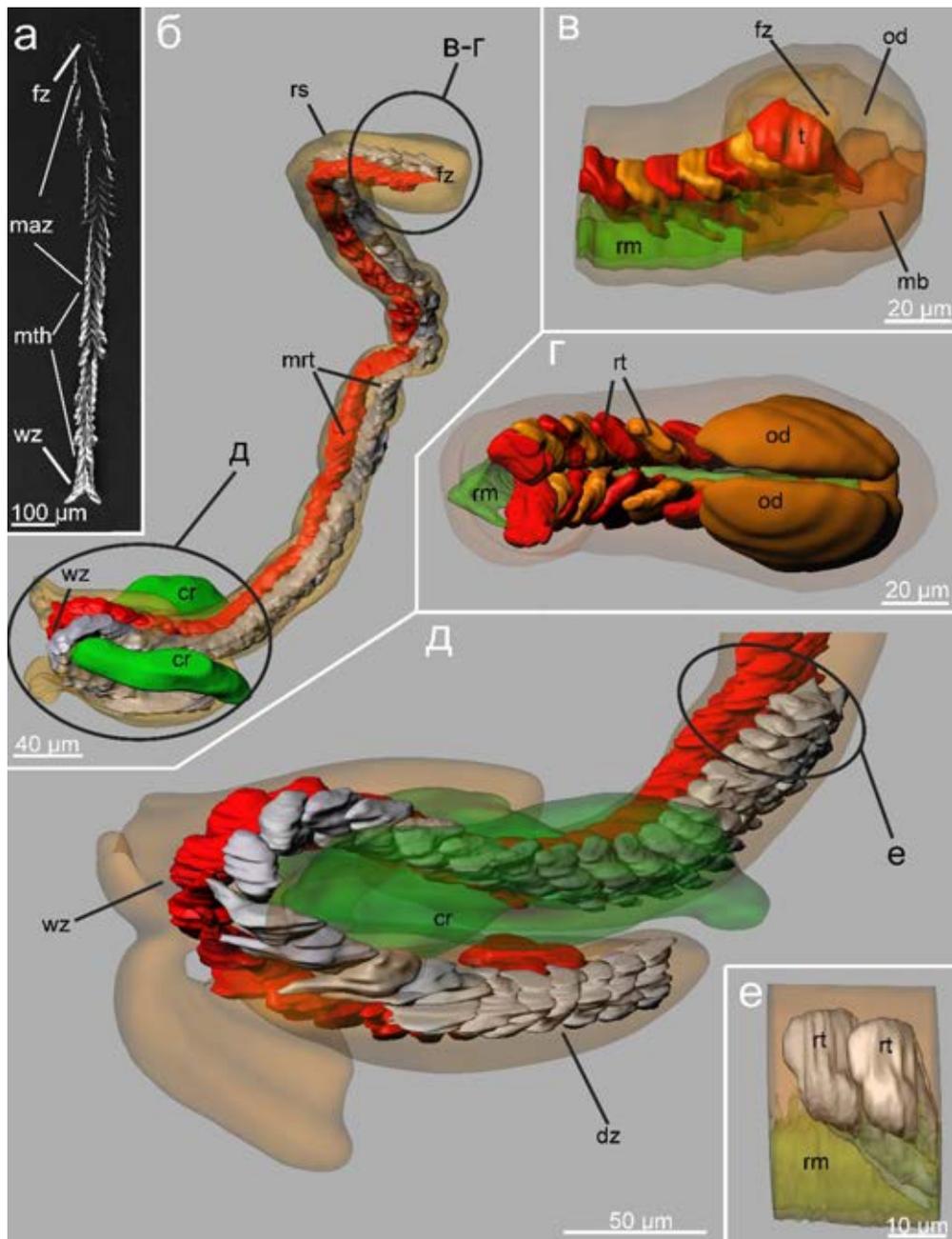


Рисунок 3.4.38. Строение буккальной массы *Lophiotoma acuta*. Подписи на следующей странице.

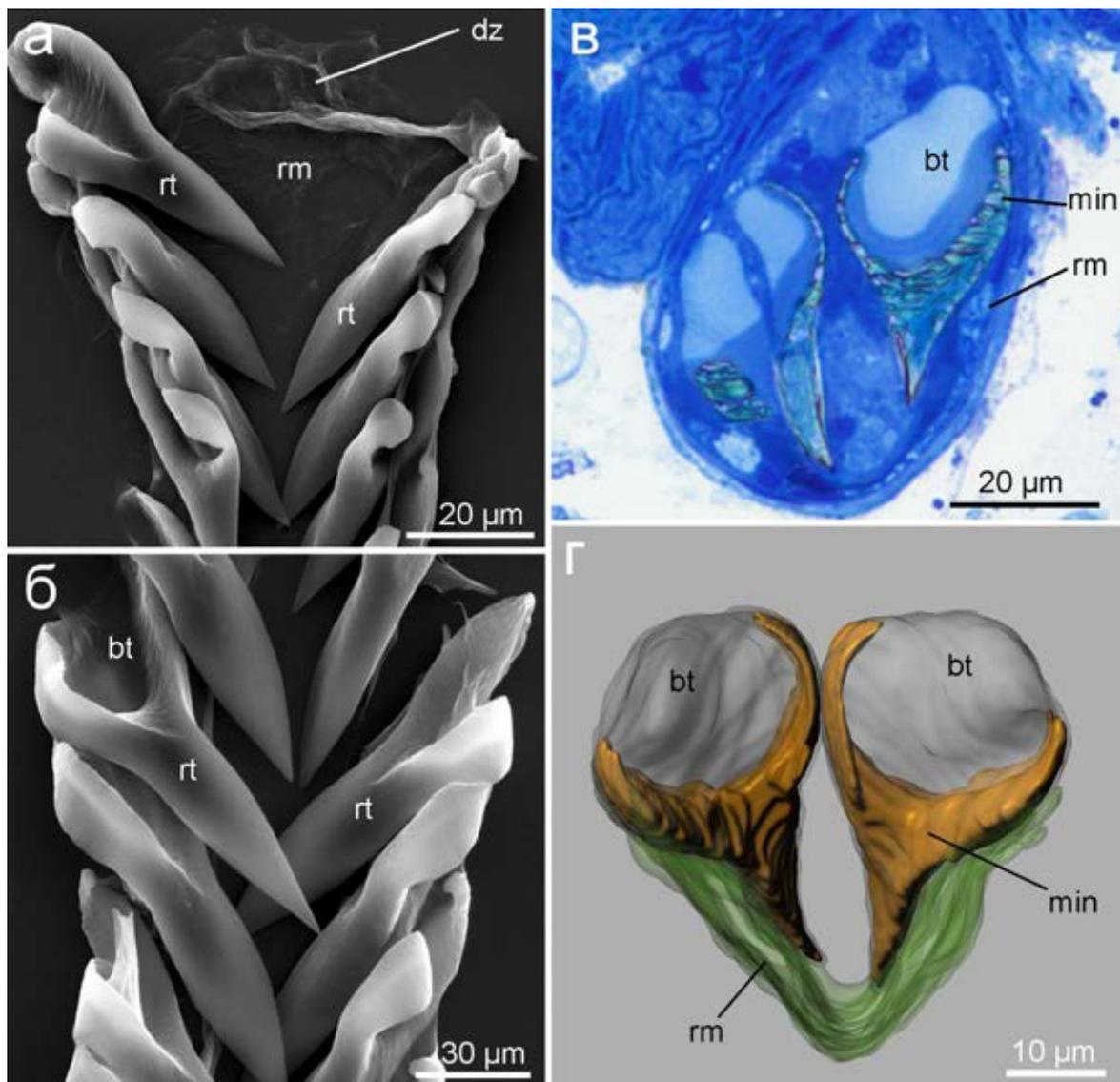


**Рисунок 3.4.39.** Ультратонкое строение хряща одонтофора и зоны деградации *Lophiotoma acuta*, ТЕМ. **а.** Клетка хряща с крупной вакуолью. **б-в.** Продольный срез через зону деградации. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *rt* – зуб радулы, *ve* – везикула.

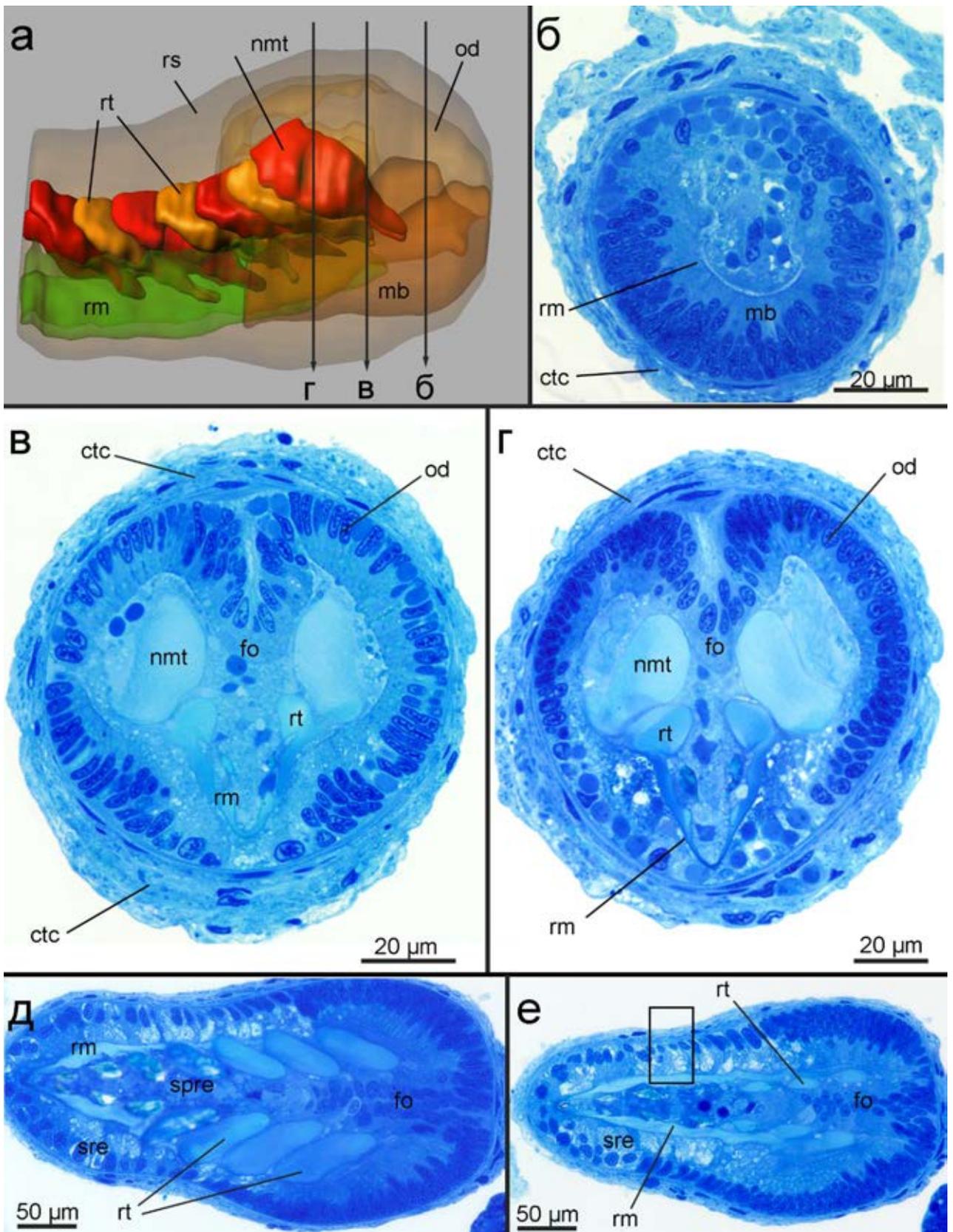
**Рисунок 3.4.38.** Строение буккальной массы *Lophiotoma acuta*. **а.** Схема продольного среза через буккальную массу. **б-д.** Трехмерная модель буккальной массы. **б.** Вид сбоку. **в.** Тот же ракурс, без контура слюнных желез. **г.** Вид сверху на радулярный аппарат. **д.** Вид сбоку на радулярный аппарат. **е-з.** Продольные полутонкие срезы, световая микроскопия. **е.** Срез через рабочий край. **ж.** Увеличенный участок рабочего края. **з.** Срез через зону деградации. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *cmu* – кольцевая мускулатура, *cr* – хрящи одонтофора, *dz* – зона деградации радулы, *mb* – мембранобласты, *od* – одонтобласт, *oe* – пищевод, *omu* – мышца, соединяющая хрящи одонтофора, *rm* – радулярная мембрана, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *rr* – ретрактор радулы, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *sgd* – протоки слюнных желез, *vg* – ядовитая железа, *wz* – рабочий край радулы.



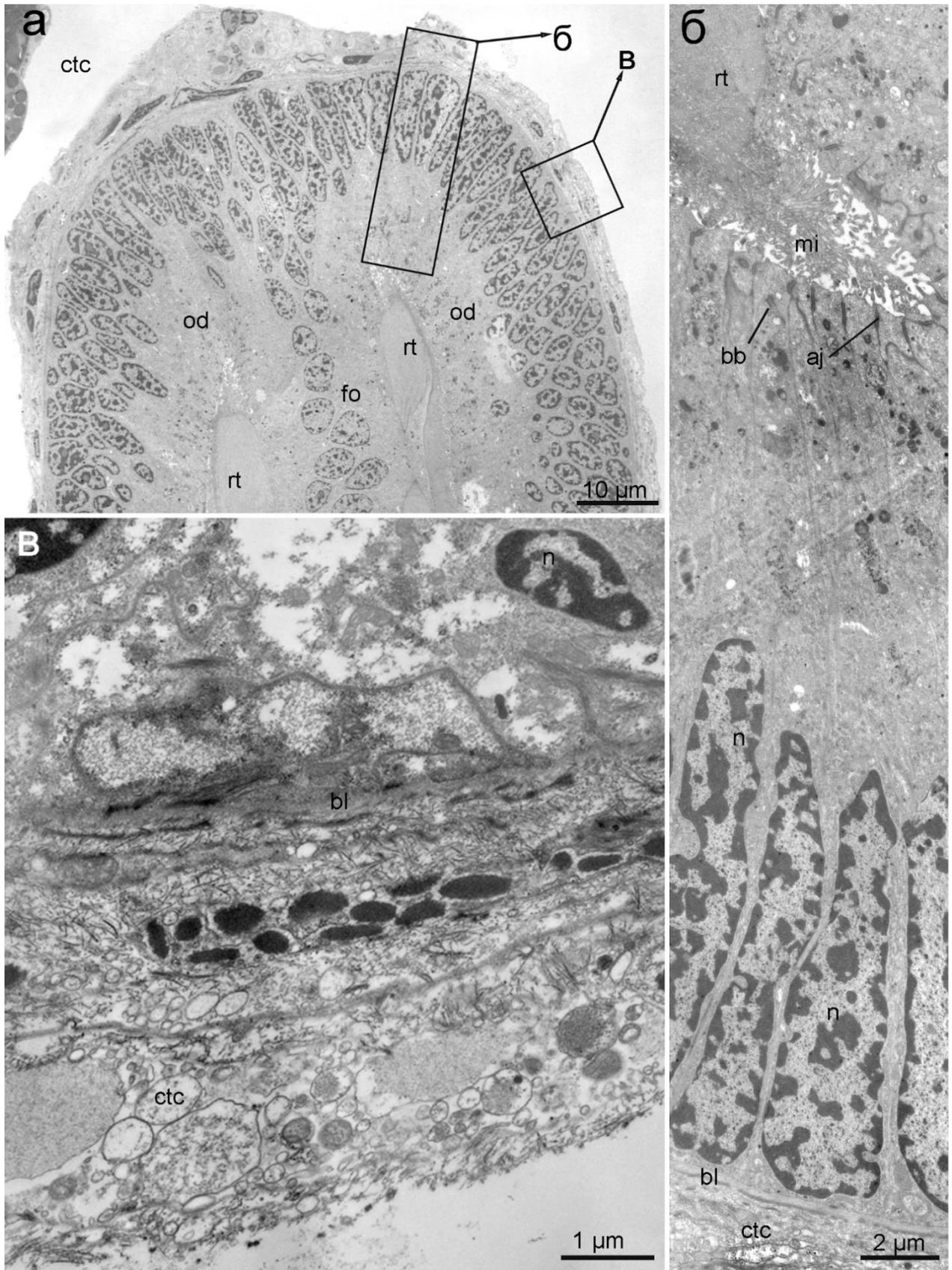
**Рисунок 3.4.40.** Строение радулярного мешка *Lophiotoma acuta*. **а.** Общий вид радулы, СЭМ. **б-е.** Трехмерная модель буккального комплекса, реконструированная по серии полутонких срезов. Овалами обозначены соответствующие иллюстрации. **Обозначения:** *cr* – хрящи одонтофора, *dz* – зона деградации радулы, *fz* – зона формирования зубов, *maz* – зона созревания зубов, *mb* – мембранобласты, *mth* – зона зрелых зубов, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *rmt* – ряд маргинальных зубов, *rt* – зуб радулы, *wz* – рабочий край радулы.



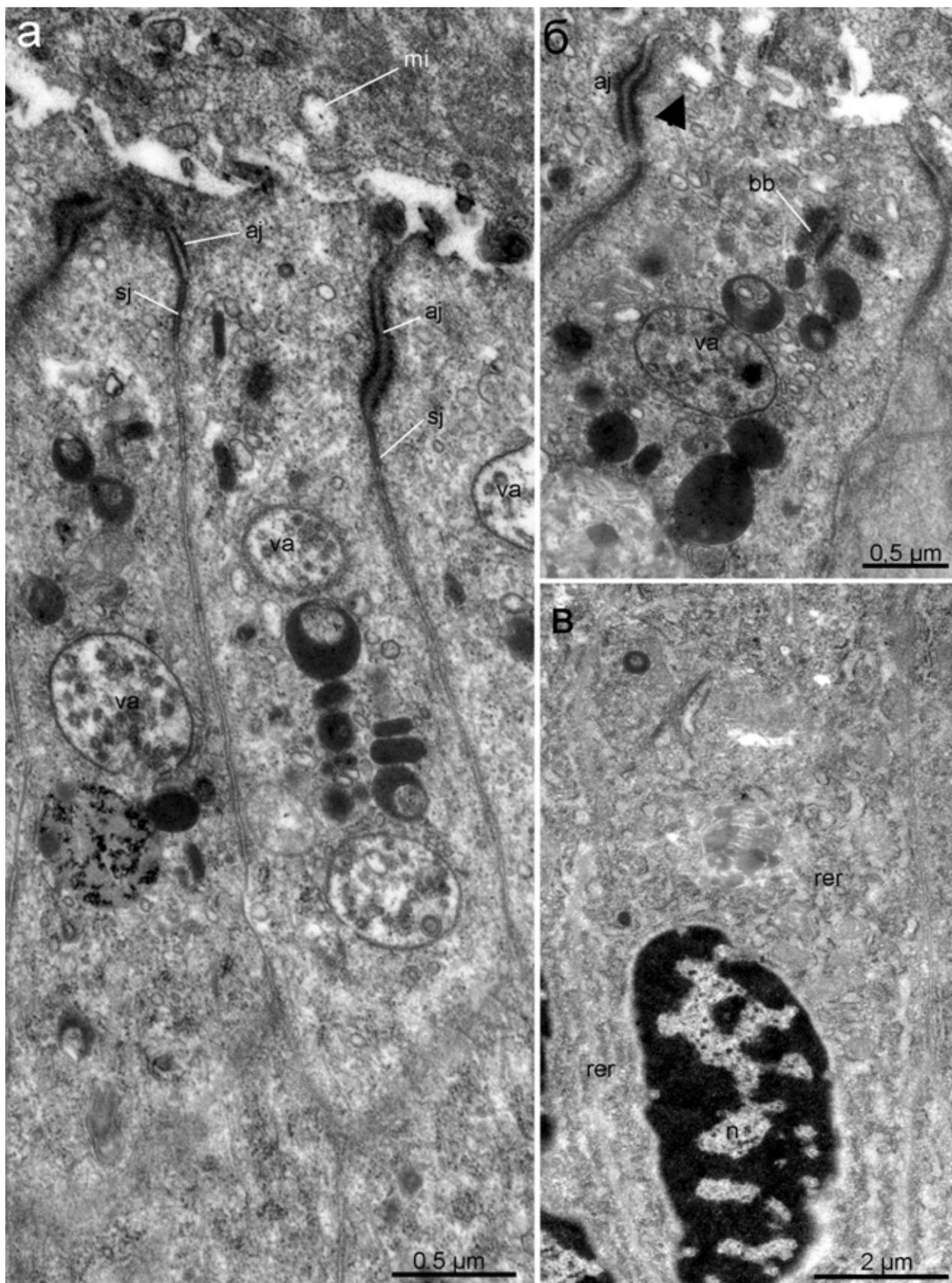
**Рисунок 3.4.41.** Морфология радулы *Lophiotoma acuta*. **а-б.** Общая морфология радулы на рабочем крае (**а**) и в зоне зрелых зубов (**б**), СЭМ. **в.** Поперечный полутонкий срез в зоне зрелых зубов. **г.** Трехмерная модель одного ряда зубов радулы. **Обозначения:** *bt* – основание нового зуба, *dz* – зона деградации радулы, *mi* – микровилли, *min* – область минерализации зуба, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы.



**Рисунок 3.4.42.** Гистологическое строение зоны формирования радулы *Lophiotoma acuta*. **а.** Трехмерная модель зоны формирования. Вид сбоку. **б-г.** Поперечные полутонкие срезы с разных мест зоны формирования, обозначенные на рисунке (а). **д-е.** Продольные полутонкие срезы через зону формирования. **Обозначения:** *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *fo* – складка одонтобластов, *mb* – мембранобласты, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



**Рисунок 3.4.43.** Ультратонкое строение зоны формирования радулы *Lophiotoma acuta*. Поперечные срезы, ТЕМ. **а.** Общий вид одонтобластов. Квадратами обозначены соответствующие иллюстрации. **б.** Увеличенный участок одонтобластов. **в.** Основание одонтобластов с соединительнотканной радулярной оболочкой. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *fo* – складка одонтобластов, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы.



**Рисунок 3.4.44.** Детали ультратонкого строения одонтобластов *Lophiotoma acuta*. Поперечные срезы, ТЕМ. **а-б.** Апикальная часть одонтобласта. Стрелкой обозначены везикулы. **в.** Центральная часть одонтобласта. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ci* – реснички, *mi* – микровилли, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rt* – зуб радулы, *sj* – септироанный контакт, *va* – вакуоль.

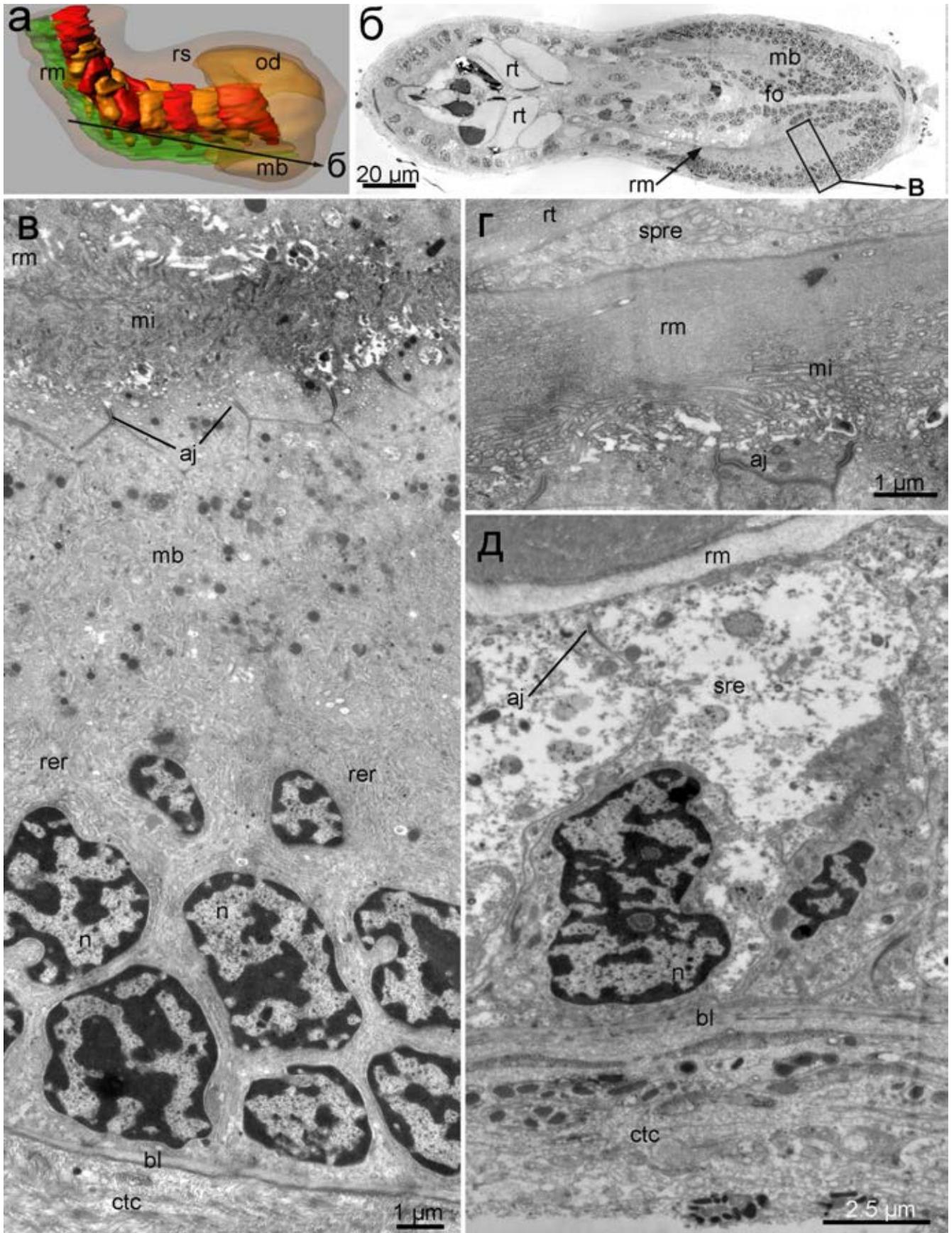
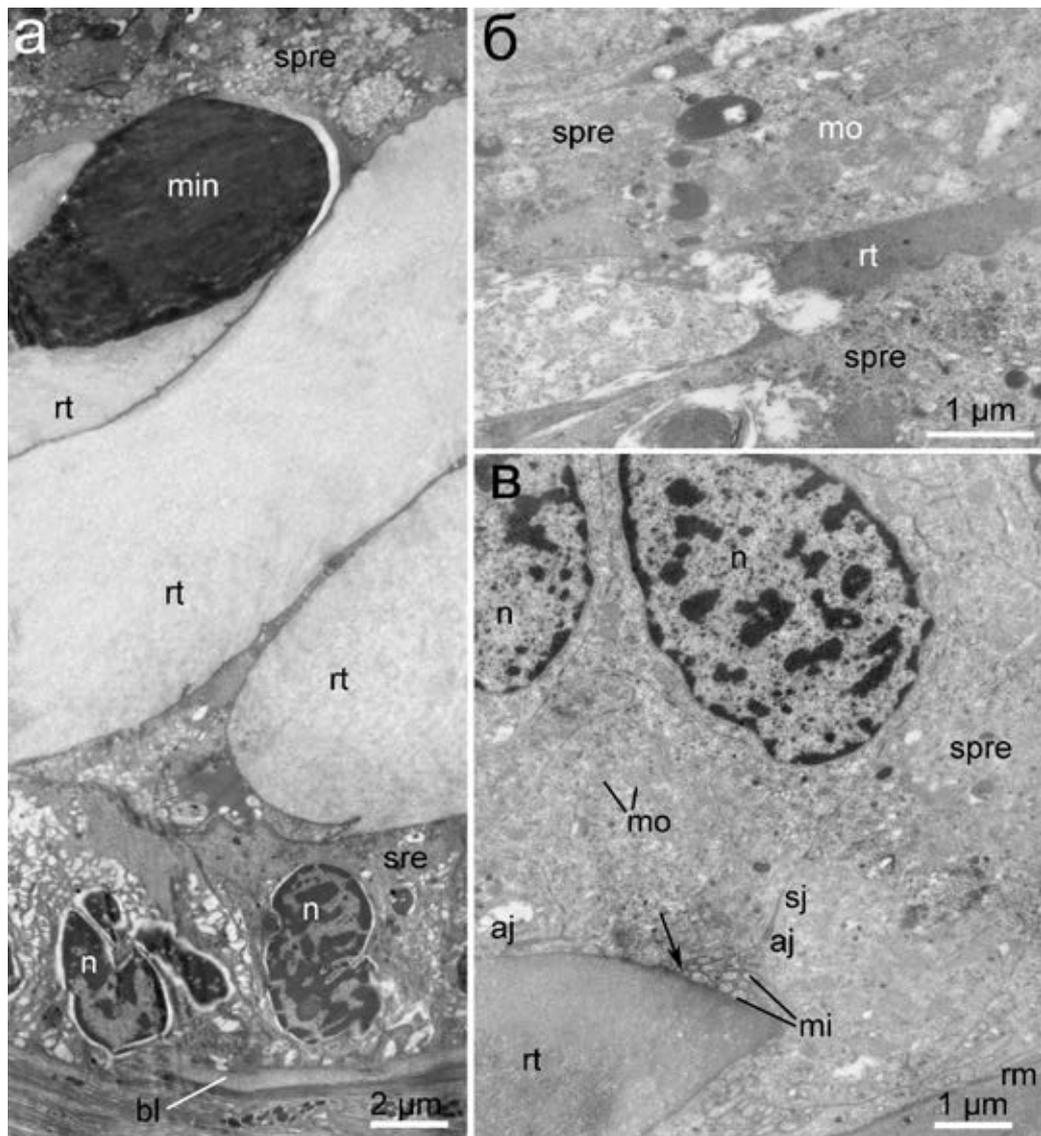
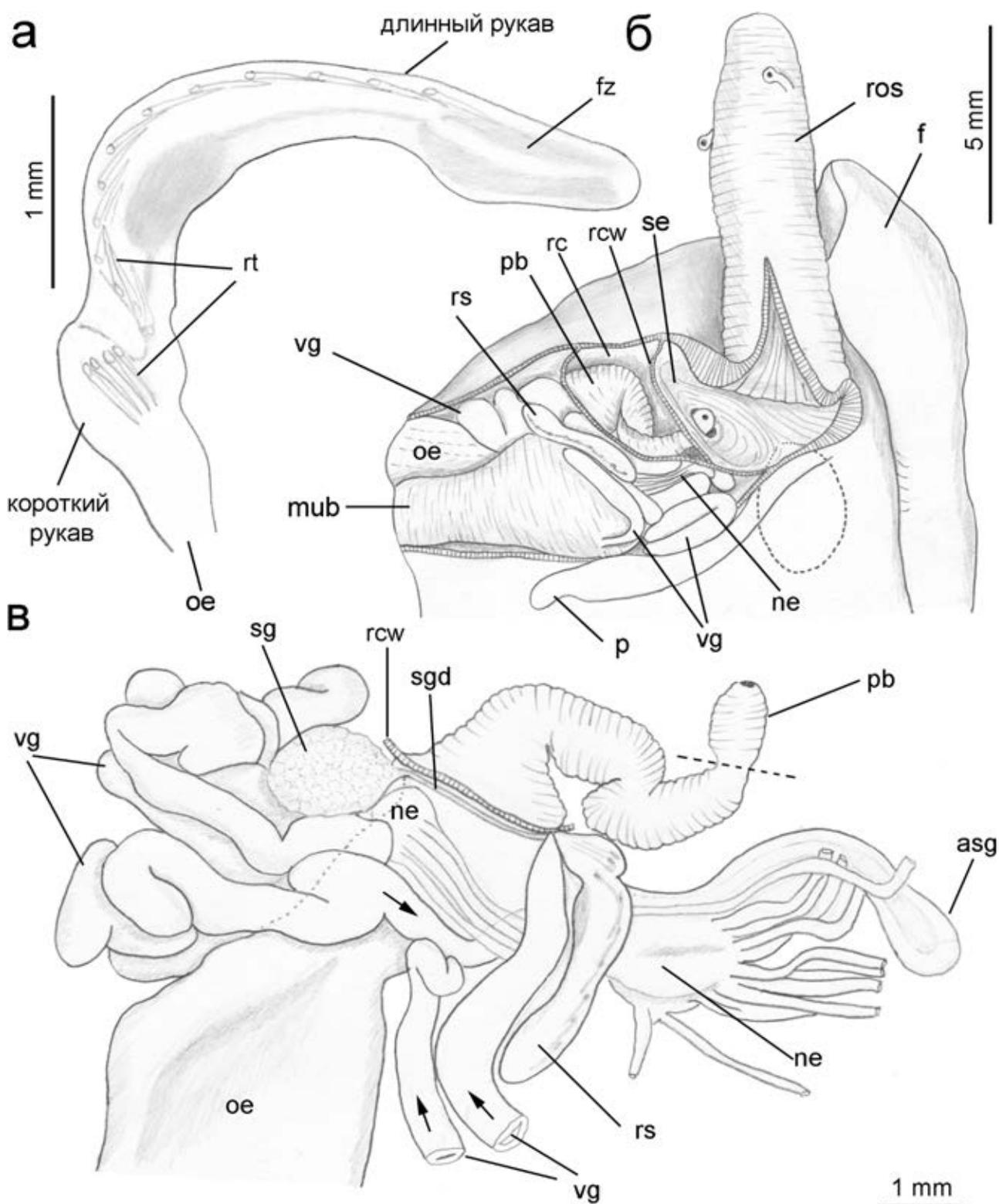


Рисунок 3.4.45. Ультратонкое строение зоны формирования *Lophiotoma acuta*. Подписи на следующей странице.

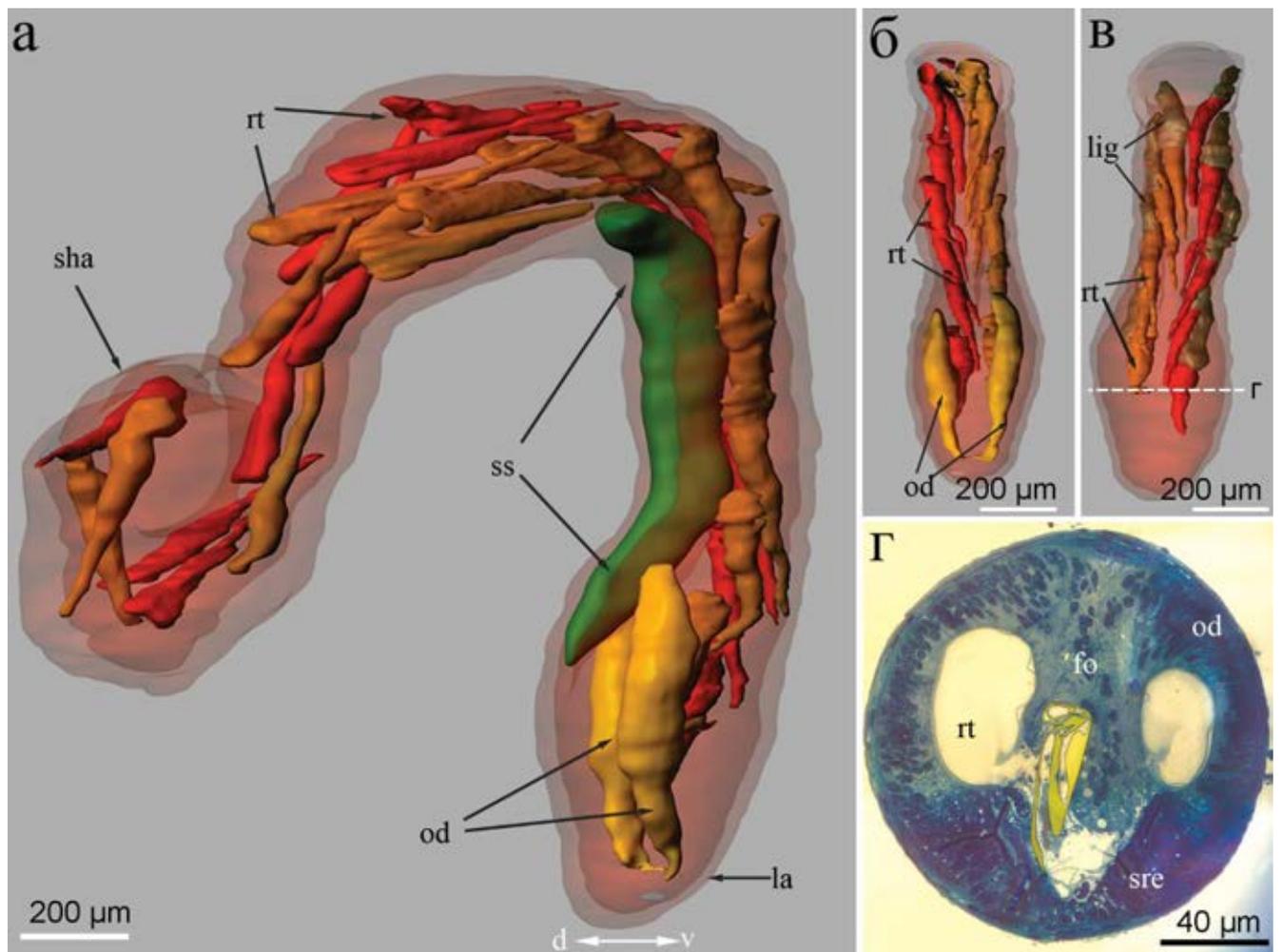


**Рисунок 3.4.46.** Ультратонкое строение супрарадулярного эпителия *Lophiotoma acuta*, ТЕМ. **а.** Продольный срез через радулярный мешок в районе сформированных зубов. **б.** Фронтальный срез через супрарадулярный эпителий и верхушку зуба. **в.** Поперечный срез через верхушку зуба и супрарадулярный эпителий в зоне созревания радулы. Микровилли обозначены стрелкой. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *mi* – микровилли, *min* – область минерализации зуба, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sj* – септированный контакт, *sre* – субрадулярный эпителий.

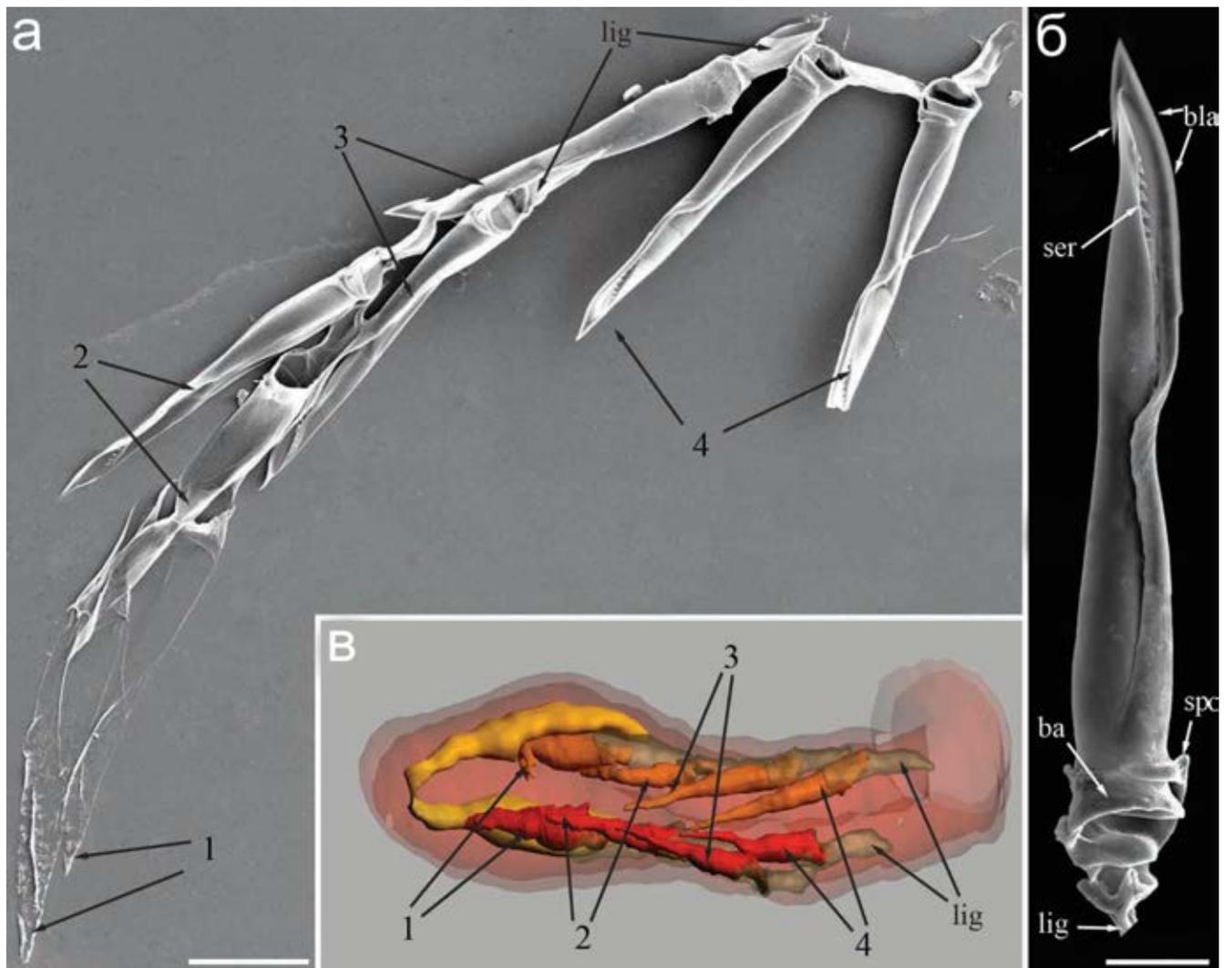
**Рисунок 3.4.45.** Ультратонкое строение зоны формирования *Lophiotoma acuta*. Фронтальная серия, ТЕМ. **а.** Трехмерная реконструкция на которой показано, как прошел срез. **б.** Общий вид среза. Прямоугольником показан участок, микрофотография которого показана на рисунке (в). **в.** Продольный срез через мембранобласты. **г.** Продольный срез через радулярную мембрану и субрадулярный эпителий. **д.** Субрадулярный эпителий. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mb* – мембранобласты, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



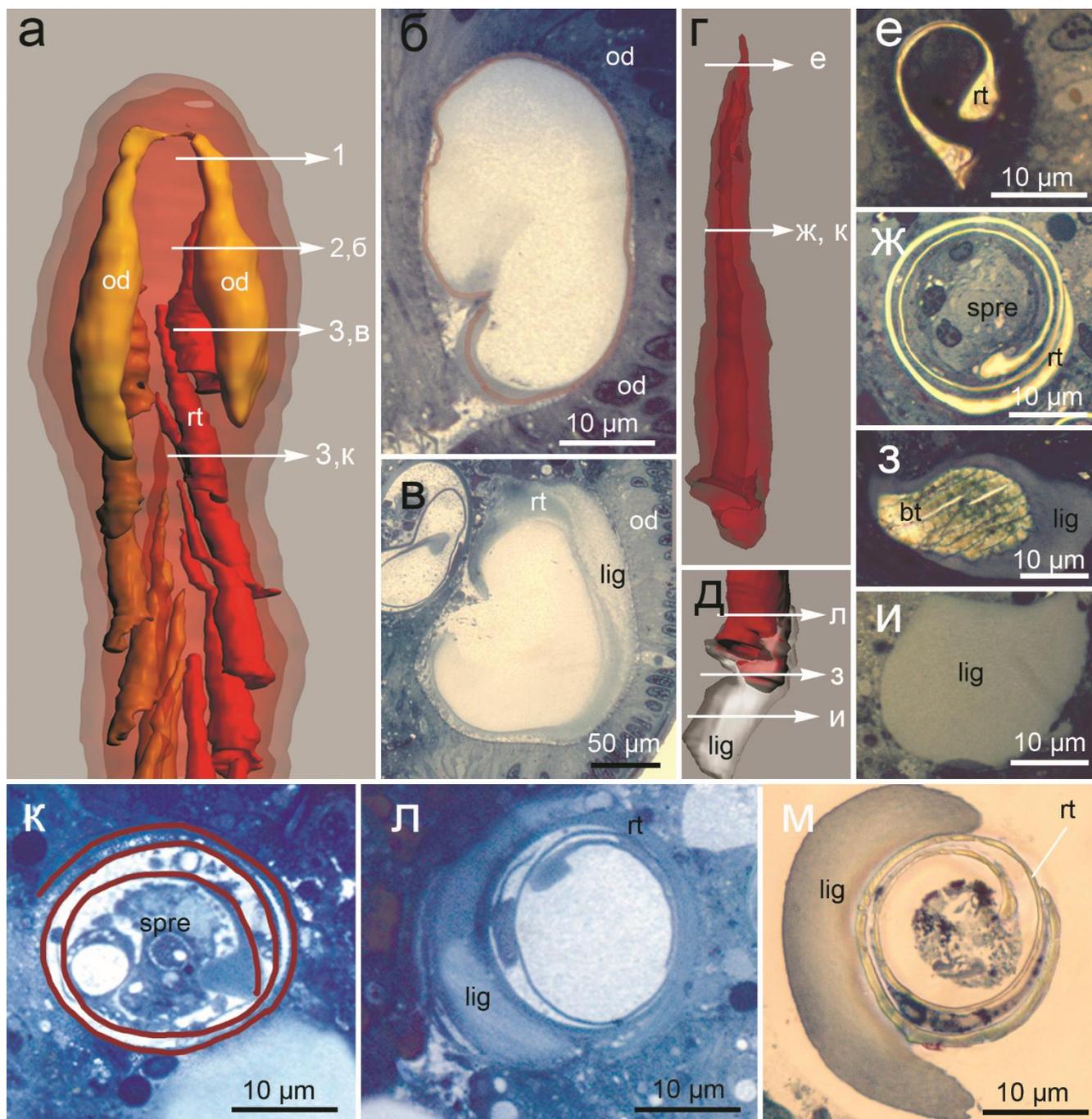
**Рисунок 3.4.47.** Строение переднего конца тела *Conus pulicarius*. Рисунок вскрытия. **а.** Радулярный мешок. **б.** Общий вид головы и буккальной массы. **в.** Детали строения буккальной массы. Пунктирной линией обозначена септа. **Обозначения:** *asg* – придаточная слюнная железа, *f* – нога, *fz* – зона формирования зубов, *ne* – нервная система, *oe* – пищевод, *p* – penis, *pb* – хобот, *rc* – ринхоцель, *rcw* – стенка ринхоцеля, *ros* – рострум, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *se* – септа, *sg* – слюнные железы, *sgd* – протоки слюнных желез, *vg* – ядовитая железа.



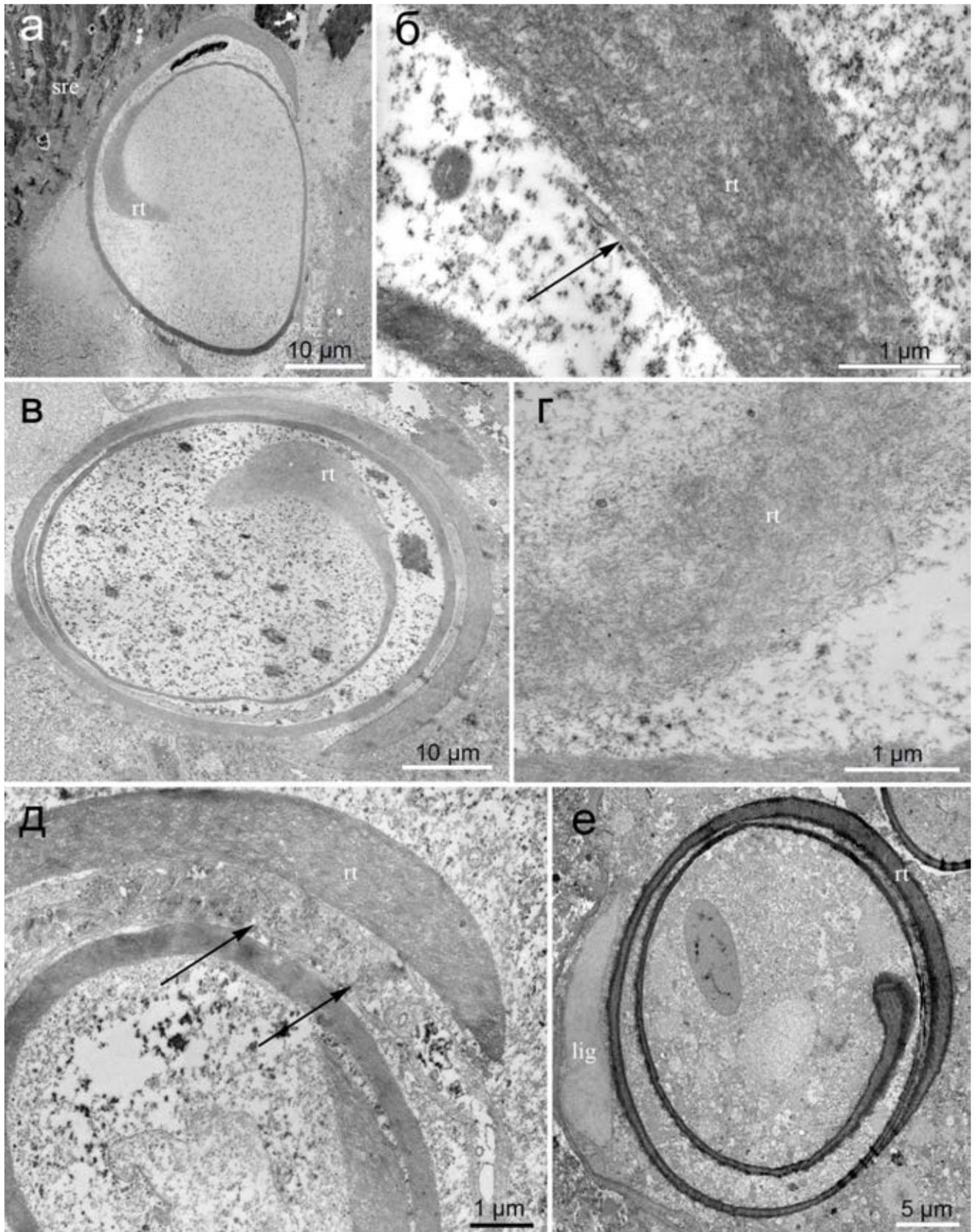
**Рисунок 3.4.48.** Строение радулярного мешка *Conus pulicarius*. **а-в.** Трехмерная модель радулярного мешка. Вид сбоку (**а**), белой стрелкой обозначены дорсальная (d) и вентральная (v) стороны. Вид с дорсальной (**б**) и с вентральной (**в**) стороны. **г.** Поперечный срез через зону формирования, обозначенное пунктиром на рисунке (в). **Обозначения:** *fo* – складка одонтобластов, *la* – длинный рукав радулярного мешка, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы, *sha* – короткий рукав радулярного мешка, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



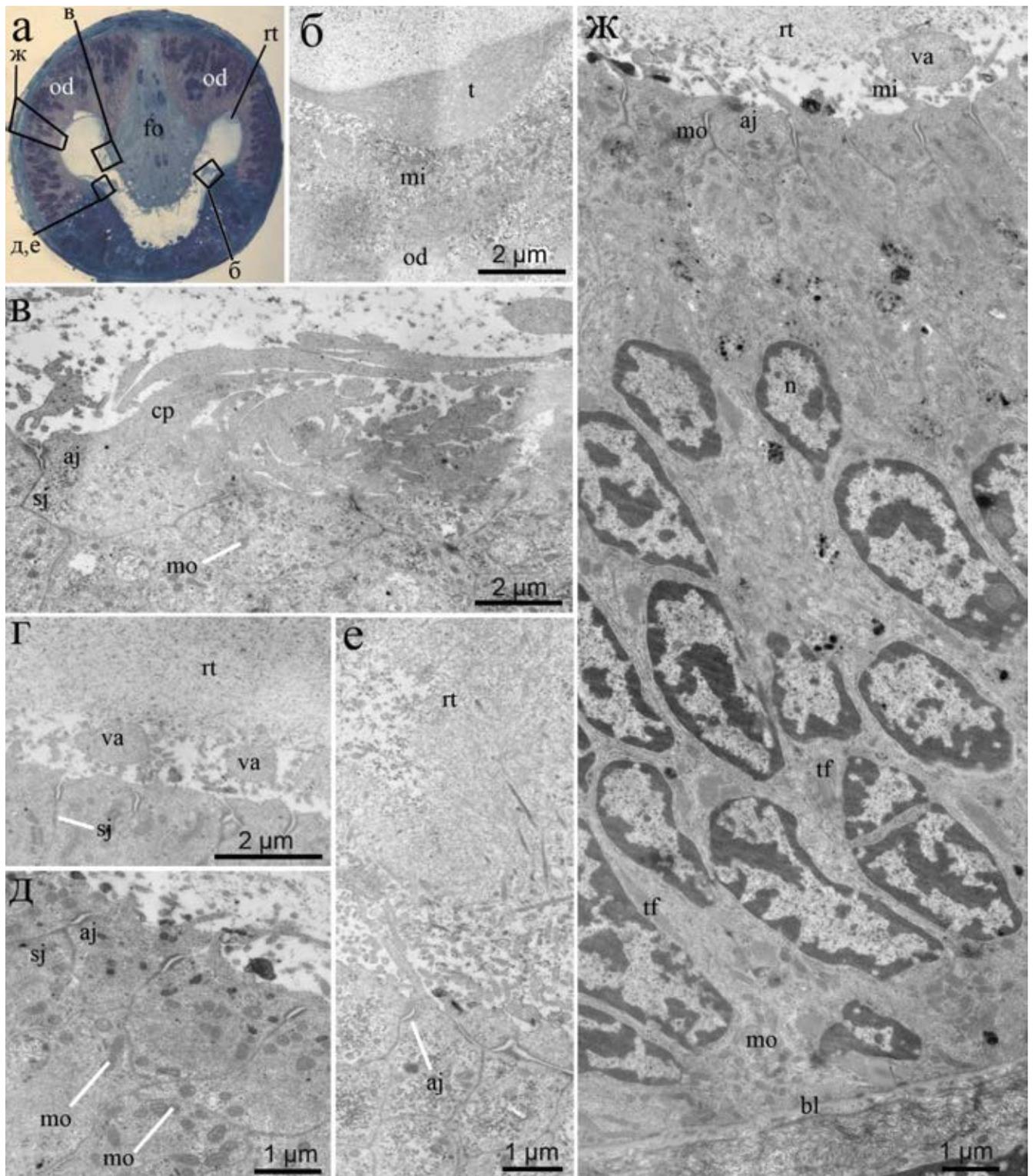
**Рисунок 3.4.49.** Морфология радулы *Conus pulicari*. **а-б** – СЭМ. **а.** Общий вид радулы. Самые молодые зубы мягкие по сравнению со зрелыми зубами. **б.** Общий вид зрелого зуба. Стрелкой обозначена зазубрина на верхушке. **в.** Трехмерная модель зоны формирования, на которой стрелками указаны самые молодые зубы (от 1 до 4). **Обозначения:** *ba* – основание зуба, *bl* – базальная пластинка, *bla* – лезвие зуба, *lig* – лигамент, *ser* – краевые зубчики, *spo* – шпора.



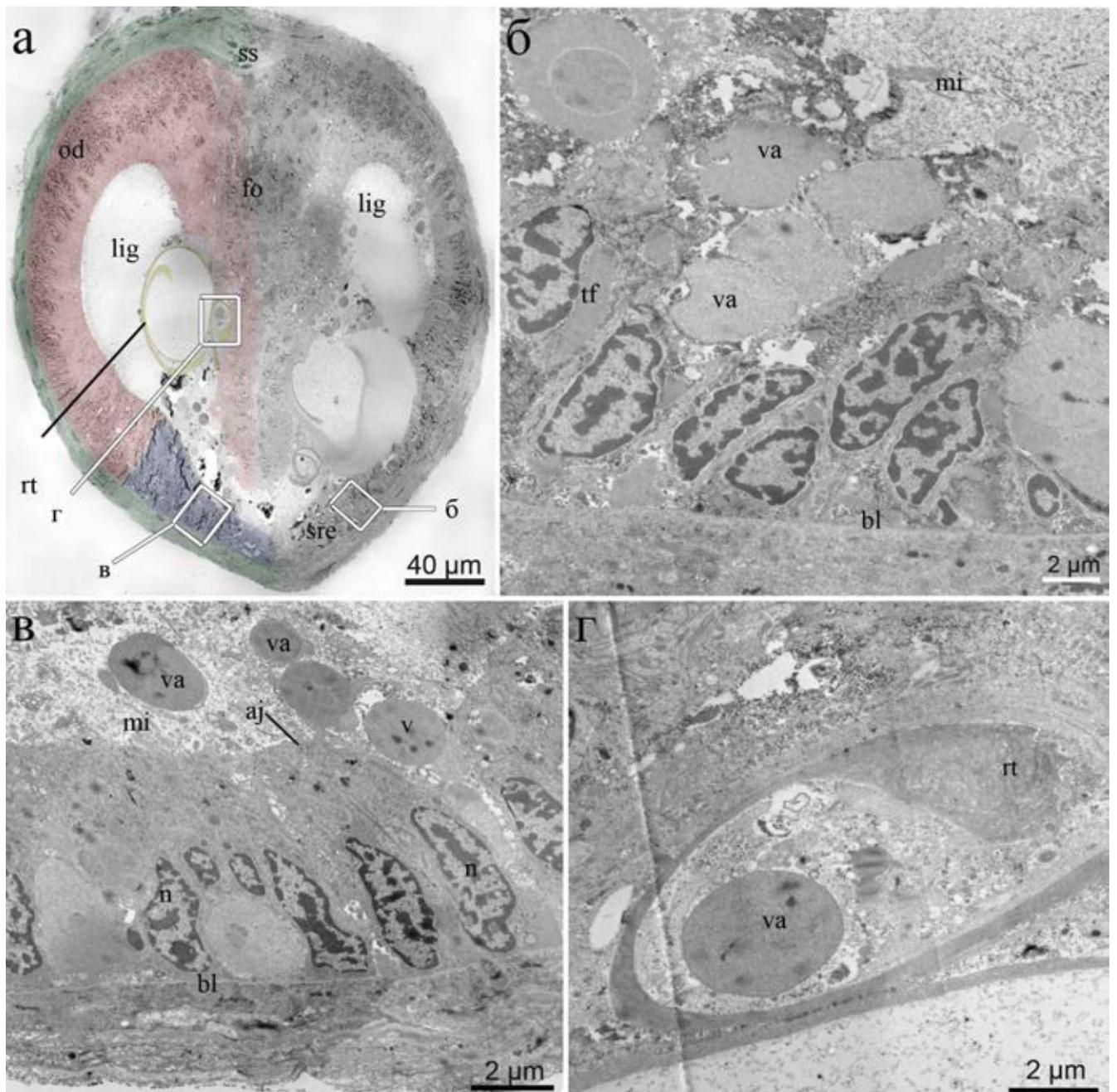
**Рисунок 3.4.50.** Детали гистологического строения зуба *Conus pulicarius*. **а.** Трехмерная модель радулярного мешка с обозначенными местами измерения окружности зуба. **б.** Поперечный срез через середину формирующегося зуба. Красной линией отмечены места промеров. **в.** Срез через основание формирующегося зуба. **г-д.** Трехмерная модель зуба с обозначением соответствующих срезов: через верхушку зуба (**е**), через середину зуба (**ж, к**), ближе к основанию (**л, м**), через основание (**з**) и лигамент (**и**). **Обозначения:** *lig* – лигамент, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрадулярный эпителий.



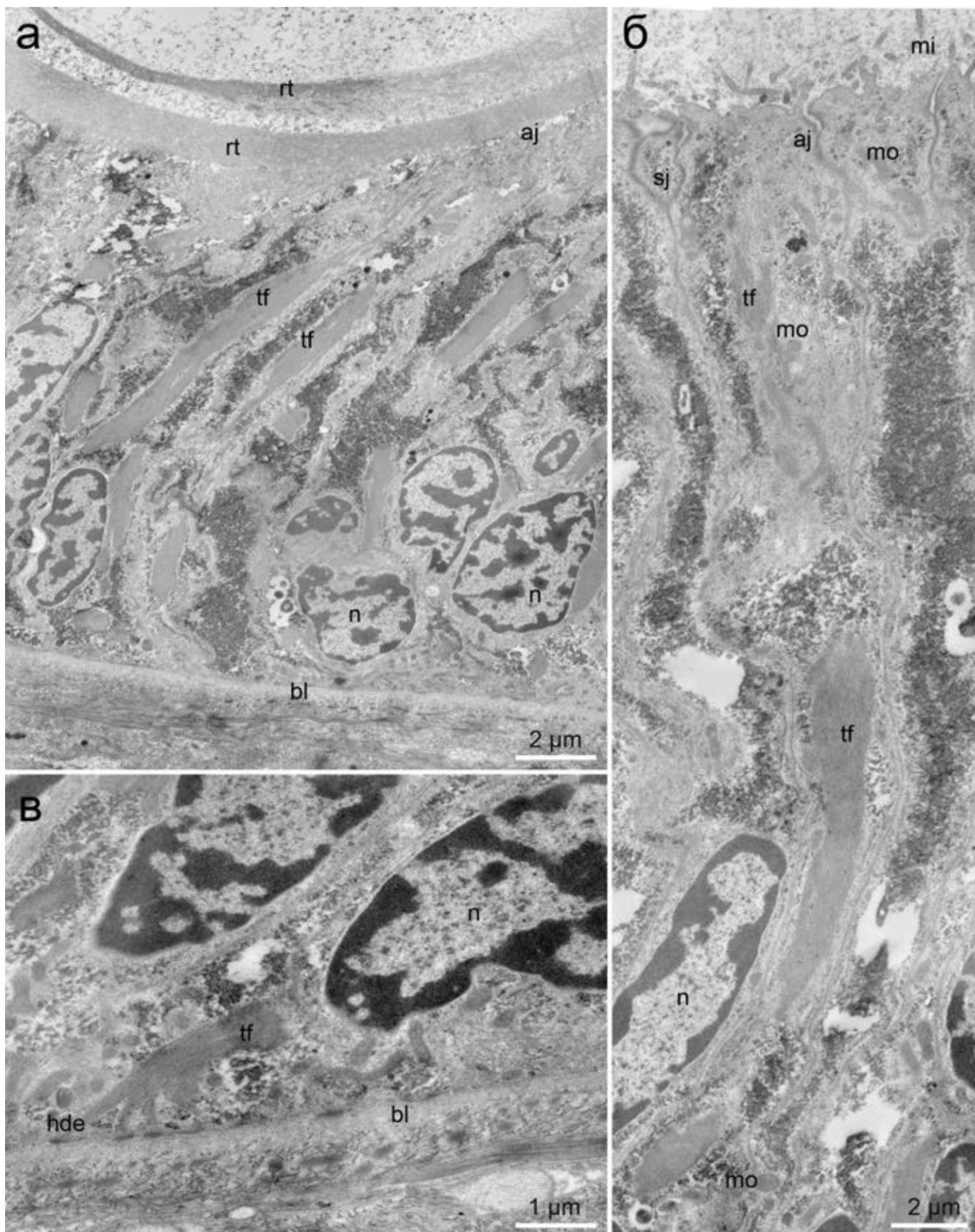
**Рисунок 3.4.51.** Ультратонкое строение зубов *Conus pulicarius*, ТЕМ. **а.** Передняя часть зуба второго ряда. В канале зуба клетки отсутствуют. **б.** Внутренний слой зуба второго ряда. Стрелкой обозначен цитоплазматический вырост. **в.** Средняя часть зуба второго ряда. **г.** Материал зуба второго ряда. **д.** Срез через зуб третьего ряда с цитоплазматическими выростами между оборотами. **е.** Поперечный срез зуба пятого ряда. **Обозначения:** *lig* – лигамент, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы, *sre* – субрадулярный эпителий.



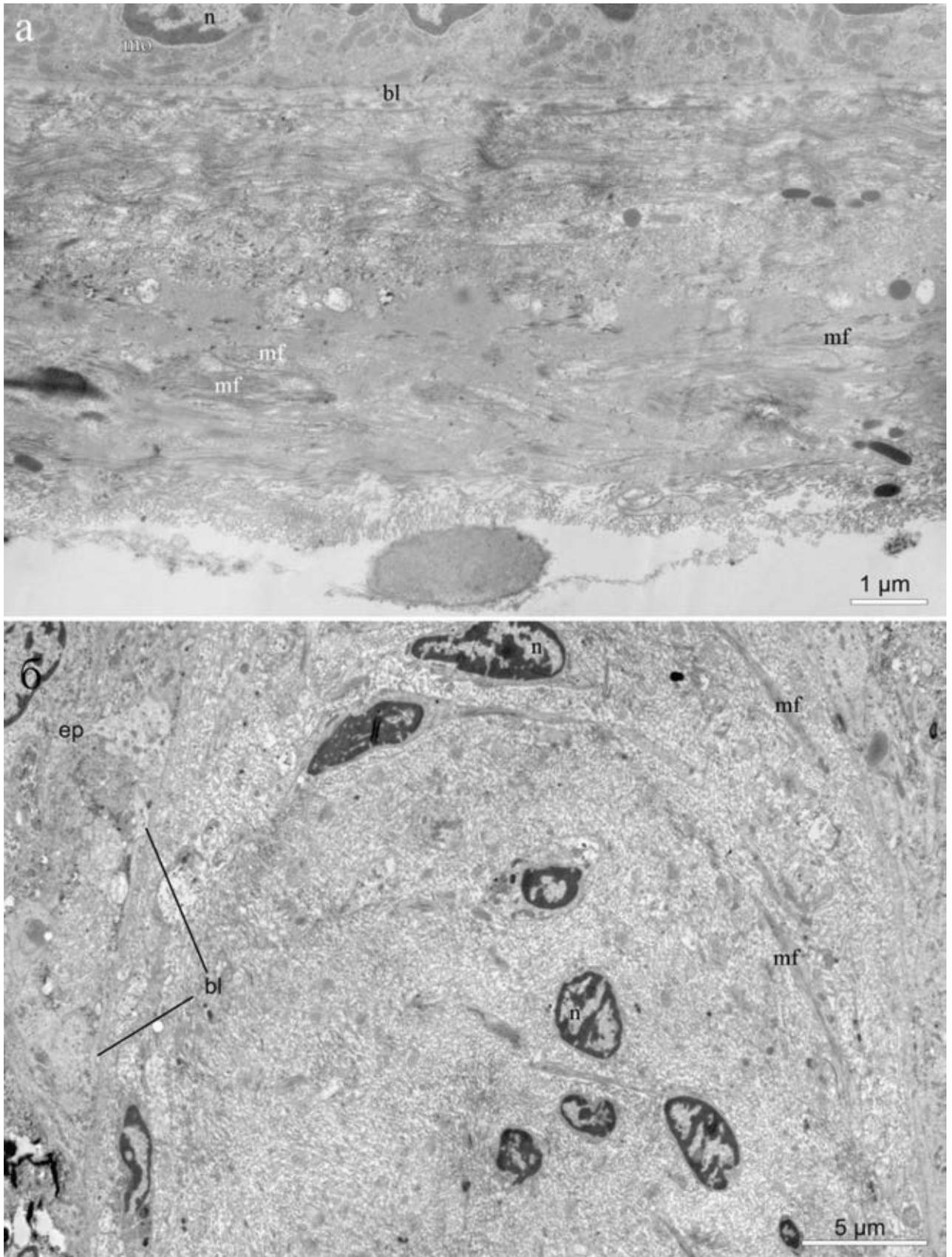
**Рисунок 3.4.52.** Ультратонкое строение одонтобластов *Conus pulicarius*. **а.** Поперечный полутонкий срез через зону формирования радулы. Квадратами обозначены соответствующие микрофотографии ТЕМ. **б.** Строение нового зуба. **в.** Апикальная часть одонтобластов с цитоплазматическими выростами. **г.** Апикальная часть одонтобластов с отшнуровывающимися вакуолями. **д-е.** Ультратонкое строение апикальной части одонтобластов с микровиллями. **ж.** Общий вид одонтобластов. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *fo* – складка одонтобластов, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы, *tf* – тонофиламенты, *va* – вакуоль.



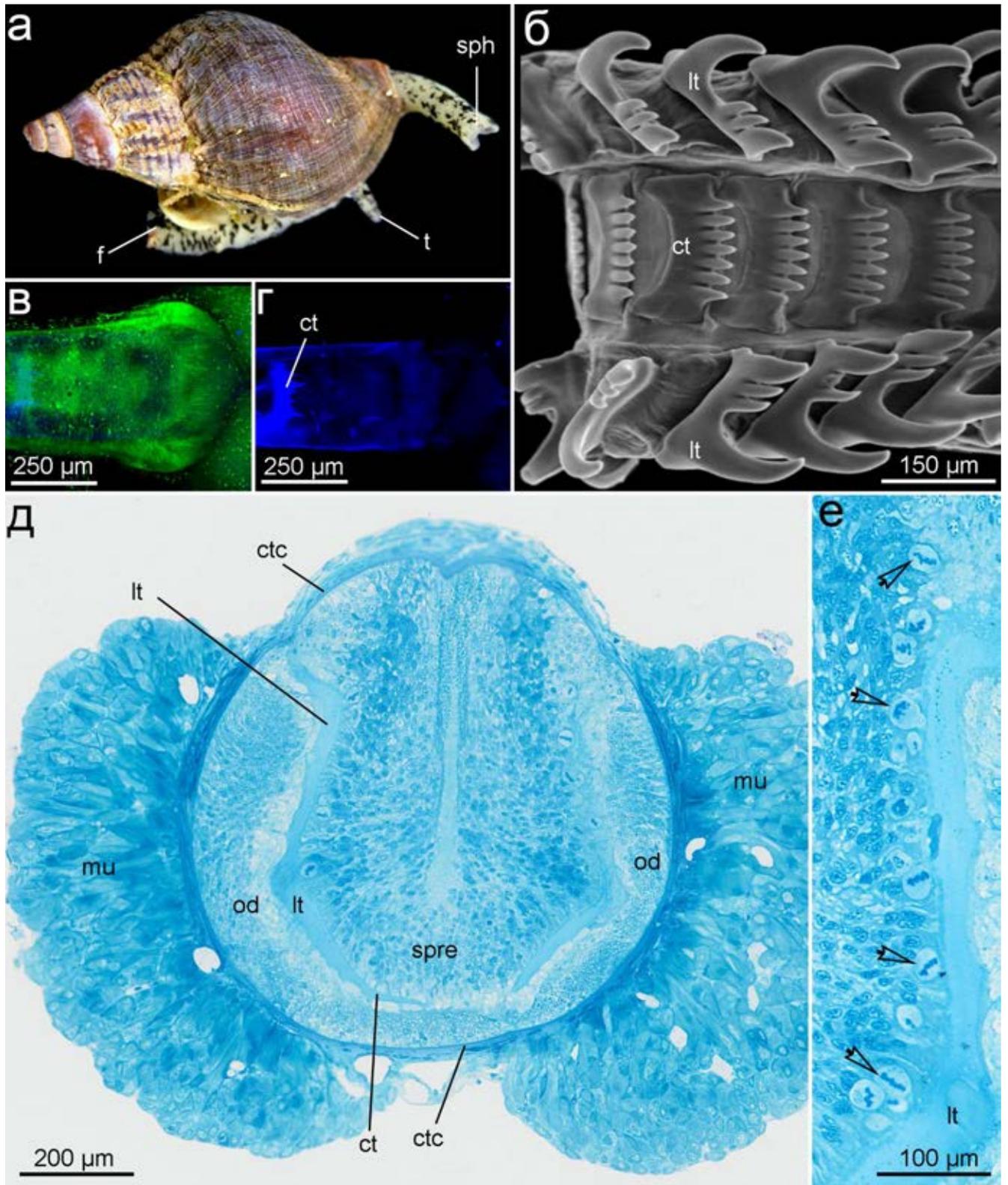
**Рисунок 3.4.53.** Ультратонкое строение радулярного мешка *Conus pulicarius*, ТЕМ. **а.** Поперечный срез через зону формирования лигамента. Квадратами обозначены соответствующие микрофотографии ТЕМ. **б.** Субрадулярный эпителий с крупными вакуолями (в), которые обнаруживаются в просвете зуба (г). **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *fo* – складка одонтобластов, *lig* – лигамент, *mi* – микровилли, *od* – одонтобласт, *rt* – зуб радулы, *ss* – опорная структура радулярного мешка, *tf* – тонофиламенты, *va* – вакуоль.



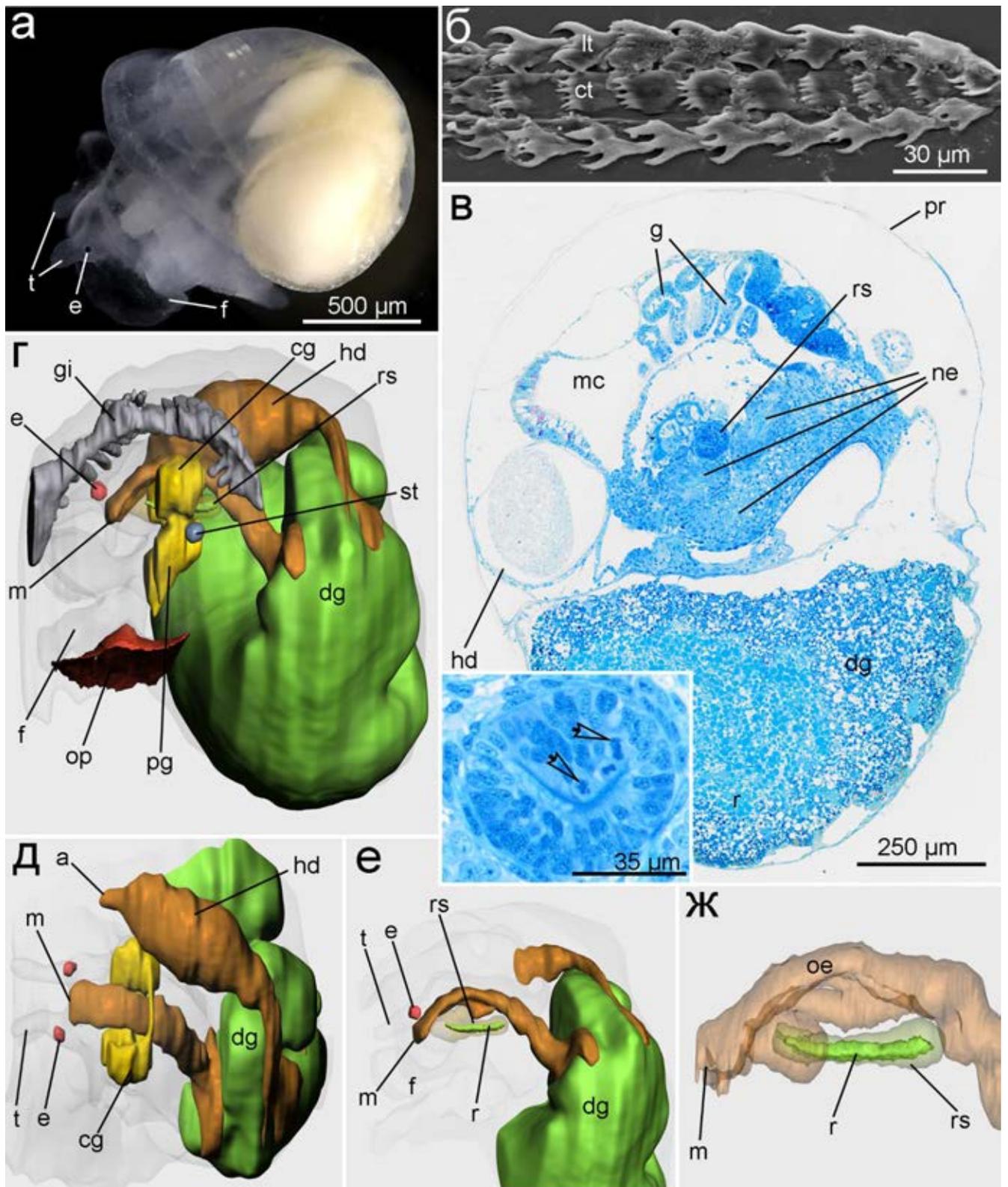
**Рисунок 3.4.54.** Ультратонкое строение субрадулярного эпителия *Conus pulicarius*, ТЕМ. **а.** Общий вид субрадулярного эпителия. **б.** Апикальная часть клеток субрадулярного эпителия на большем увеличении. **в.** Базальная часть клеток субрадулярного эпителия на большем увеличении. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *hde* – полудесмосомы, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rt* – зуб радулы, *sj* – септированный контакт, *tf* – тонофиламенты.



**Рисунок 3.4.55.** Ультратонкое строение соединительнотканной оболочки *Conus pulicarius*, ТЕМ. **а.** Оболочка, окружающая радулярный мешок с вентральной стороны. **б.** Опорная структура, которая является разрастанием оболочки с дорсальной стороны радулярного мешка в зоне формирования. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *ep* – эпителий, *mf* – миофиламенты, *mo* – митохондрия, *n* – ядро.

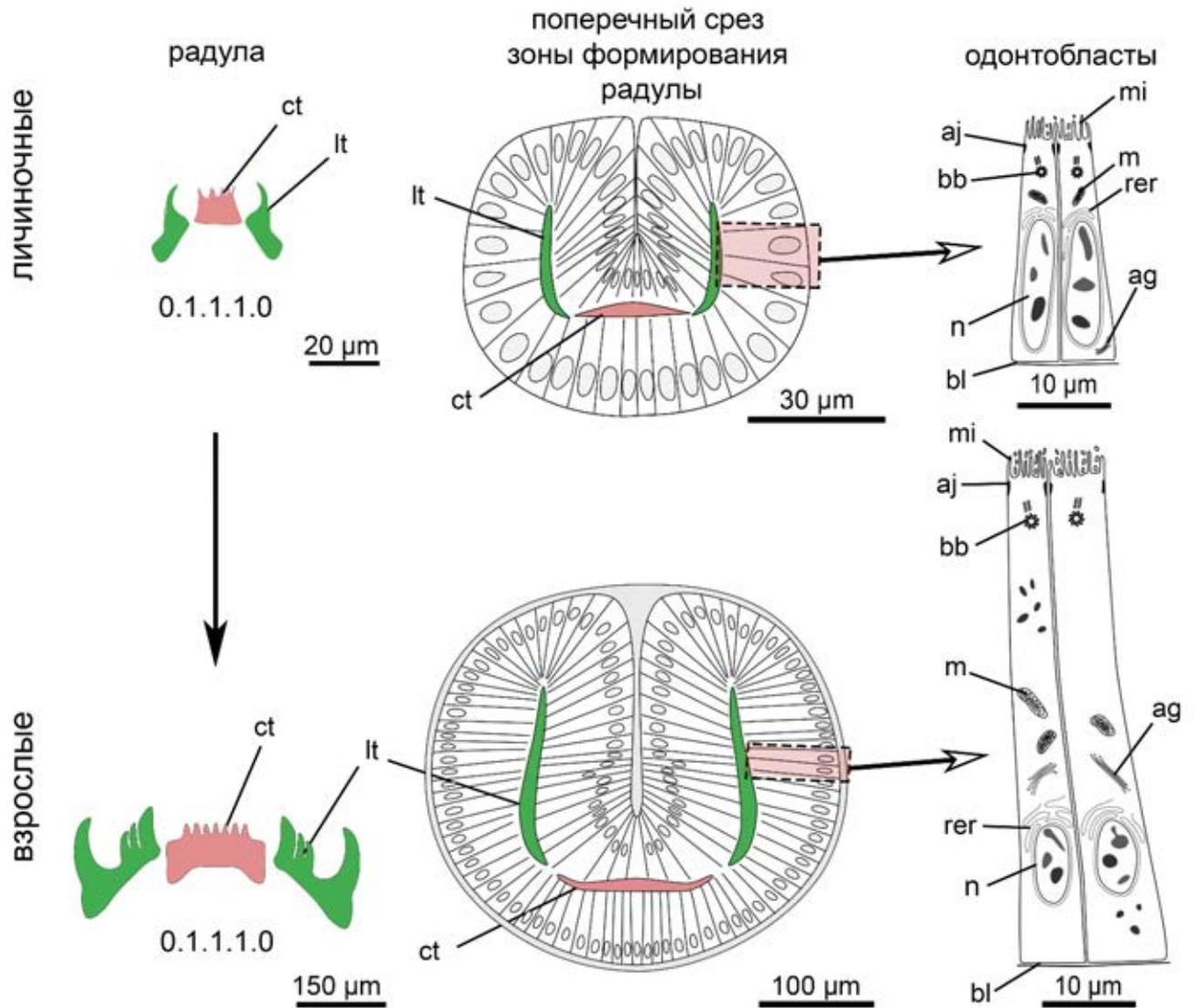


**Рисунок 3.4.56.** Строение радулы *Buccinum undatum*. **а.** Общий вид, световая микроскопия. **б.** Строение радулы, вид сверху, СЭМ. **в-г.** Зона формирования радулы, КЛСМ. Зеленый – ядра, окрашенные Propidium Iodide, голубой – радула, окрашенная Calcofluor White. **д.** Поперечный срез через зону формирования, световая микроскопия. **е.** Увеличенный участок супрадулярного эпителия с делящимися клетками (отмечены стрелками). **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *f* – нога, *lt* – латеральный зуб, *mu* – мышцы, *od* – одонтобласт, *sph* – сифон, *spre* – супрадулярный эпителий, *t* – щупальца.

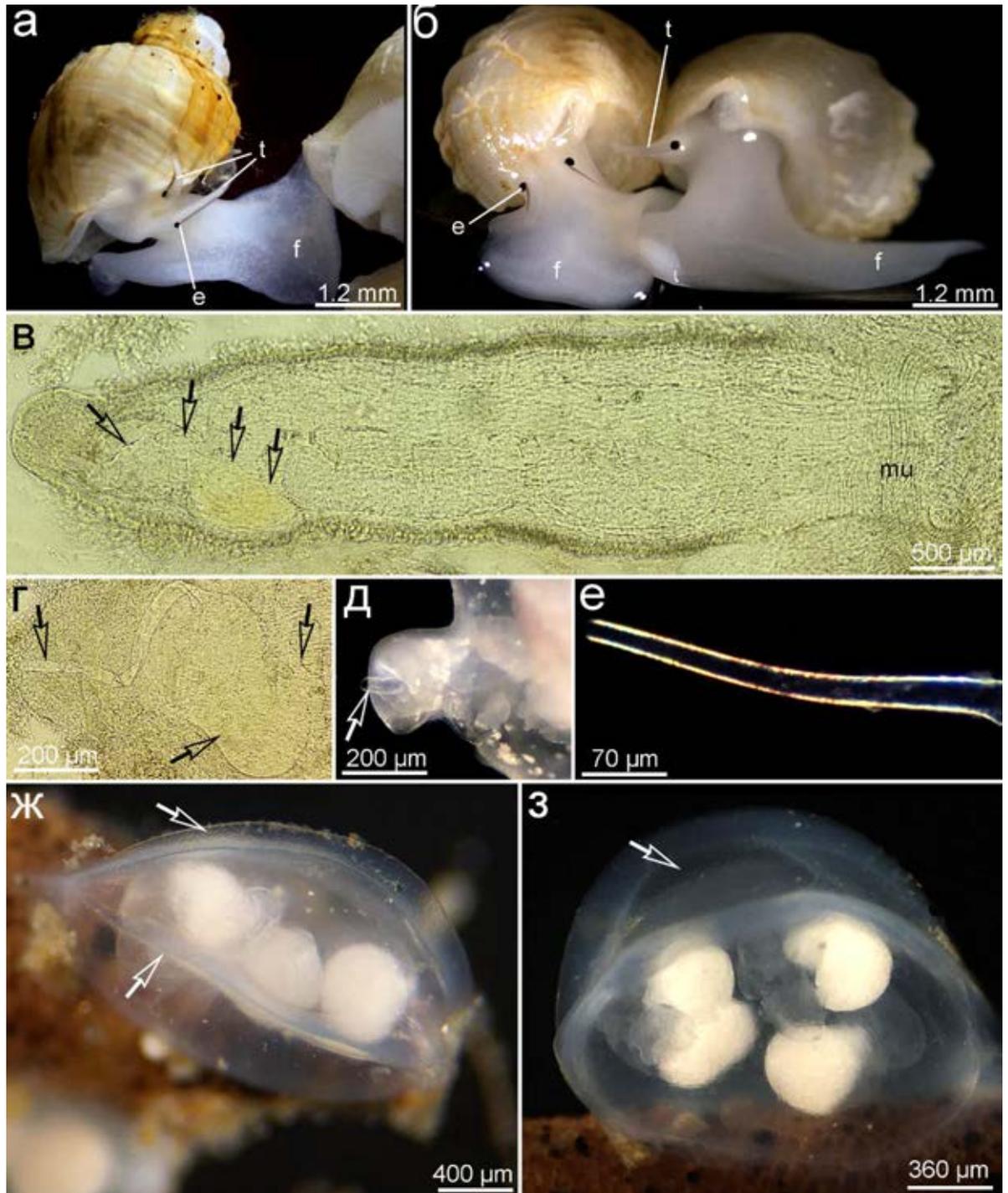


**Рисунок 3.4.57.** Строение велигера *Buccinum undatum*. **а.** Общий вид велигера, световая микроскопия. **б.** Морфология радулы, СЭМ. **в.** Полутонкий срез через радулярный мешок. Вклейка: увеличенный участок радулярного мешка. Делящиеся клетки обозначены стрелками **г-ж**. Трехмерная модель велигера. Вид сбоку (**в**), вид сверху (**г**), вид сбоку на переднюю кишку (**д**) и увеличенный участок передней кишки (**ж**). **Обозначения:** *a* – анус, *cg* – церебральный ганглий, *ct* – центральный зуб, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *f* – нога, *g* – жабра, *hd* – задняя кишка, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *ne* – нервная система, *op* – оперкулум, *pg* – педальный ганглий, *pr* – протоконх, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *st* –статоцист.

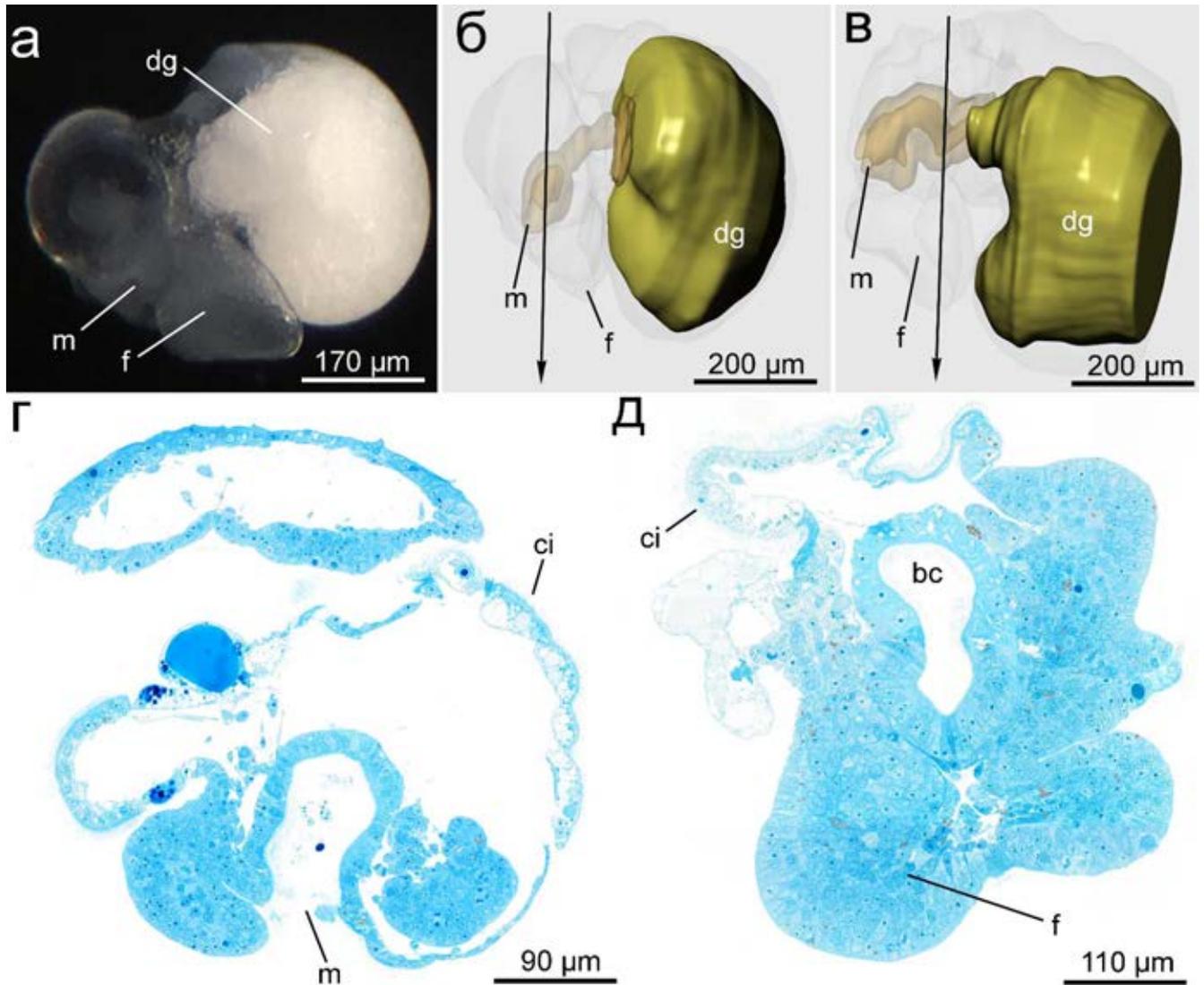
## *Buccinum undatum* (Neogastropoda)



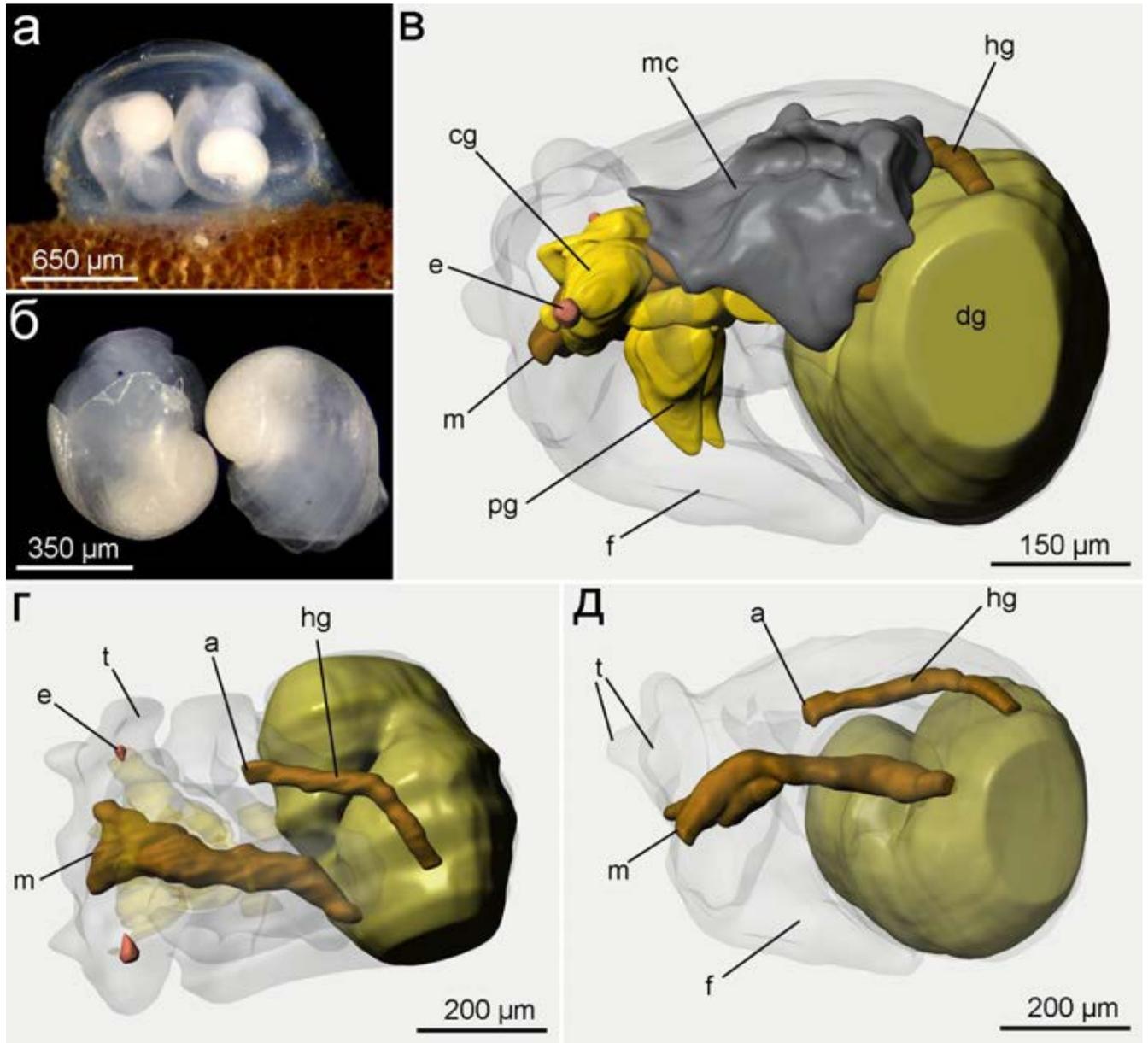
**Рисунок 3.4.58.** Схема развития и формирования радулы *Buccinum undatum*. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



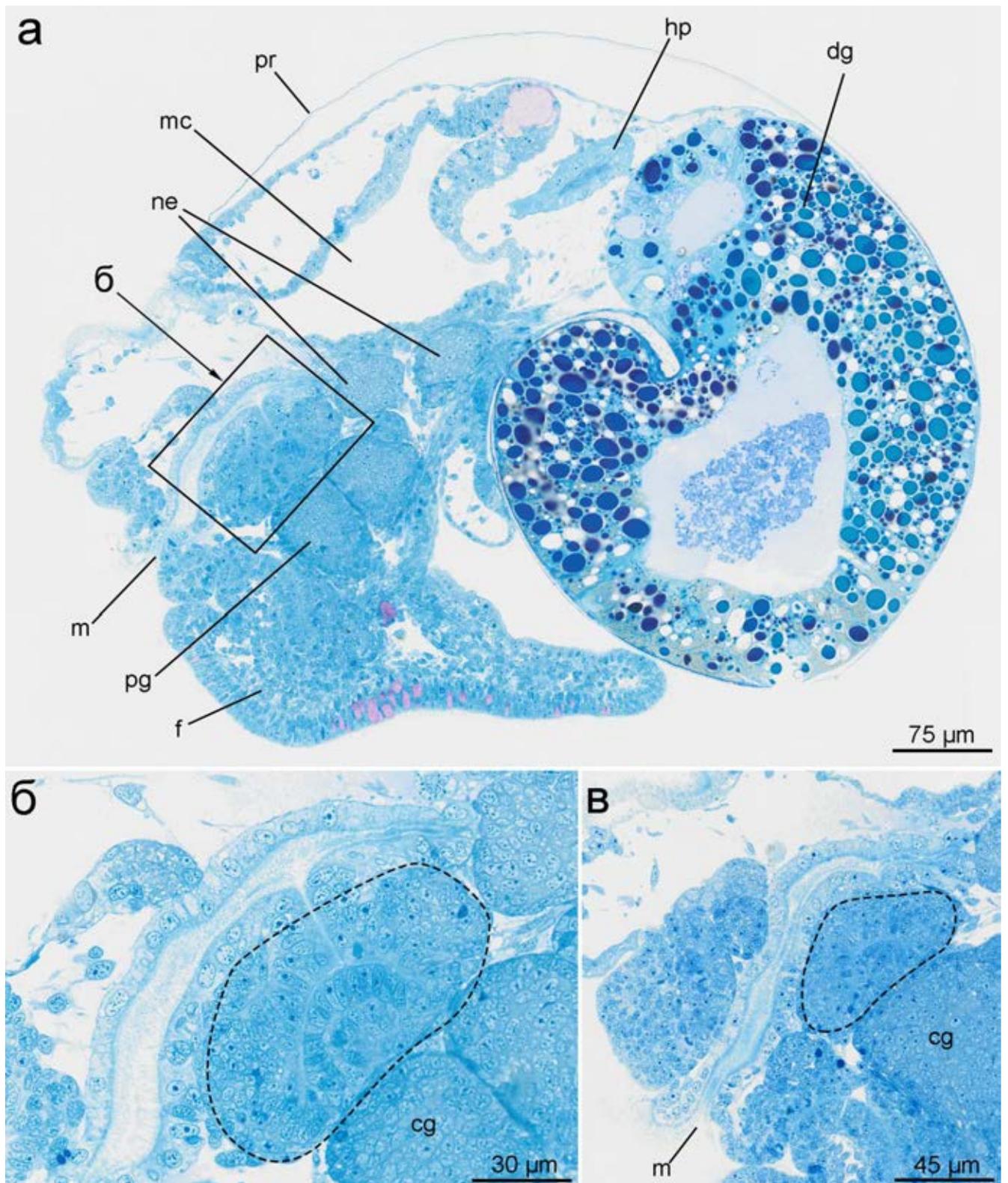
**Рисунок 3.4.59.** Стреоние *Admete viridula*, световая микроскопия. **а-б.** Половозрелые особи. **в.** Тотальный препарат хобота. Стрелками обозначена полупрозрачная челюсть. **г.** Увеличенный участок хобота с челюстью, также обозначена стрелками. **д.** Апикальная часть хобота с апикальной частью елости (обозначена стрелкой). **е.** Проксимальная часть челюсти, очищенная от тканей, в виде трубочки. **ж-з.** Кладки с личинками на разных стадиях развития. Кили на рисунке (**ж**) обозначены стрелками. Овальное отверстия, через которые выходят ювенили обозначено на рисунке (**з**) стрелкой. **Обозначения:** *e* – глаз, *f* – нога, *t* – щупальца.



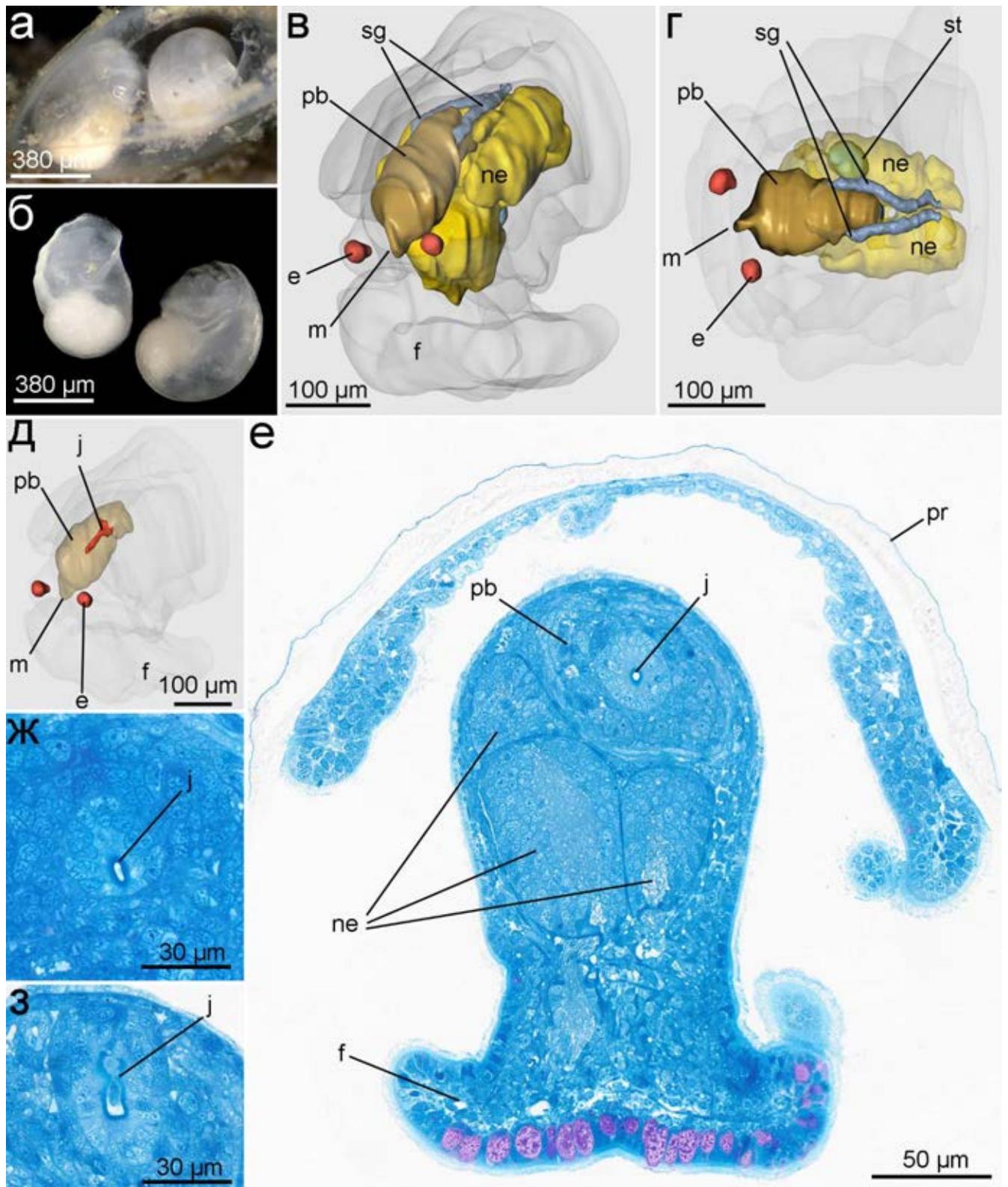
**Рисунок 3.4.60.** Строение преторсионного и раннего постторсионного велигеров *Admete viridula*. **а.** Общий вид преторсионного велигера, вид сбоку, световая микроскопия. **б.** Трёхмерная модель велигера, стрелкой обозначено место поперечного среза, изображенного на рисунке (**г**). **в.** Трёхмерная реконструкция раннего постторсионного велигера, стрелкой обозначено место поперечного среза через вентральную инвагинацию эпителия передней кишки (**д**). **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *ci* – реснички, *dg* – пищеварительная железа, *f* – нога, *m* – рот.



**Рисунок 3.4.61.** Морфология позднего постторсионного велигера *Admete viridula*. **а.** Общий вид кладки, вид сбоку, световая микроскопия. **б.** Отдельные велигеры, фото световая микроскопия. **в.** Трехмерная модель, вид сбоку. **г.** Вид сверху без контура мантийной полости. **д.** Вид сбоку без контуров мантийной полости и нервной системы. **Обозначения:** *a* – анус, *cg* – церебральный ганглий, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *f* – нога, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *pg* – педальный ганглий, *t* – щупальца.

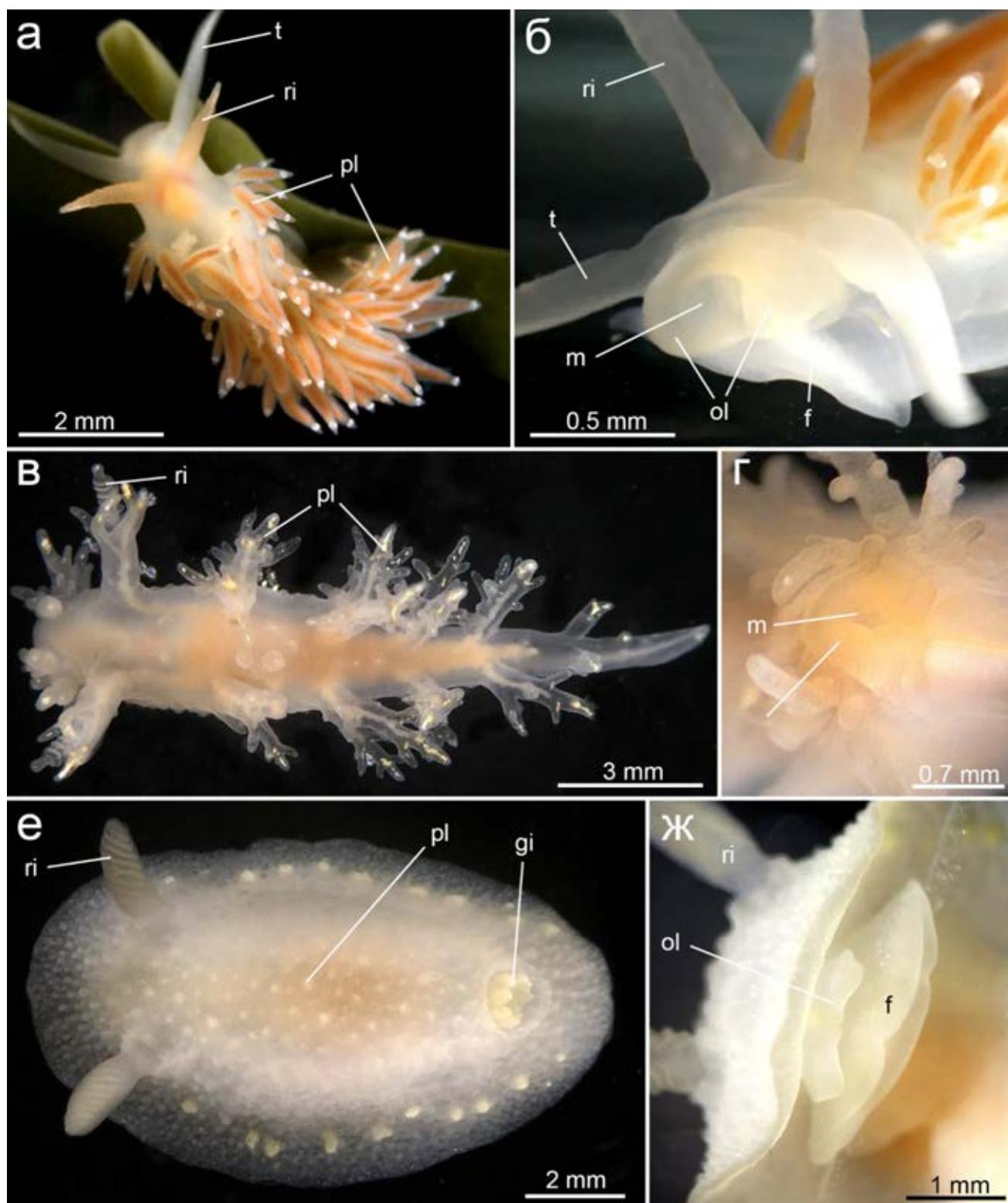


**Рисунок 3.4.62.** Гистологическое строение позднего постторсионного велигера *Admete viridula*, световая микроскопия. **а.** Продольный срез через переднюю кишку. **б.** Увеличенный участок переднего отдела кишки с закладывающимся хоботом (обведено курсивом). **в.** То же место на другом уровне. **Обозначения:** *cg* – церебральный ганглий, *dg* – пищеварительная железа, *f* – нога, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *mc* – мантийная полость, *ne* – нервная система, *pg* – педальный ганглий, *pr* – протокоел.

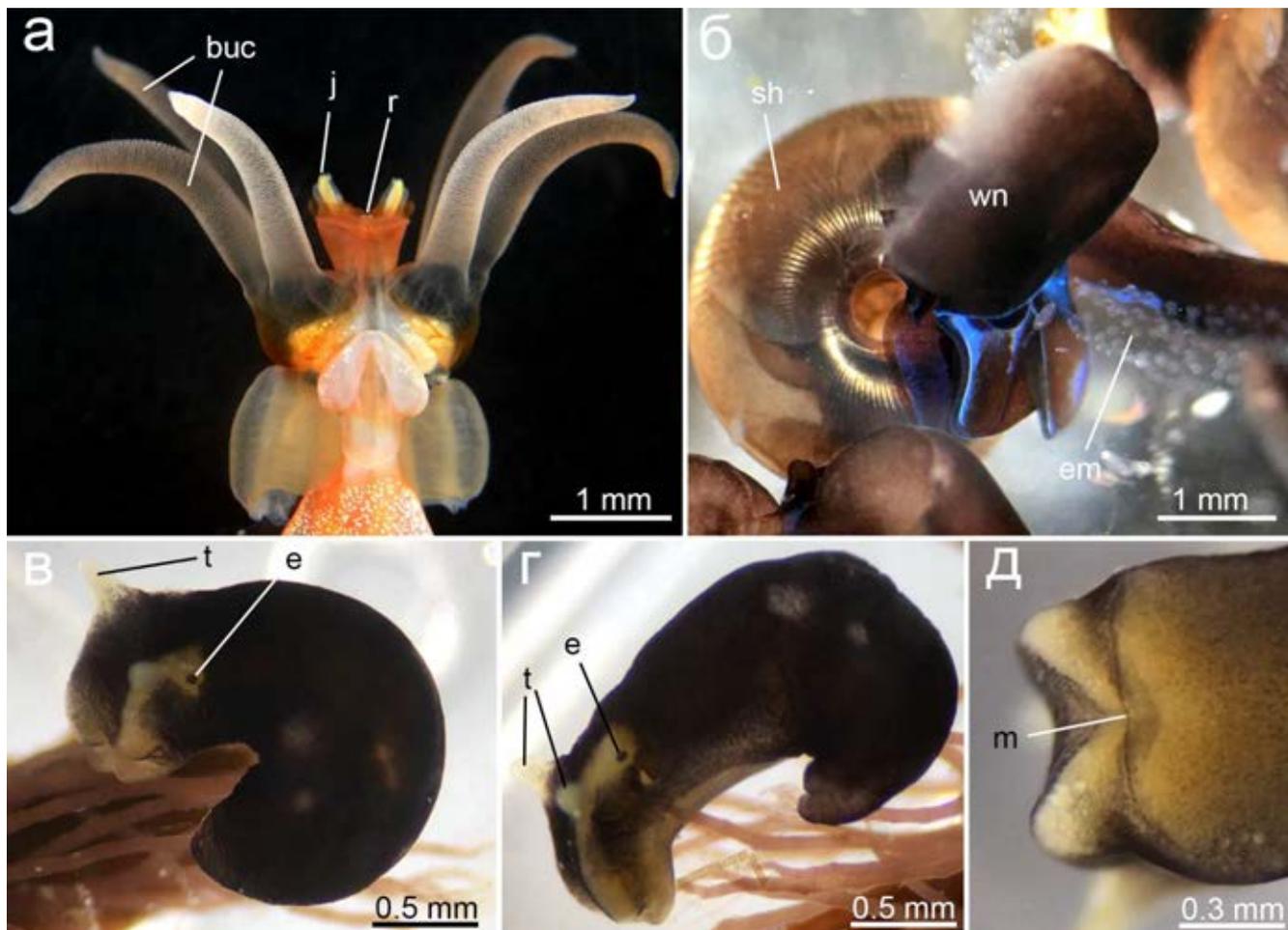


**Рисунок 3.4.63.** Гистологическое строение ювенильных осбей *Admete viridula* перед выходом из кладки. **а.** Вид сверху на кладку. **б.** Внешний вид. **в-г.** Трехмерная модель, реконструированная по серии полуторных срезов. **в.** Вид сбоку. **г.** Вид сверху. **д.** Модель хобота (полупрозрачный коричневый контур) с челюстью внутри (красный контур). **е.** Поперечный срез через передний конец тела и хобот с челюстью. **ж.** Увеличенный срез челюсти в апикальной части, где она срастается в трубочку. **з.** Увеличенный участок хобота и челюсти в проксимальной части. **Обозначения:** *e* – глаз, *f* – нога, *i* – кишка, *j* – челюсть, *m* – рот, *ne* – нервная система, *pb* – хобот, *pr* – протоконх, *sg* – слюнные железы.

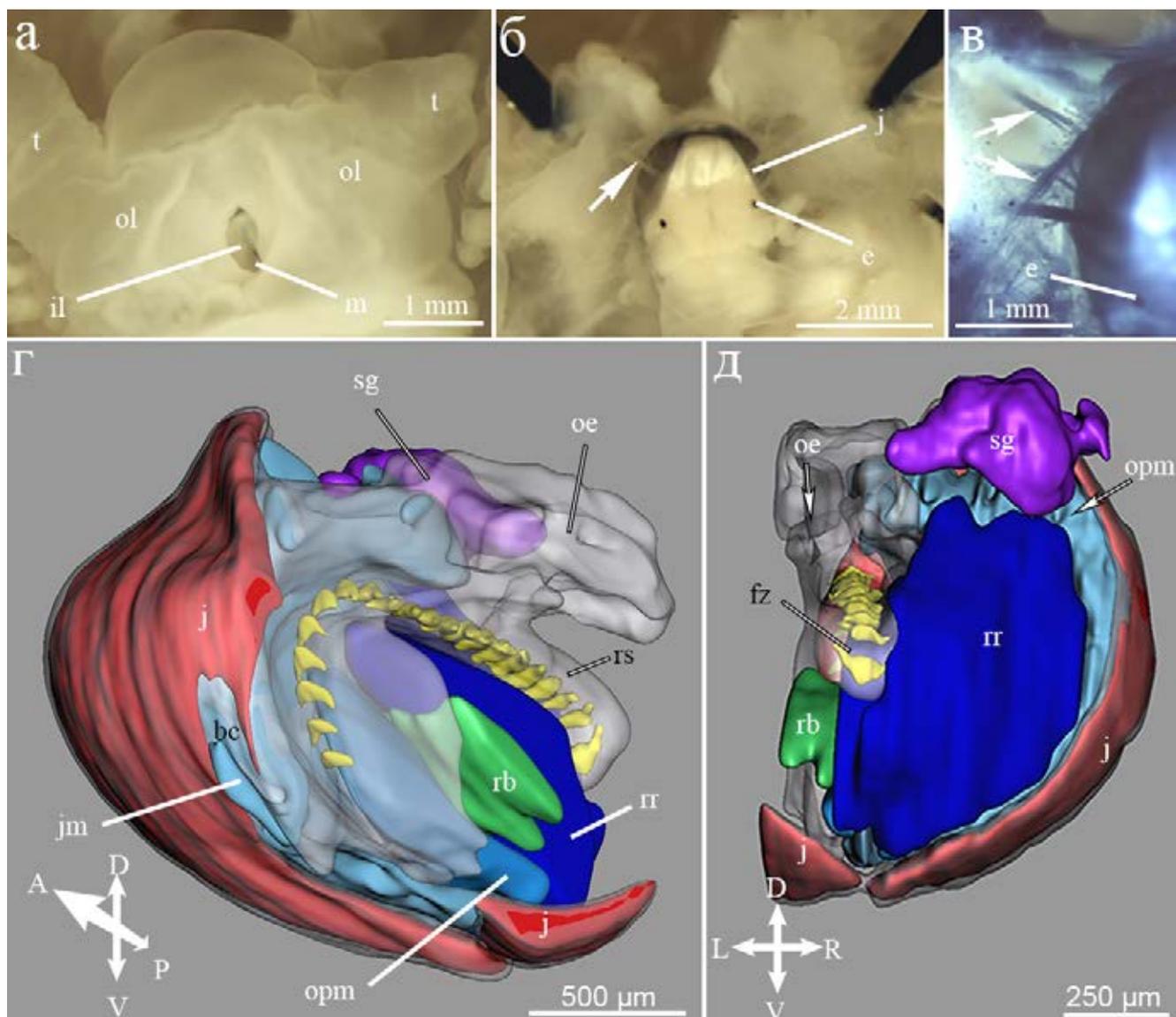
ИЛЛЮСТРАЦИИ К ГЛАВЕ 3.5: СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ  
ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА НЕТЕРОВРАНЧИА



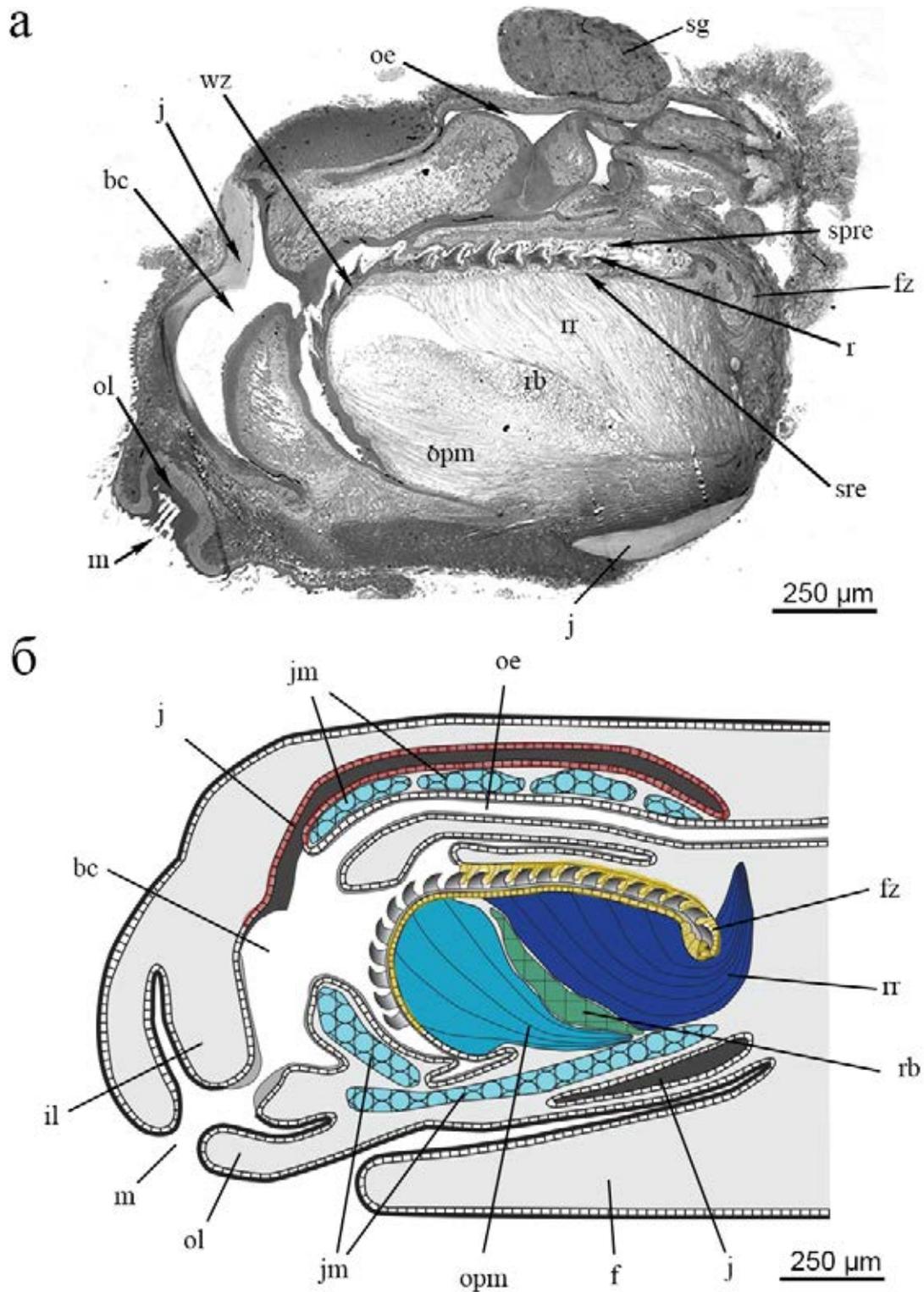
**Рисунок 3.5.1.** Внешний вид некоторых изученных видов голожаберных моллюсков, световая микроскопия. *Coryphella verrucosa*, вид сверху (а) и фронтально на головной конец (б). *Dendronotus frondosus*, вид сверху (в) и снизу на ротовое отверстие (г). *Cadlina laevis*, вид сверху (е) и снизу (ж). **Обозначения:** *f* – нога, *gi* – ктенидий, *m* – рот, *ol* – внешние губы, *pl* – папиллы, *ri* – ринофор.



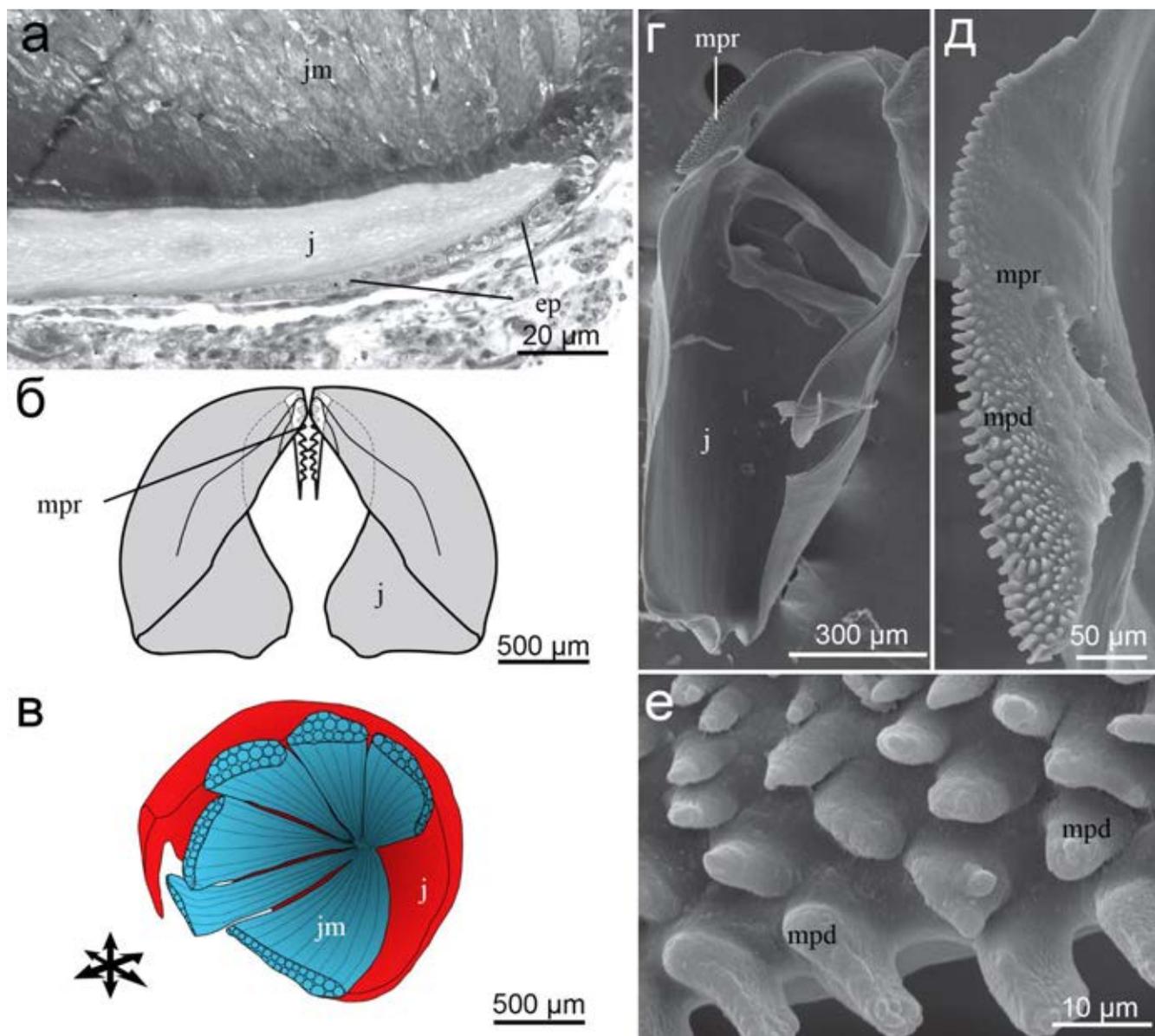
**Рисунок 3.5.2.** Внешний вид других исследованных видов гетеробранхий, световая микроскопия. **а.** Внешний вид головного конца *Clione limacina*, с вывернутым буккальным комплексом. **б.** Внешний вид *Limacina helicina*. **в-д.** *Limarontia senestra*, вид сбоку (**в, г**), вид снизу (**д**). Обозначения: *buc* – буккальный конус, *e* – глаз, *j* – челюсть, *r* – радула, *sh* – раковина, *t* – щупальца, *wn* – крылья.



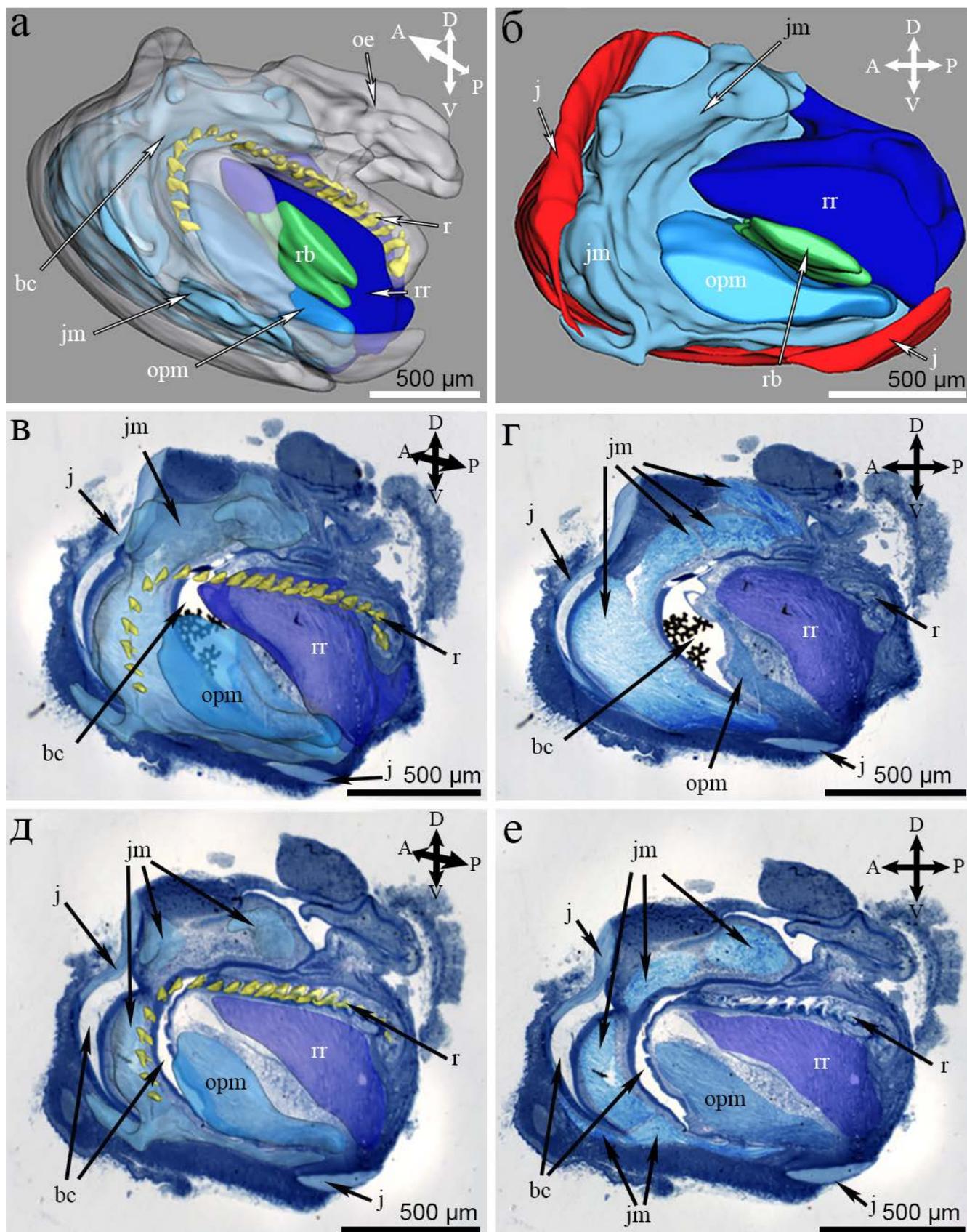
**Рисунок 3.5.3.** Организация буккального комплекса *Coryphella verrucosa*. **а-в.** Световая микроскопия вскрытия. **г-д.** Трехмерная модель половины буккального комплекса по серии полутонких срезов. **а.** Вид снизу на ротовое отверстие. **б.** Вид сверху на вскрытый буккальный комплекс. **в.** Детализация крепления буккального комплекса к стенке тела. **г.** Вид сбоку с внутренней стороны. **д.** Вид со стороны радулярного мешка. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *fz* – зона формирования зубов, *il* – внутренние губы, *j* – челюсть, *jm* – открыватели челюстей, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *opm* – протракторы одонтофора, *rb* – радулярный валик, *rr* – ретрактор радулы, *rs* – радулярный мешок, *sg* – слюнные железы, *t* – щупальца.



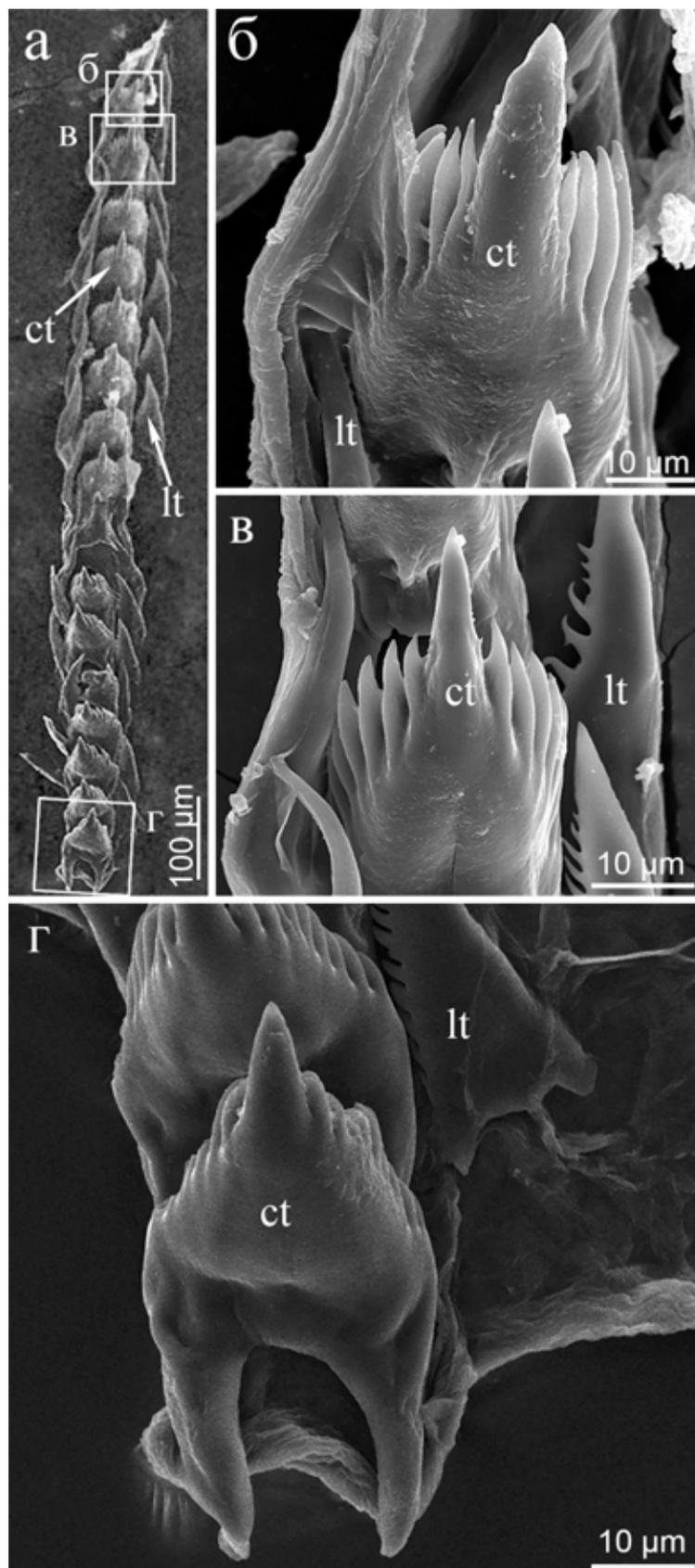
**Рисунок 3.5.4.** Строение буккального комплекса *Coryphella verrucosa*. **а.** Сагиттальный полутонкий срез через буккальную полость. **б.** Схема сагиттального среза через буккальную полость. Красным выделен эпителий челюсти, желтым – эпителий радулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *f* – нога, *fz* – зона формирования зубов, *j* – челюсть, *jm* – открыватели челюстей, *m* – рот, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *opm* – протракторы одонтофора, *r* – радула, *rb* – радулярный валик, *rr* – ретрактор радулы, *sg* – слюнные железы, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *wn* – крылья, *wz* – рабочий край радулы.



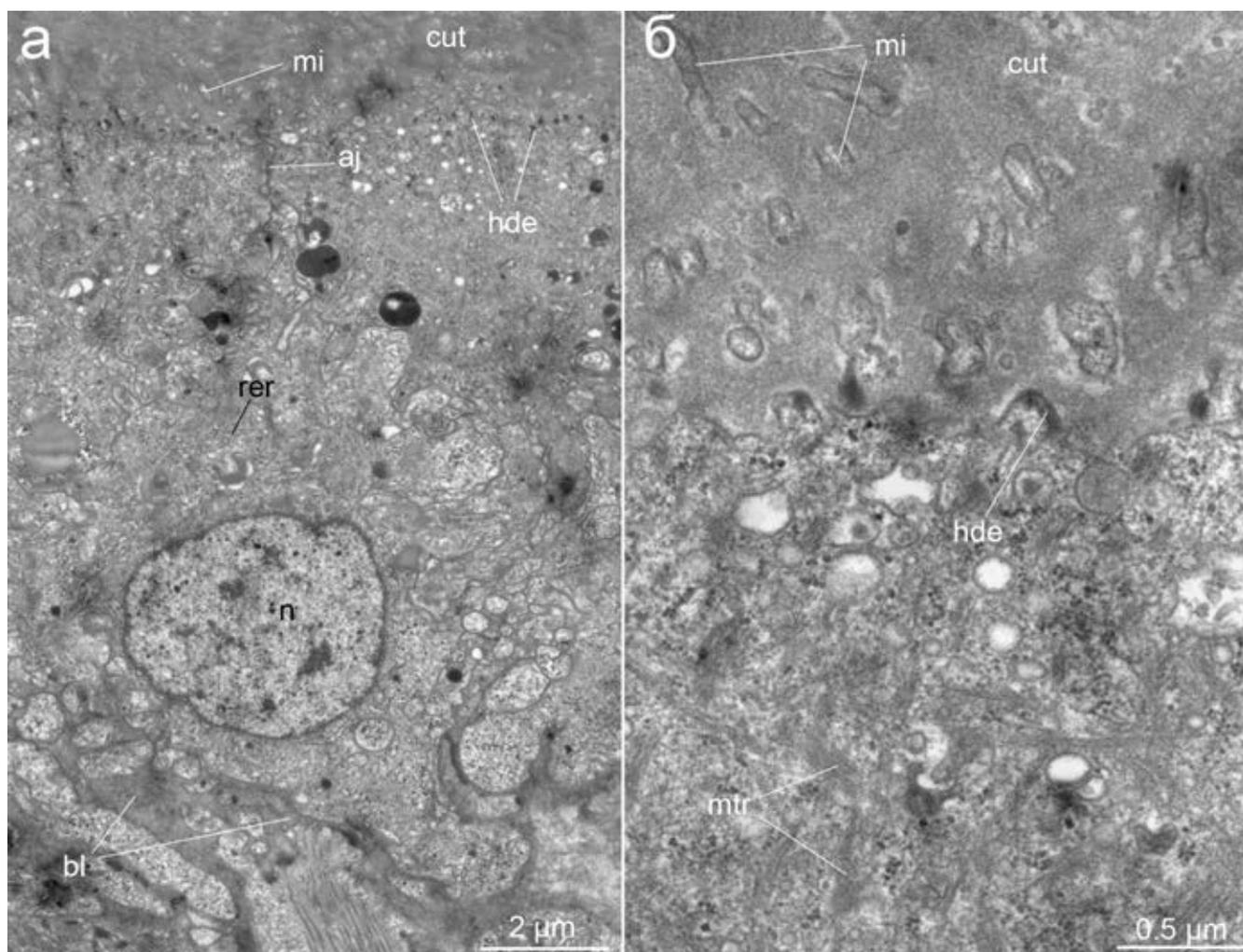
**Рисунок 3.5.5.** Строение челюсти *Coryphella verrucosa*. **а.** Сагиттальный полутонкий срез через задний край челюсти, окруженный эпителием. **б.** Схема челюсти, вид сверху. **в.** Схема мускулатуры челюсти изнутри. **г-д.** Морфология челюсти, СЭМ. **г.** Общий вид челюстной пластинки. **д.** Увеличенный жевательный отросток. **е.** Детали строения жевательного отростка. **Обозначения:** *ep* – эпителий буккальной полости, *j* – челюсть, *jm* – открыватели челюстей, одонтофора, *mpd* – зубчики жевательных отростков, *mpr* – жевательный отросток.



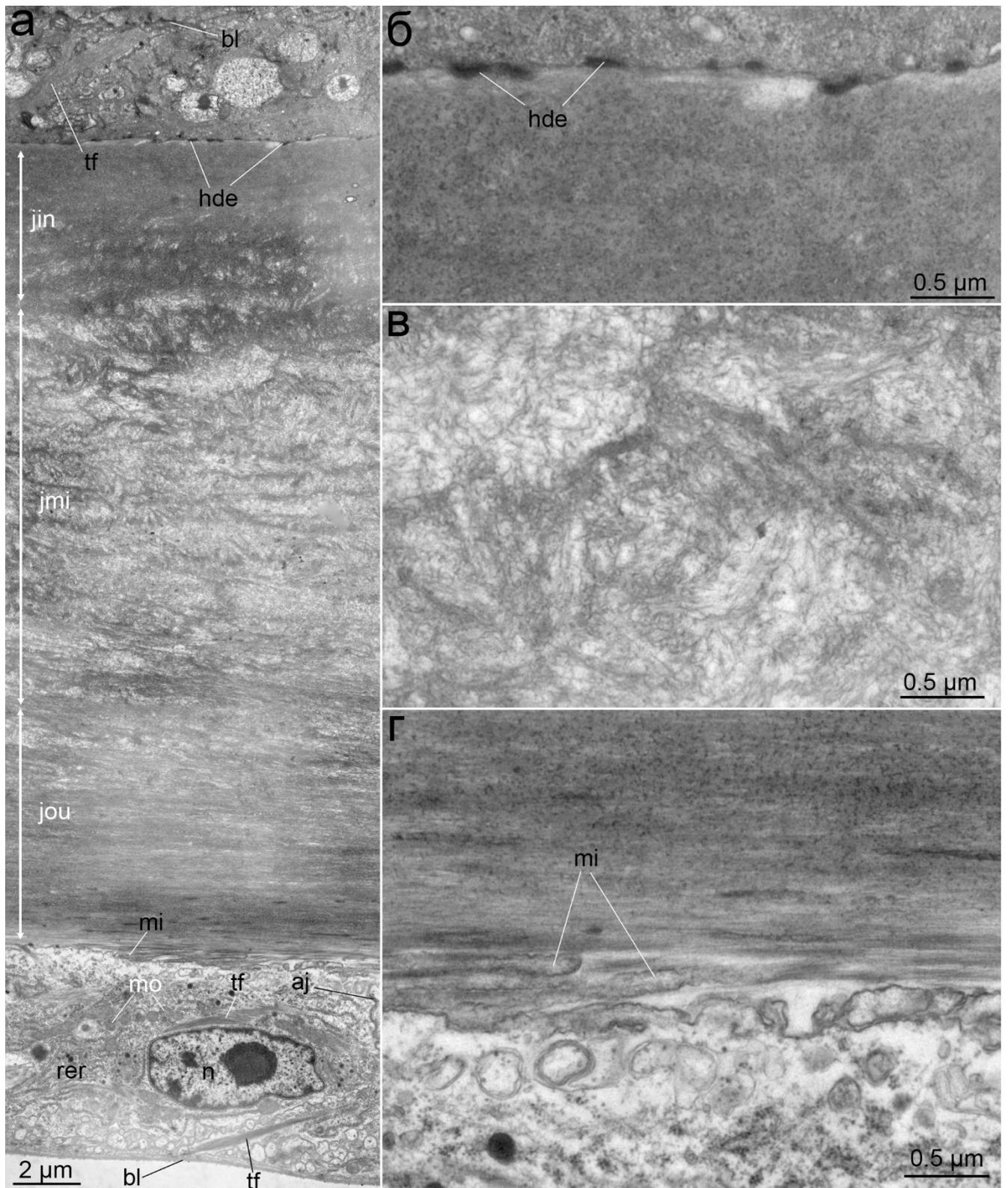
**Рисунок 3.5.6.** Гистологическое строение буккального комплекса *Coryphella verrucosa*. **а-б.** Трехмерная модель буккального комплекса. **в-е.** Сагиттальные гистологические срезы, световая микроскопия. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *j* – челюсть, *jm* – открыватели челюстей, *opm* – протракторы одонтофора, *r* – радула, *rb* – радулярный валик, *rr* – ретрактор радулы.



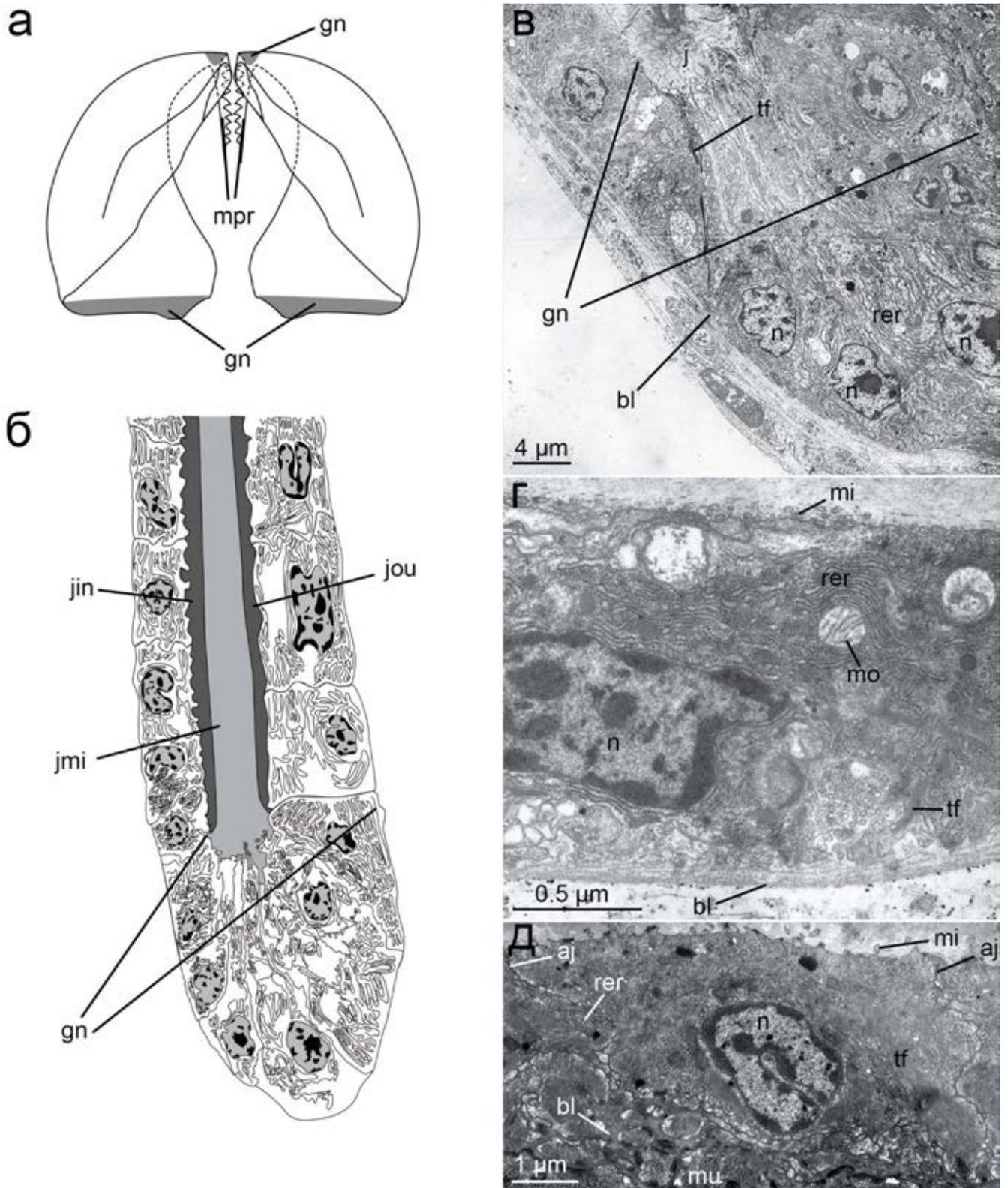
**Рисунок 3.5.7.** Строение радулы *Coryphella verrucosa*, СЭМ. **а.** Общий вид сверху. Квадратами обозначены соответствующие фотографии. **б-в.** Рабочий край. **г.** Зона зрелых зубов. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб.



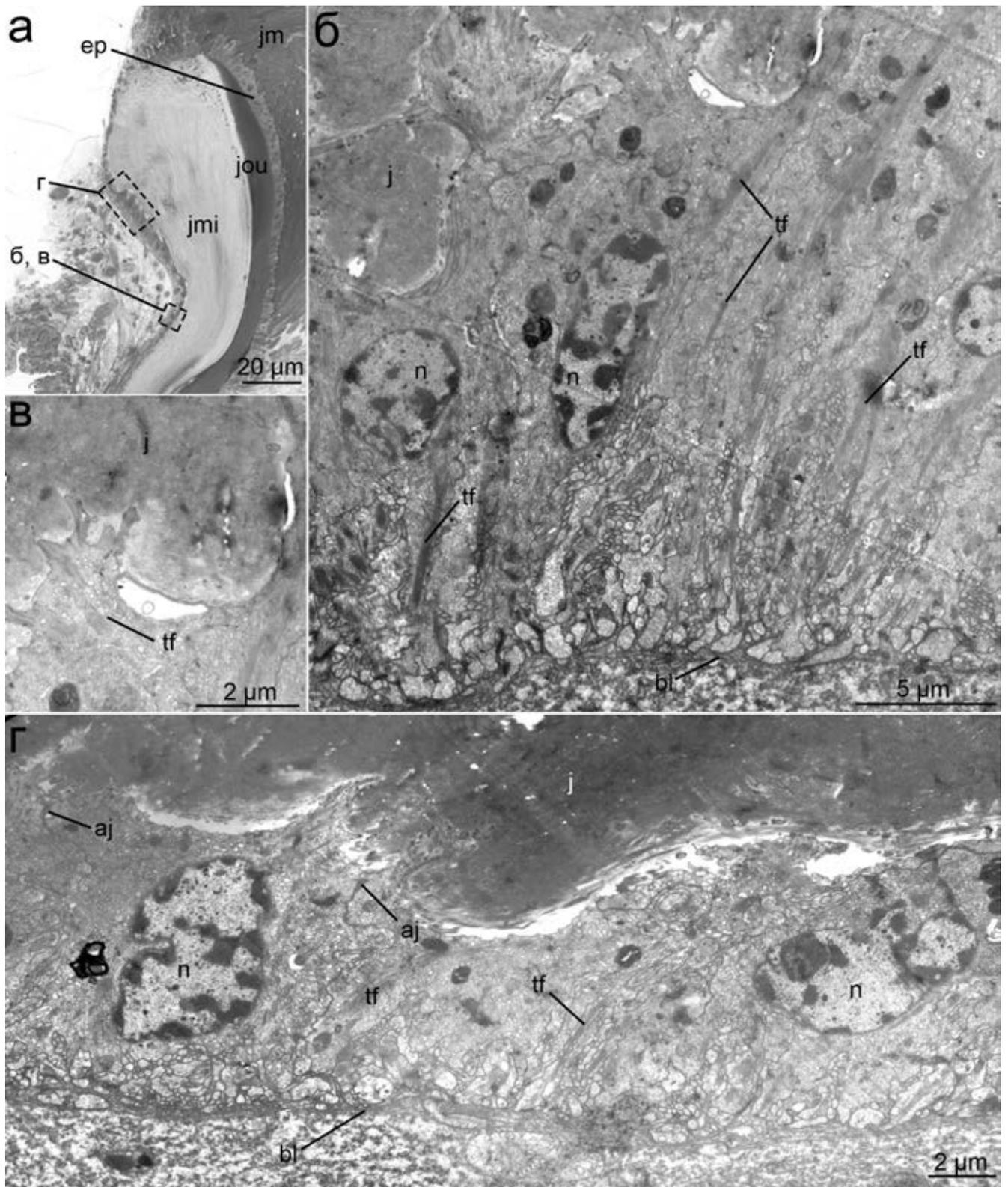
**Рисунок 3.5.8.** Ультратонкое строение выстилки буккальной полости *Coryphella verrucosa*, ТЭМ. **а.** Общий вид эпителия в переходной зоне буккальной полости к пищеводу. **б.** Увеличенный участок апикальной части клеток эпителия в этой же месте. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *cut* – кутикула, *hde* – полудесмосомы, *mi* – микровиллы, *mtr* – микротрубочки.



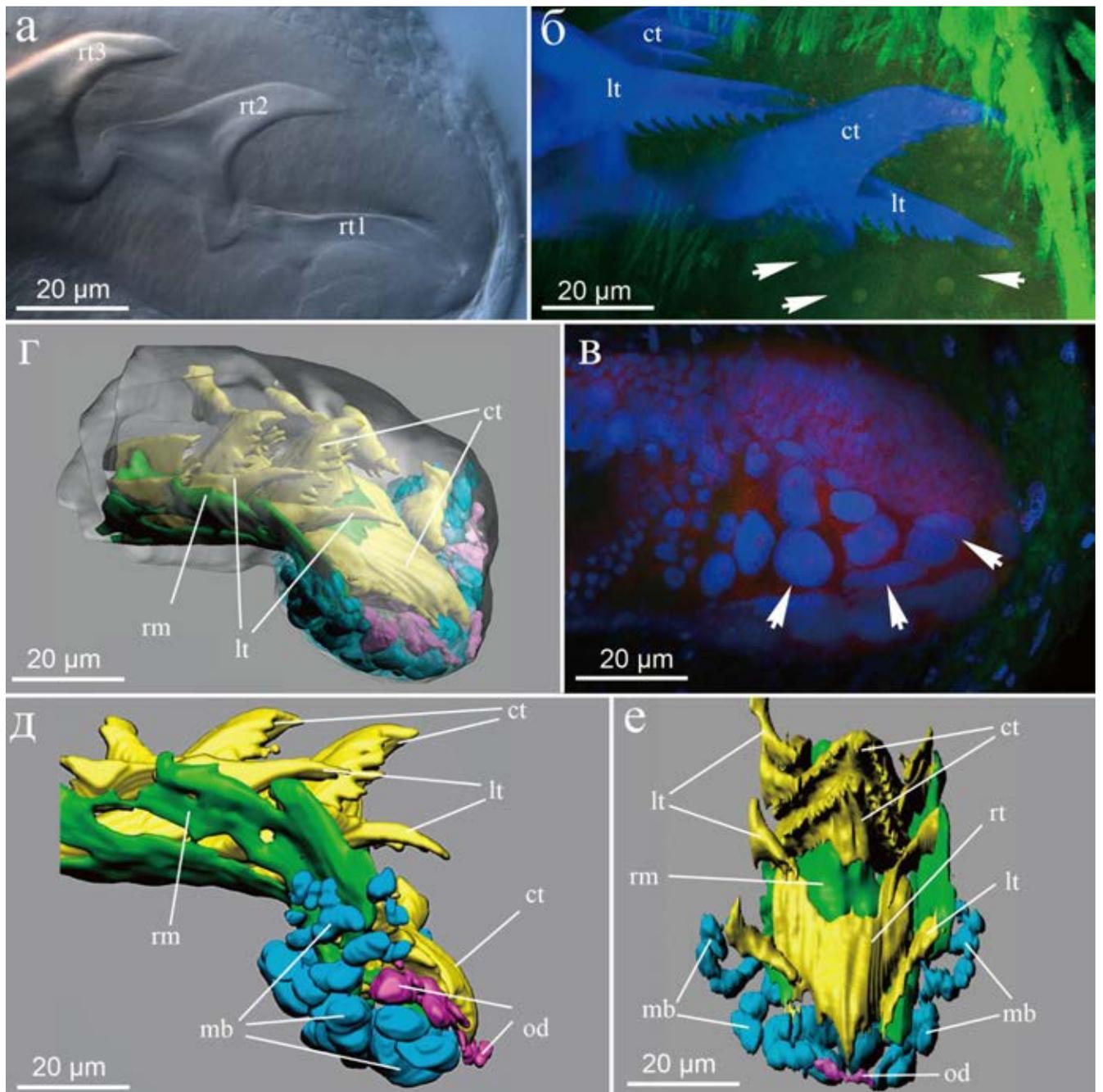
**Рисунок 3.5.9.** Ультратонкое строение челюсти *Coryphella verrucosa*, ТЭМ. **а.** Срез через челюстную пластинку и окружающий ее эпителий. **б.** Увеличенный участок внутреннего слоя пластинки. **в.** Увеличенный участок средней части челюсти. **г.** Внешний слой челюсти. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *hde* – полудесмосомы, *jin* – внутренний слой челюсти, *jou* – внешний слой челюсти, *jmi* – средний слой челюсти, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *tf* – тонофиламенты.



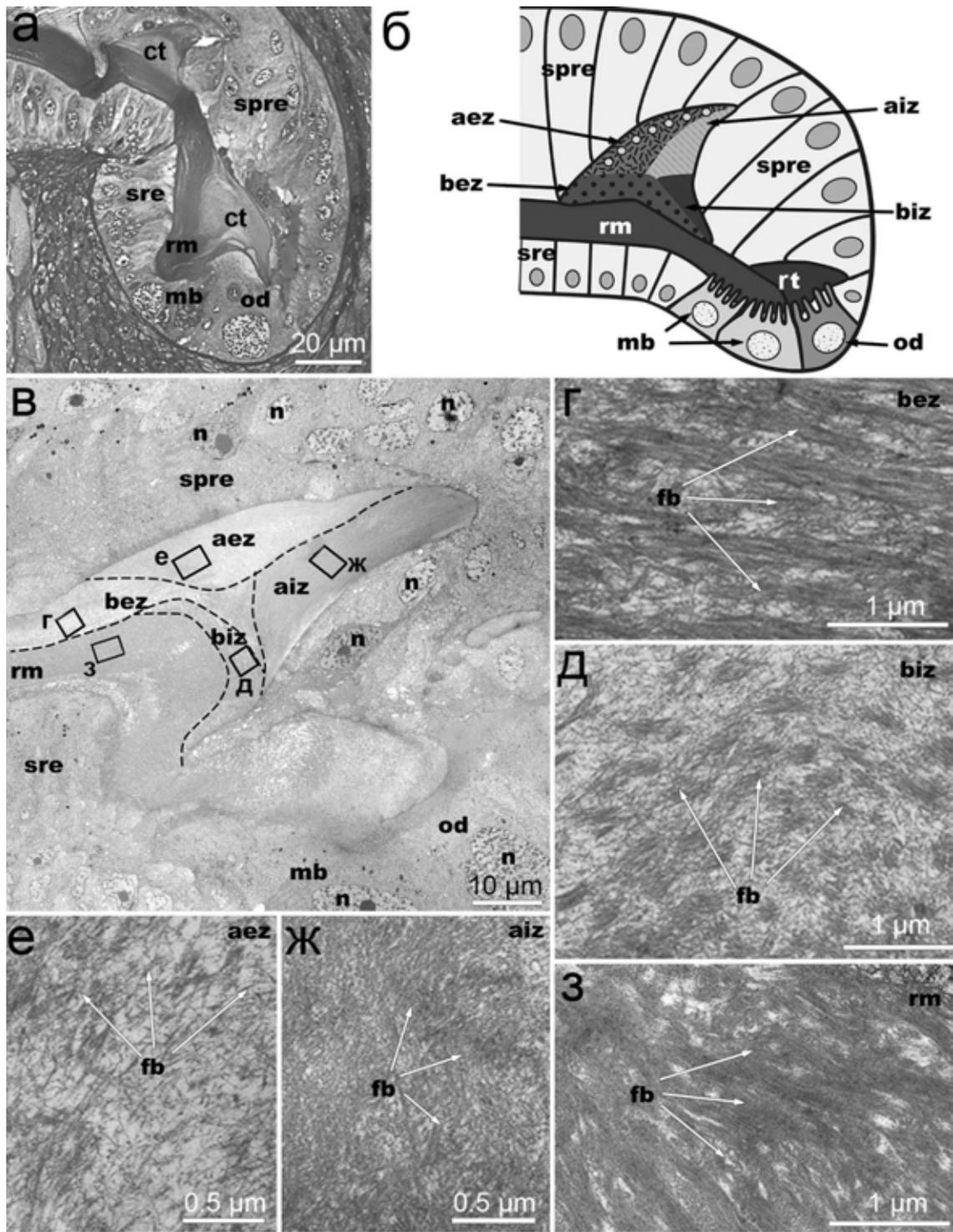
**Рисунок 3.5.10.** Ультратонкое строение гнатоэпителия *Coryphella verrucosa*, ТЭМ. **а.** Схема расположения зон роста челюсти. **б.** Схема продольного среза через заднюю зону роста челюсти. **в.** Общий вид гнатоэпителия. **г-д.** Детали строения гнатоэпителия. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *gn* – гнатоэпителий, *j* – челюсть, *jin* – внутренний слой челюсти, *jou* – внешний слой челюсти, *jmi* – средний слой челюсти, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *mpr* – жевательный отросток, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум.



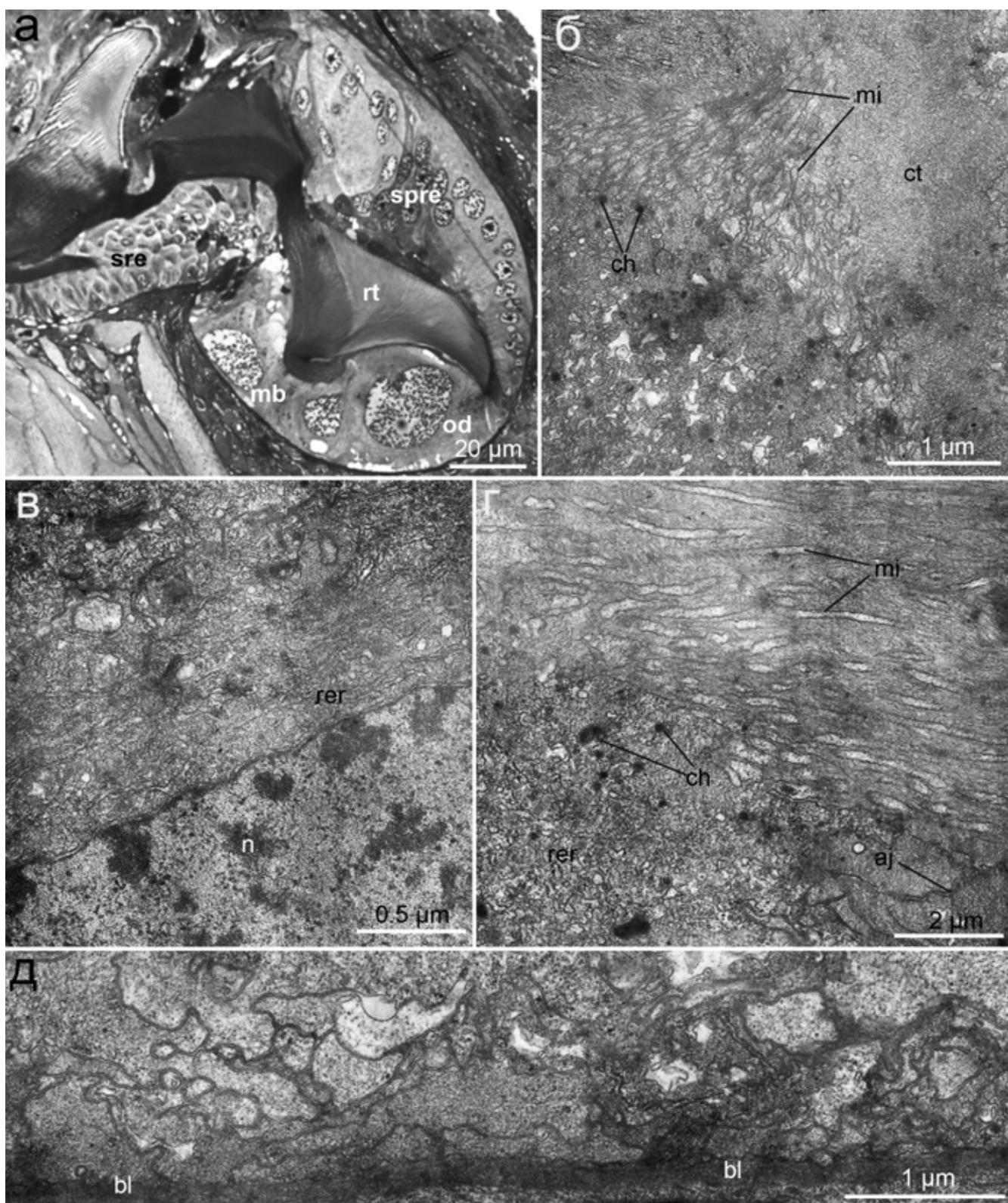
**Рисунок 3.5.11.** Ультратонкое строение челюсти в районе жевательных отростков *Coryphella verrucosa*, ТЭМ. **а.** Парасагитальный полутонкий срез через жевательный отросток. Квадратами обозначены места соответствующих иллюстраций. **б.** Эпителий, подстилающий челюсть. **в.** Апикальная часть этого же эпителия. **г.** Подстилающий эпителий со стороны внешнего края челюсти, в середине жевательного отростка. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ep* – эпителий буккальной полости, *j* – челюсть, *jou* – внешний слой челюсти, *jmi* – средний слой челюсти, *jm* – открыватели челюстей, *n* – ядро, *tf* – тонофиламенты.



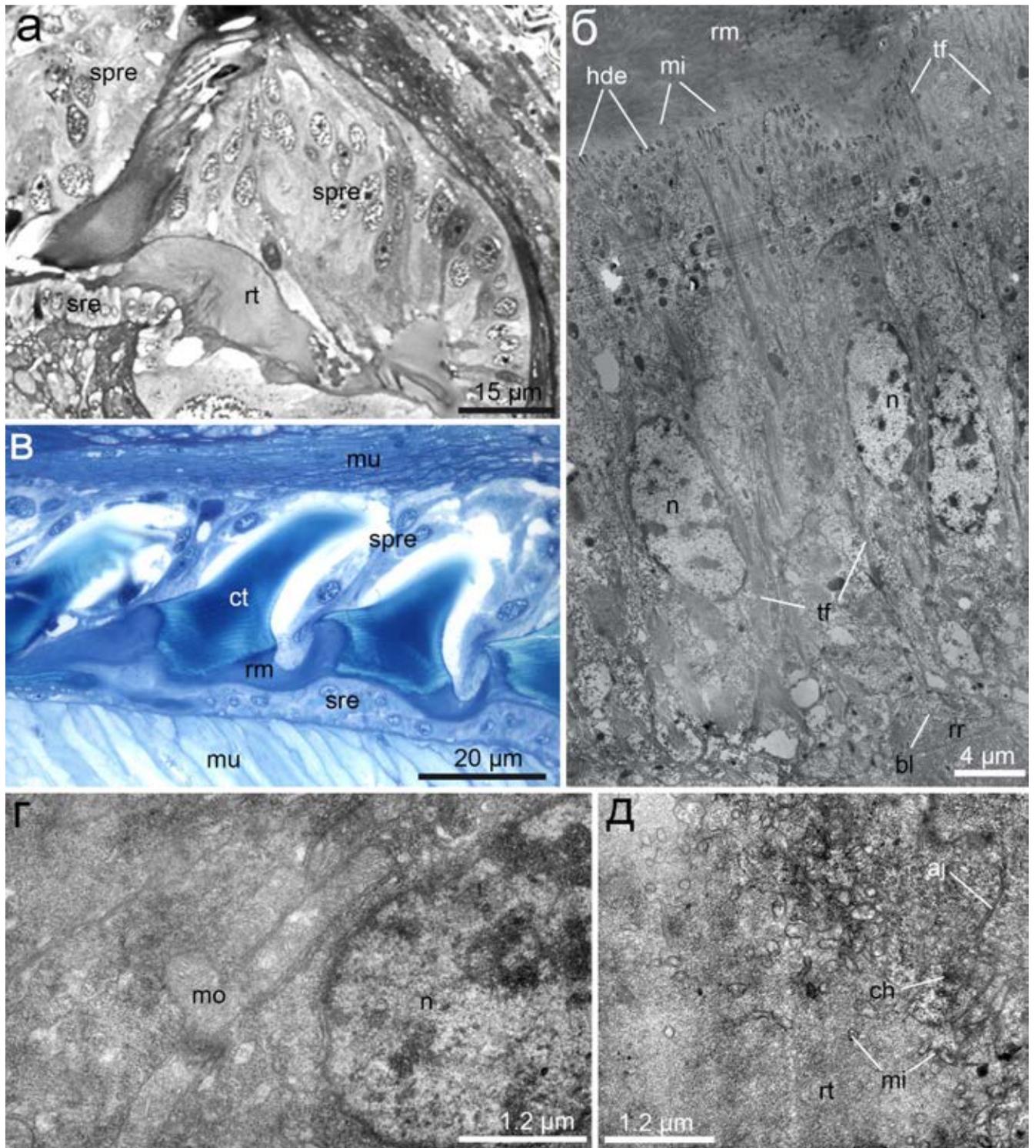
**Рисунок 3.5.12.** Общая морфология радулярного мешка *Coryphella verrucosa*. **а.** Зона формирования, вид сбоку, световая микроскопия. **б-в.** Радулярный мешок, вид сбоку, КЛСМ. **б.** Окраска Calcofluor White на неполимеризованный хитин (синий) и фаллоидин (зеленый). Стрелками отмечены ядра одонтобластов. **в.** Зона формирования, ядра окрашены DAPI. Стрелками отмечены ядра мембранобластов. **г-е.** Трехмерная модель зоны формирования. Желтый – зубы радулы, зеленый – радулярная мембрана, голубой – ядра мембранобластов, сиреневый – ядра одонтобластов. **г.** Вид сбоку, контур покровов радулярного мешка полупрозрачный. **д.** Тот же ракурс; модель зубов, мембраны и ядра одонто- и мембранобластов. **е.** Вид сверху. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mb* – мембранобласты, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы.



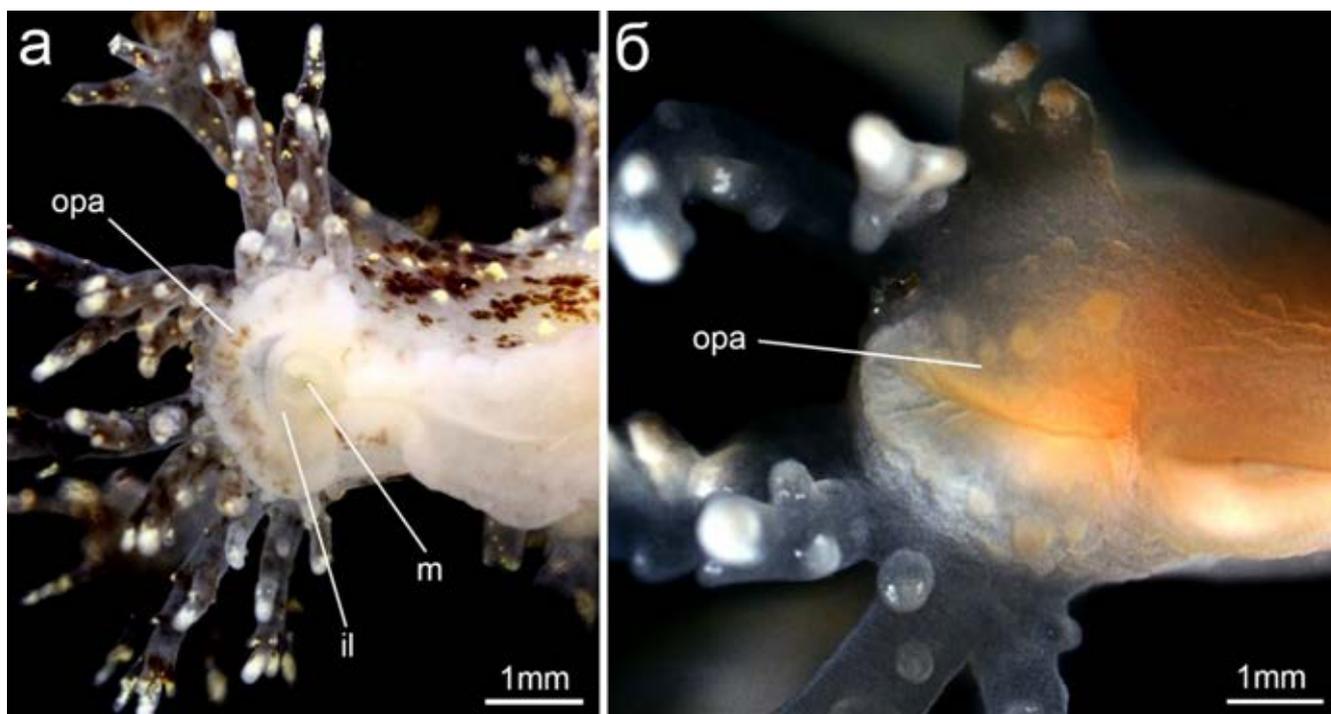
**Рисунок 3.5.13.** Ультратонкое строение новообразованного зуба *Coryphella verrucosa*. **а.** Продольный полутонкий срез через зону формирования, квадратами обозначены соответствующие иллюстрации. **б.** Схема строения зоны формирования. **в.** Продольный ультратонкий срез зуба, ТЕМ. **г.** Строение внешней базальной части зуба, ТЕМ. **д.** Строение внутренней базальной части зуба, ТЕМ. **е.** Строение внешней апикальной части зуба, ТЕМ. **ж.** Строение внутренней апикальной части, ТЕМ. **з.** Строение радулярной мембраны, ТЕМ. **Обозначения:** *aez* – внешняя апикальная часть зуба, *aiz* – внутренняя апикальная часть зуба, *bez* – внешняя базальная часть зуба, *biz* – внутренняя базальная часть зуба, *mb* – мембранобласты, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



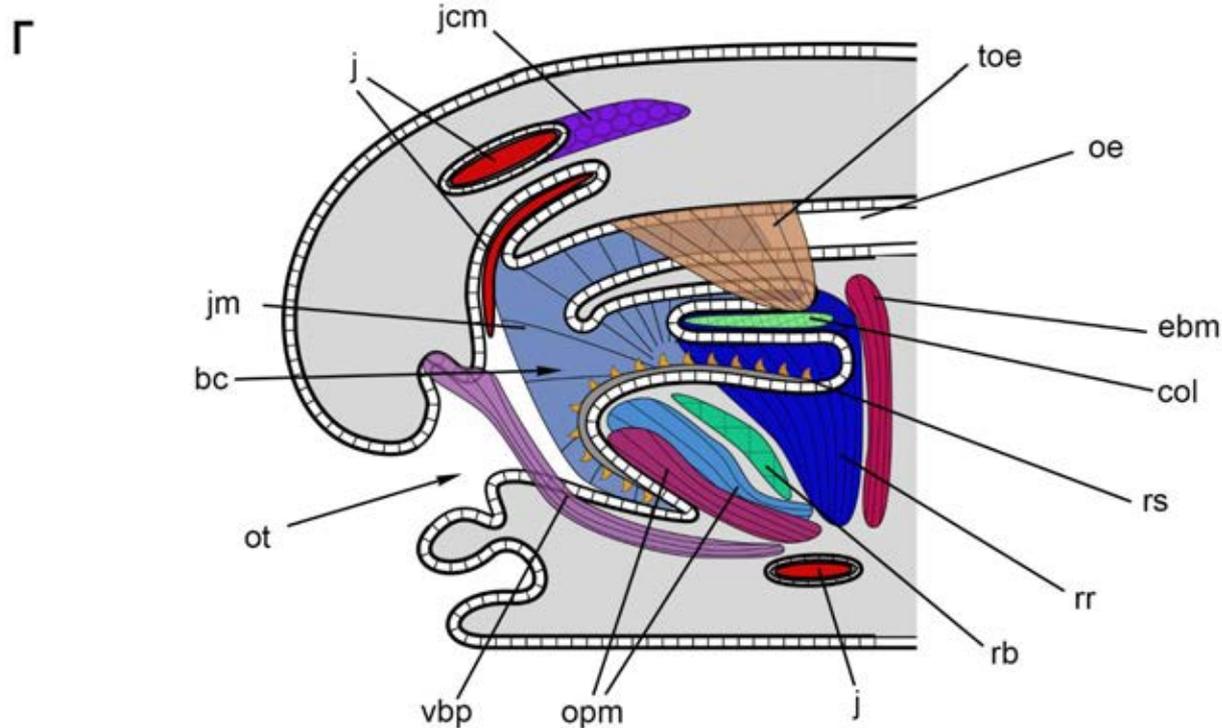
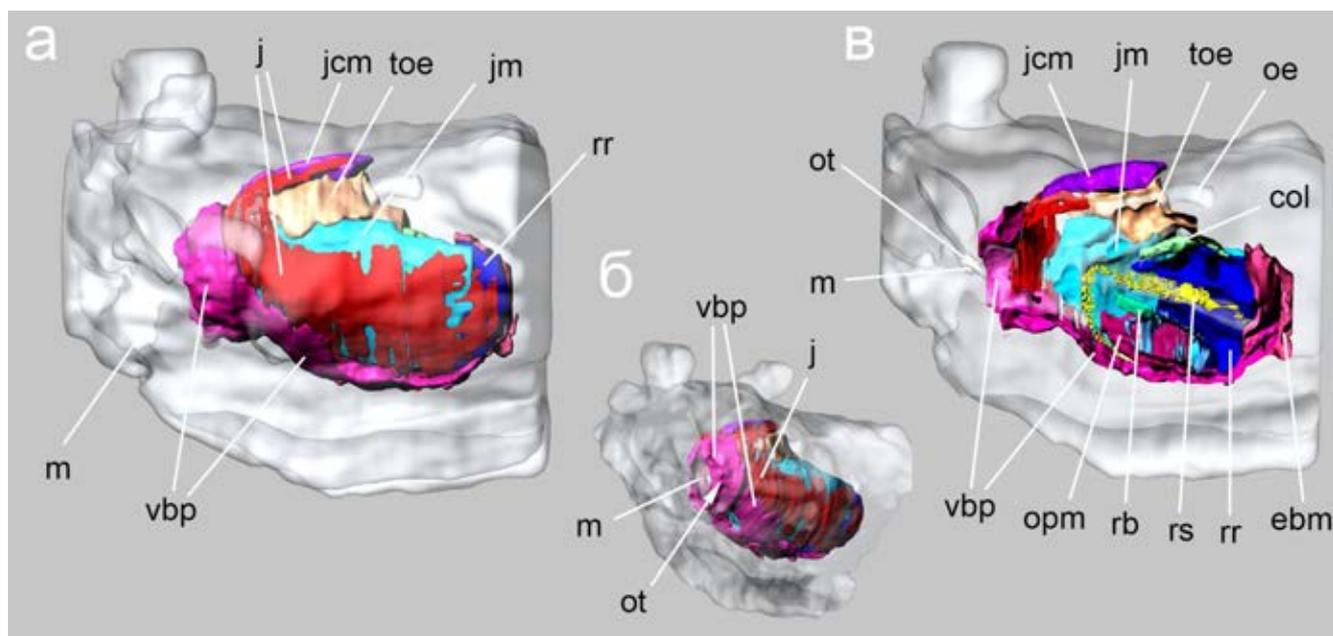
**Рисунок 3.5.14.** Ультратонкое строение одонтобластов и мембранобластов *Coryphella verrucosa*, ТЕМ. **а.** Продольный полутонкий срез через зону формирования радулы. **б.** Апикальная часть одонтобласта с микровиллями, проникающими в зуб. **в.** Продольный срез через среднюю часть одонтобласта. **г.** Апикальная часть мембранобласта. **д.** Базальная часть одонтобласта. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *ct* – центральный зуб, *mb* – мембранобласты, *n* – ядро, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



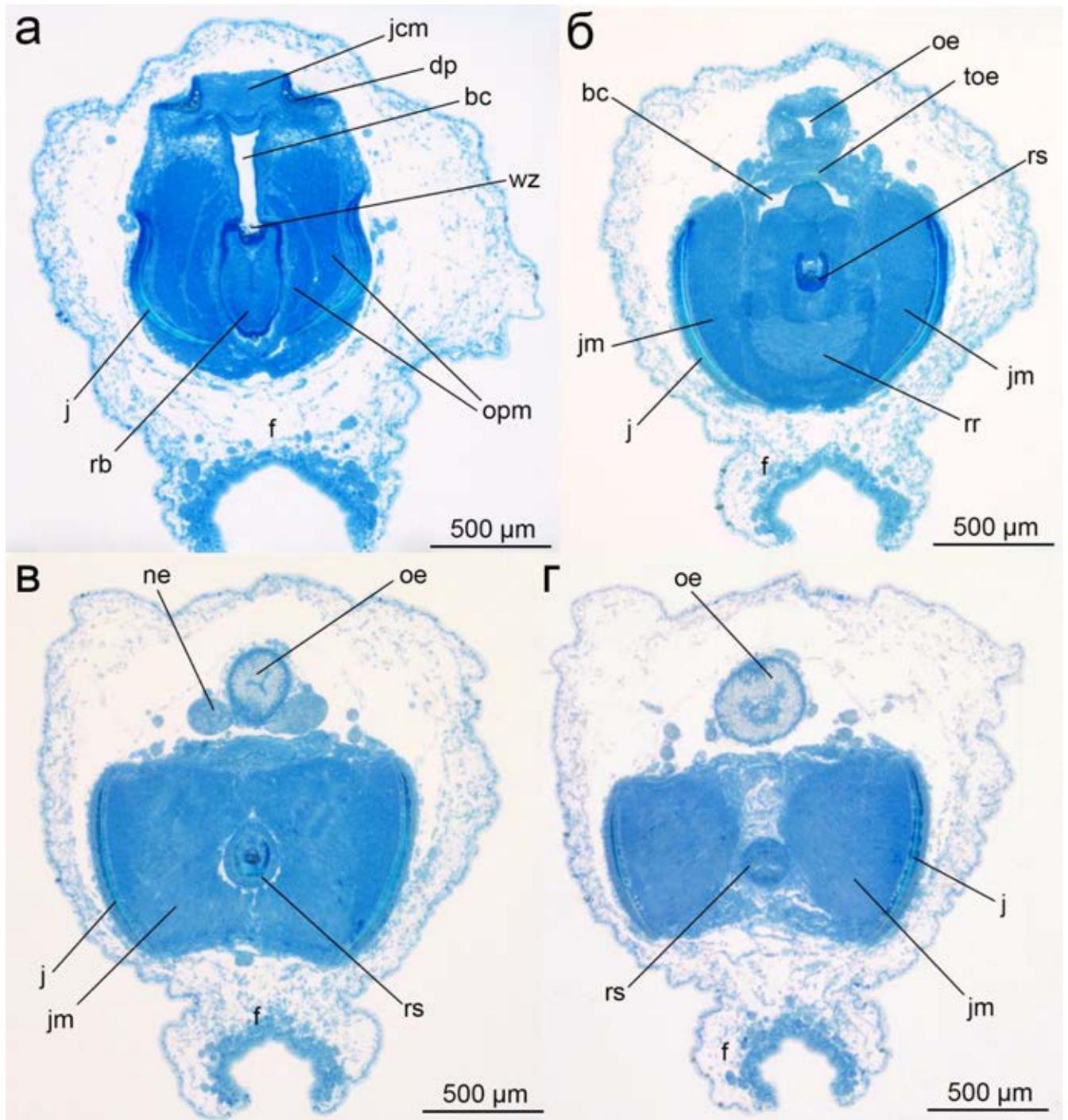
**Рисунок 3.5.15.** Строение суб- и супрарадулярного эпителиев *Coryphella verrucosa*. **а.** Продольный полутонкий срез супрарадулярного эпителия зоны формирования, световая микроскопия. **б.** Продольный срез через субрадулярный эпителий рядом с зоной формирования, ТЕМ. **в.** Продольный срез через зону зрелых зубов, световая микроскопия. **г.** Средняя часть клетки супрарадулярного эпителия, ТЕМ. **д.** Апикальная часть клетки супрарадулярного эпителия рядом с зоной формирования радулы, ТЕМ. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *chsh* – реснички над раковинной железой, *ct* – центральный зуб, *hde* – полудесмосомы, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *rr* – ретрактор радулы, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



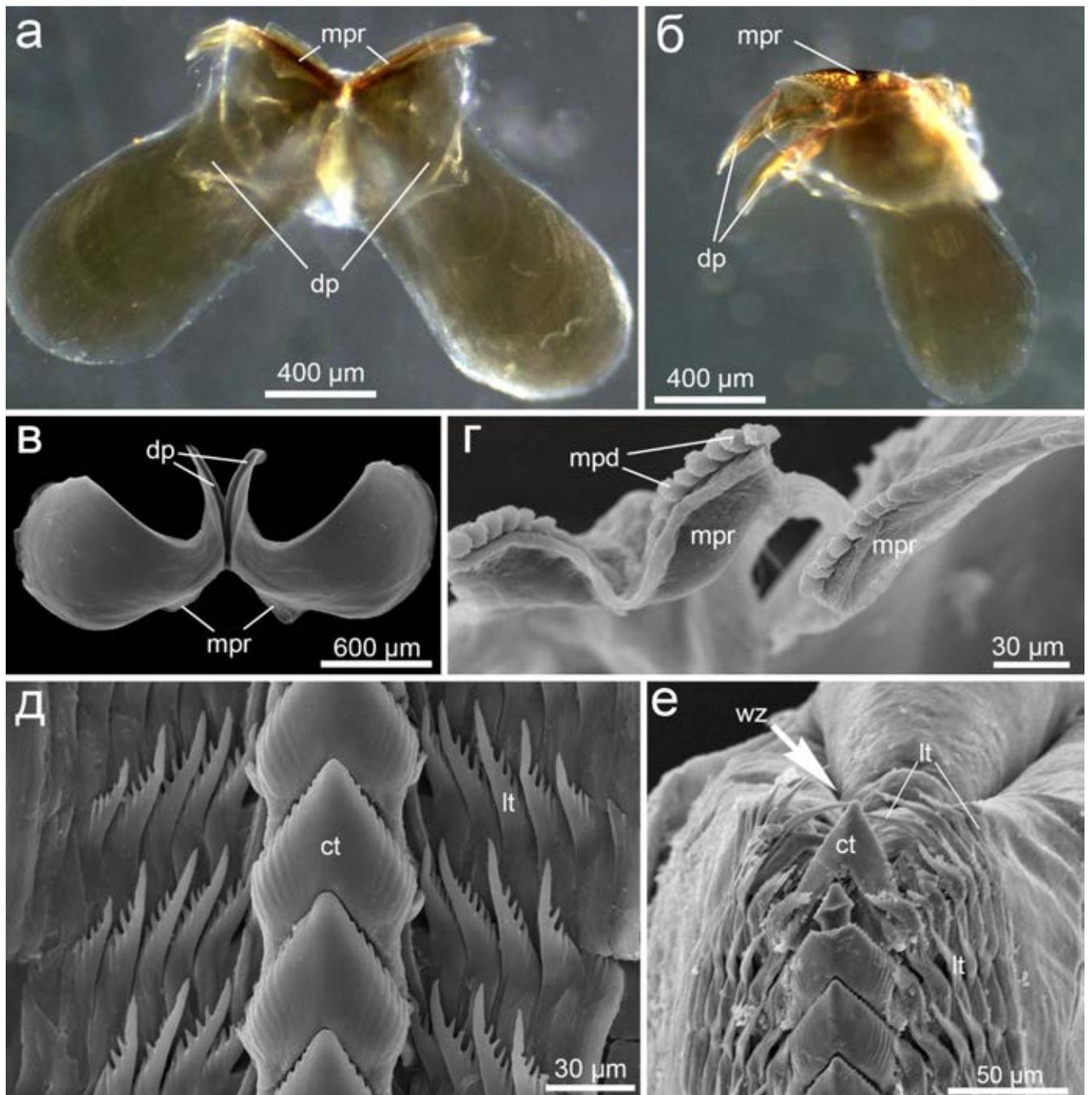
**Рисунок 3.5.16.** Внешняя морфология *Dendronotus frondosus*. **а.** Вид переднего конца тела с открытым оральным парусом. **б.** Вид закрытого орального паруса. **Обозначения:** *f* – нога, *il* – внутренние губы, *m* – рот, *ора* – оральная парус.



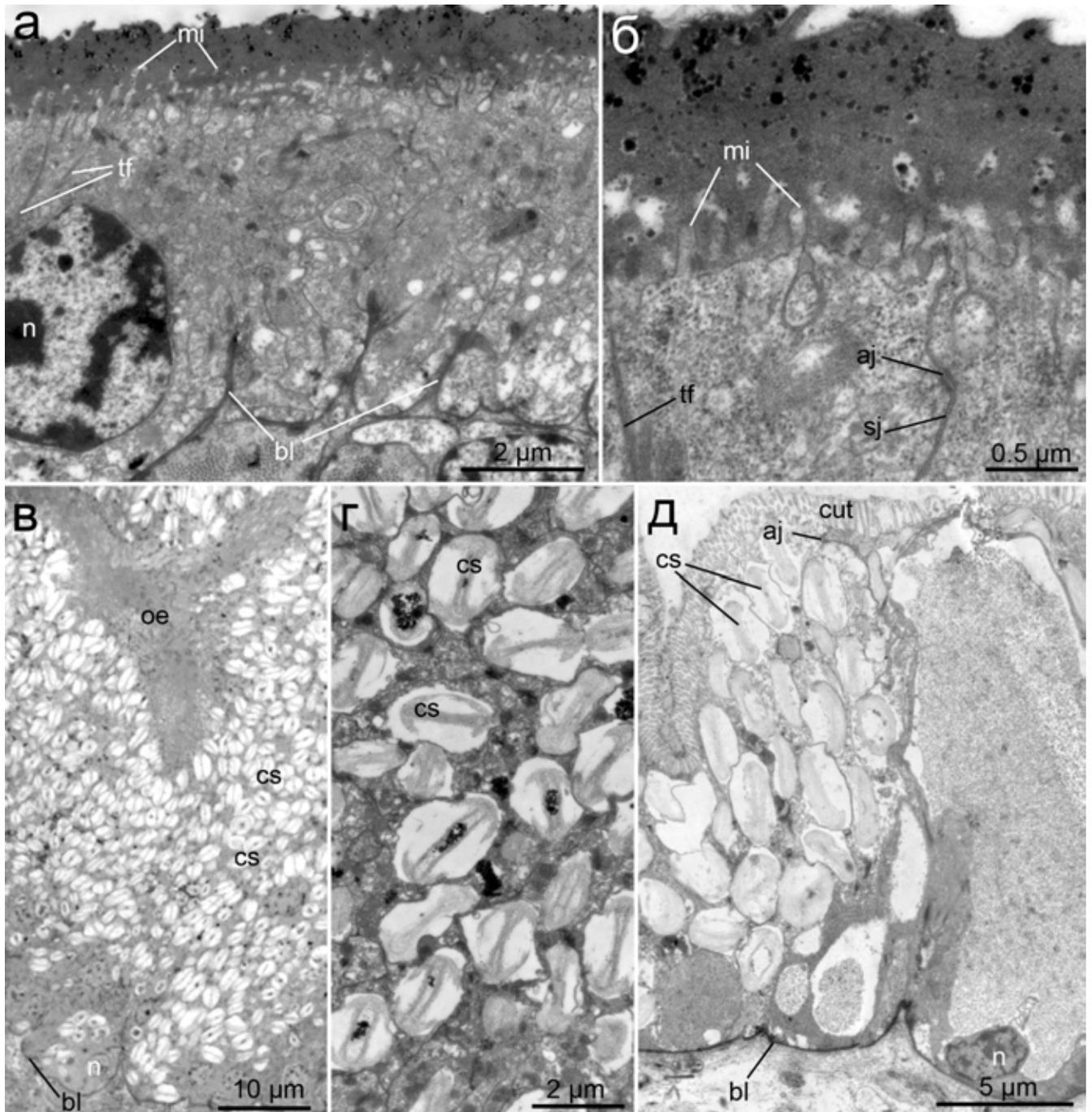
**Рисунок 3.5.17.** Строение буккального комплекса *Dendronotus frondosus*. **а-в.** Трехмерная модель буккального комплекса. Вид сбоку (**а**), вид на разворот на 3/4 (**б**) и вид сбоку на половину реконструкции (**в**). **г.** Схема продольного среза через голову. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *col* – коллостиль, *ebm* – внешняя буккальная мышца, *j* – челюсть, *jcm* – закрыватель челюстей, *jm* – открыватели челюстей, *m* – рот, *oe* – пищевод, *opm* – протракторы одонтофора, *ot* – оральная трубка, *rs* – радулярный мешок, *toe* – тензоры пищевода, *vbp* – вентральный буккальный протрактор.



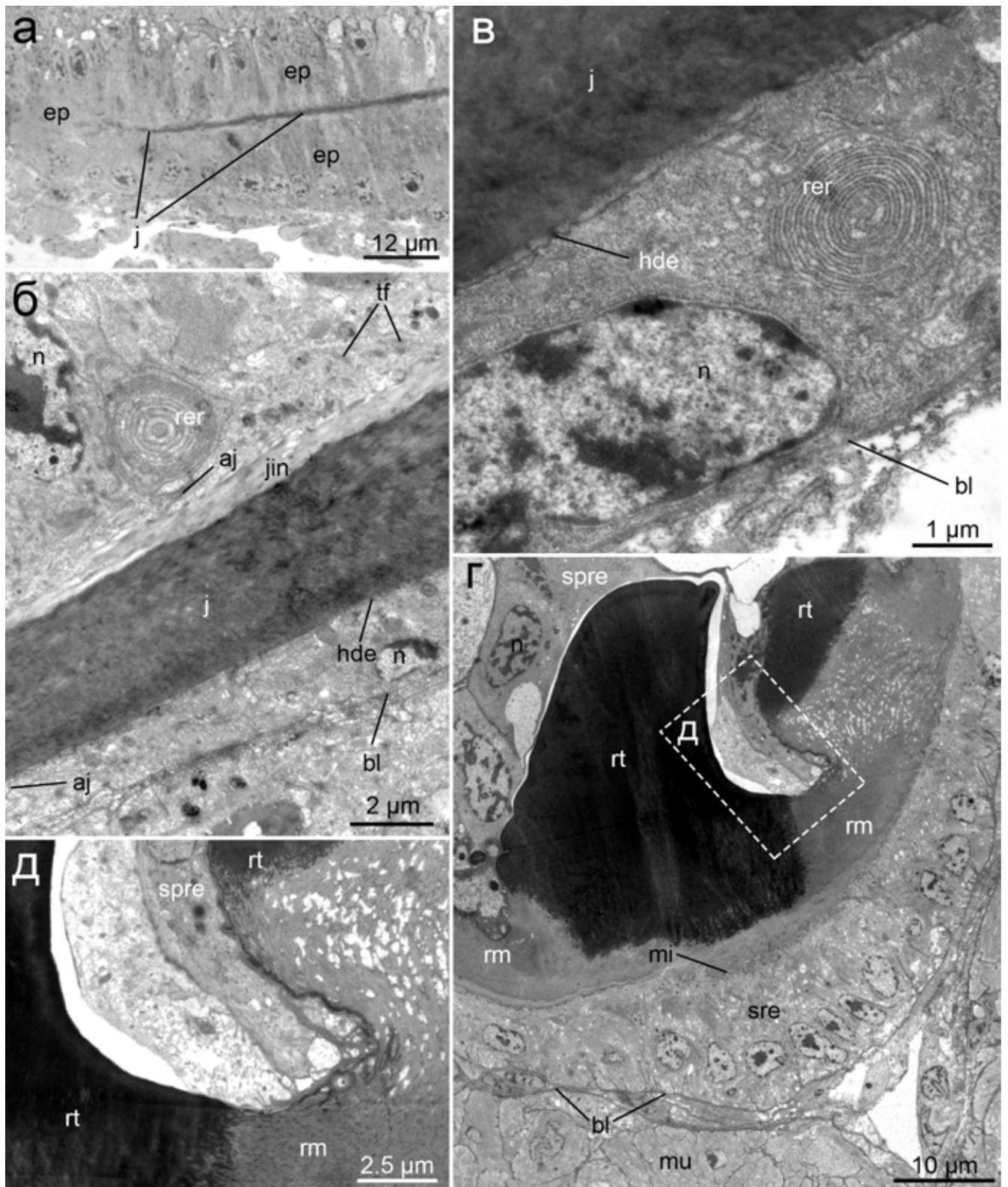
**Рисунок 3.5.18.** Гистологическое строение буккального комплекса *Dendronotus frondosus*. Серия поперечных полутонких срезов, световая микроскопия. **а.** Срез через буккальную полость. **б.** Срез через место отхождения пищевода от буккальной полости. **в.** Срез через середину буккального комплекса. **г.** Срез через зону формирования радулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *dp* – дорсальные отростки челюсти, *f* – нога, *j* – челюсть, *jm* – открыватели челюстей, *oe* – пищевод, *opm* – протракторы одонтофора, *rb* – радулярный валик, *rs* – радулярный мешок, *toe* – тензоры пищевода, *wz* – рабочий край радулы.



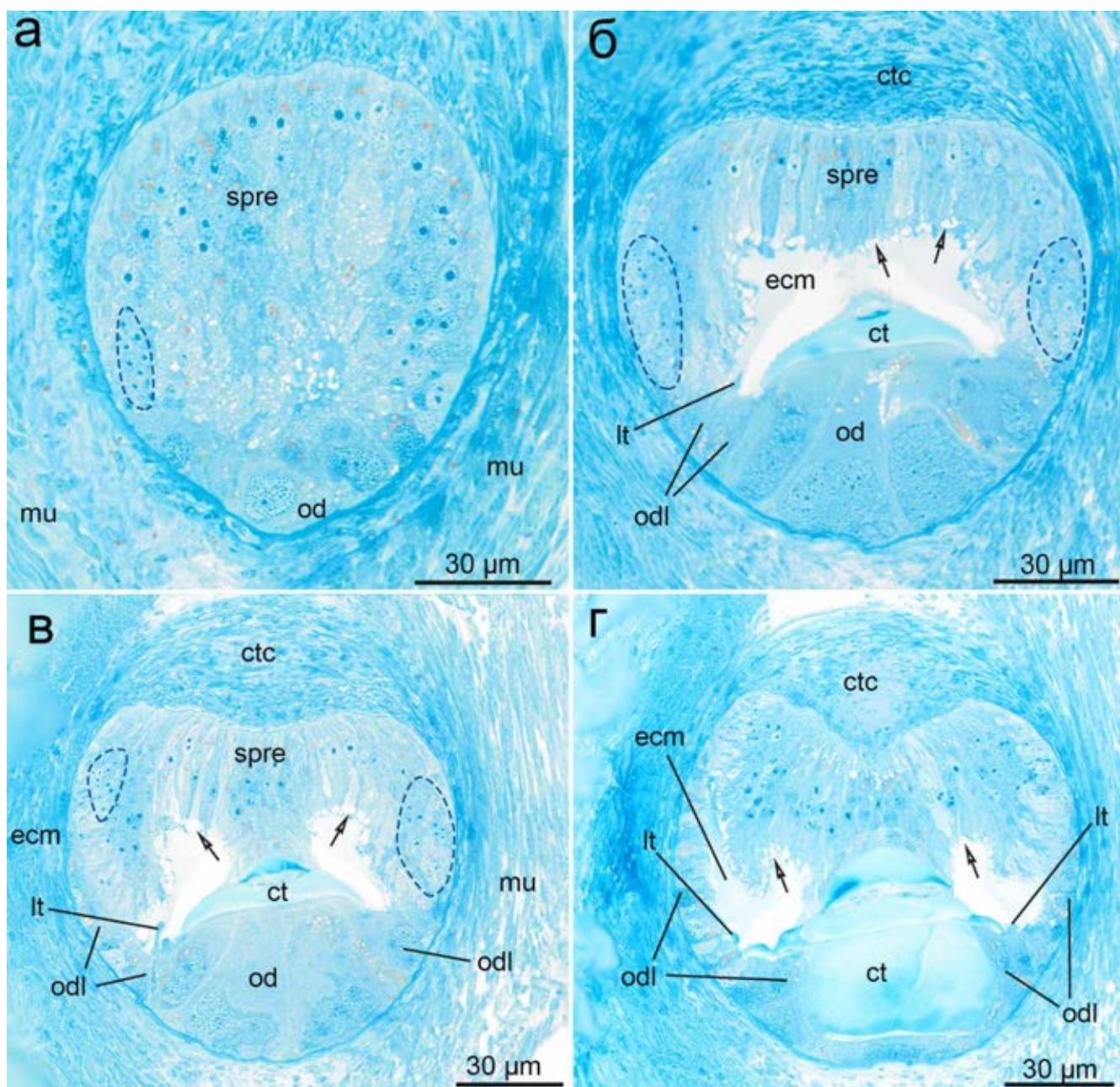
**Рисунок 3.5.19.** Строение глоточного вооружения *Dendronotus frondosus*. **а-б.** Челюсти, вид сверху (а) и сбоку (б). Фото выделенных и просветленных в глицерине челюстей, световая микроскопия. **в.** Общий вид челюстей, вид сверху, СЭМ. **г.** Увеличенный участок жевательных отростков. **д.** Общий вид радулы, СЭМ. **е.** Рабочий край радулы, СЭМ. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *dp* – дорсальные отростки челюсти, *lt* – латеральный зуб, *mpd* – зубчики жевательных отростков, *mpr* – жевательный отросток.



**Рисунок 3.5.20.** Ультратонкое строение эпителия *Dendronotus frondosus*, ТЕМ. **а-б.** Эпителий буккальной полости. **а.** Общий вид. **б.** Увеличенный участок кутикулы, пронизанной микровиллями. **в-г.** Поперечный срез пищевода. **в.** Общий вид. **г.** Увеличенный участок хитиновых веретен, расположенных в клетках стенки пищевода. **д.** Клетки покровного эпителия с хитиновыми веретенами. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *cs* – хитиновое веретено, *cut* – кутикула, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *oe* – пищевод, *sj* – септированный контакт, *tf* – тонофиламенты.

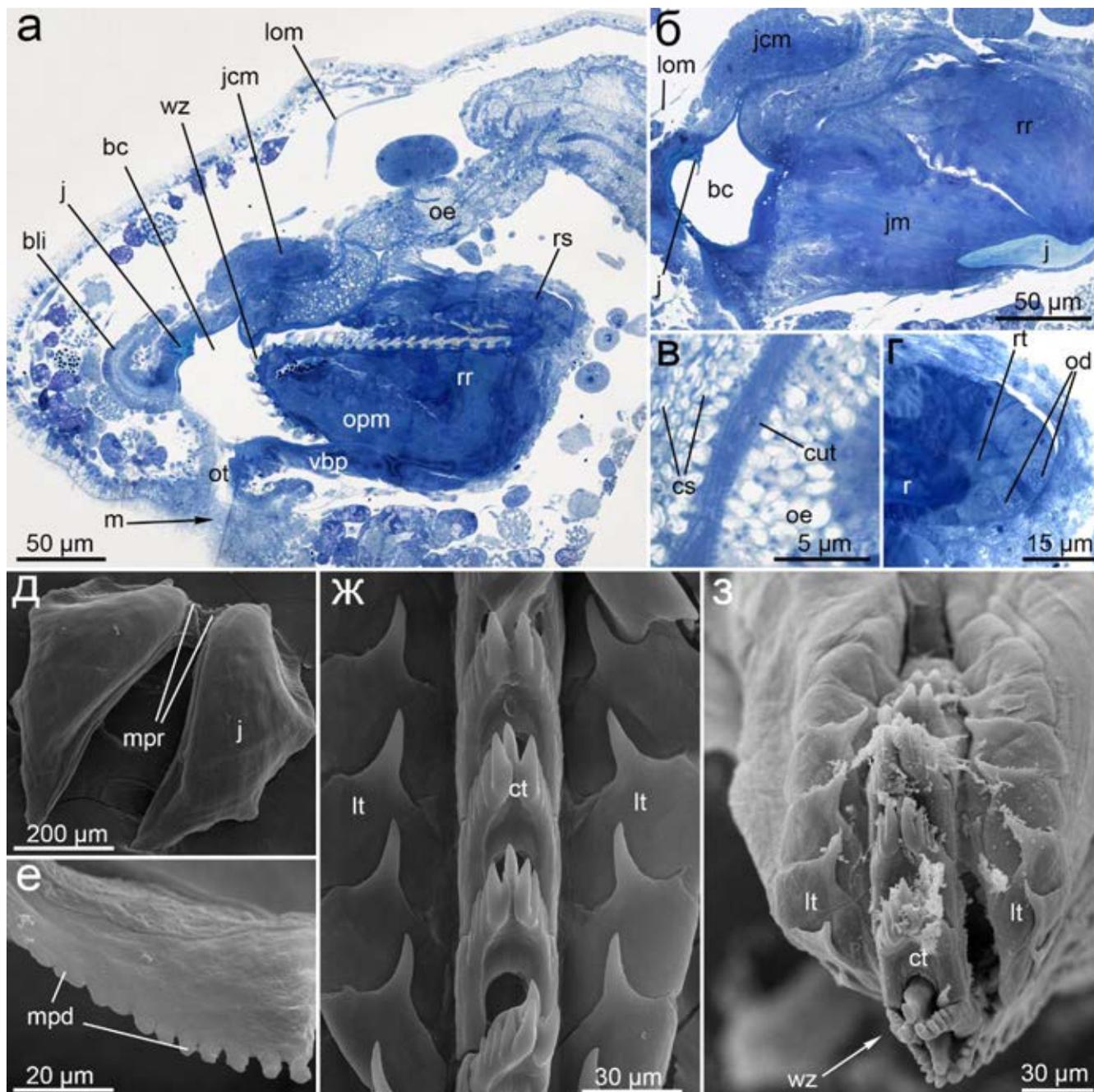


**Рисунок 3.5.21.** Ультратонкое строение челюстей (а-в) и радулы (г-д) *Dendronotus frondosus*, продольные срезы, ТЕМ. **а.** Общий вид краевой части челюсти. **б-в.** Детали строения челюстной пластинки с окружающим эпителием. **г.** Продольный срез через центральный зуб. **д.** Детали строения супрарадулярного эпителия. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ep* – эпителий буккальной полости, *hde* – полудесмосомы, *j* – челюсть, *jin* – внутренний слой челюсти, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы.

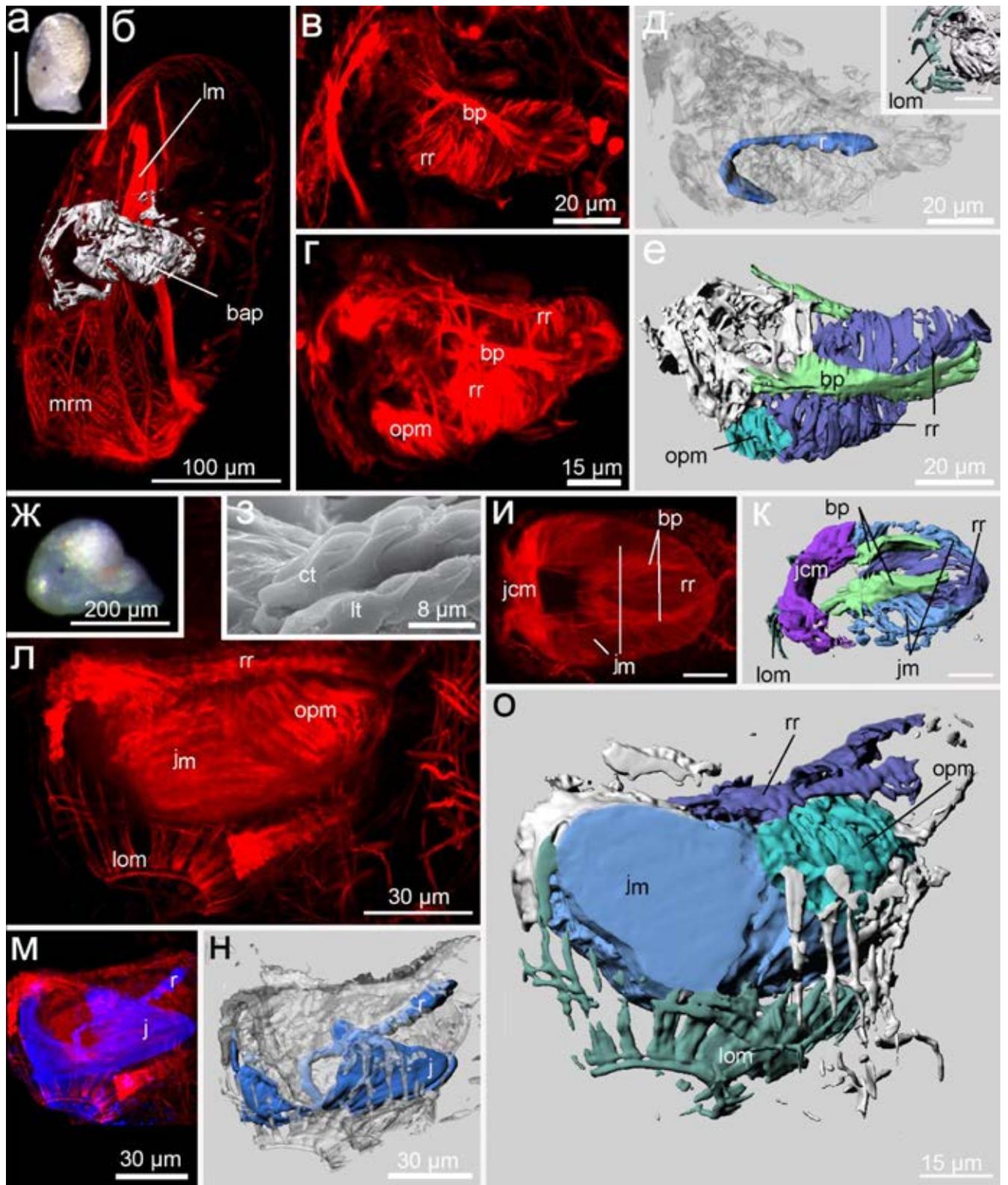


**Рисунок 3.5.22.** Строение зоны формирования радулы *Dendronotus frondosus*, поперечные полутонкие срезы через зону формирования, световая микроскопия. **а.** Срез зоны формирования радулы. **б-г.** Срез через одонтобласты центрального и латеральных зубов. Синим пунктиром обозначена зона пролиферации. Черными стрелками обозначены экскреторные вакуоли. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *ecm* – экстраклеточный матрикс, *lt* – латеральный зуб, *od* – одонтобласт, *olt* – внешний латеральный зуб, *spre* – супрарадулярный эпителий.



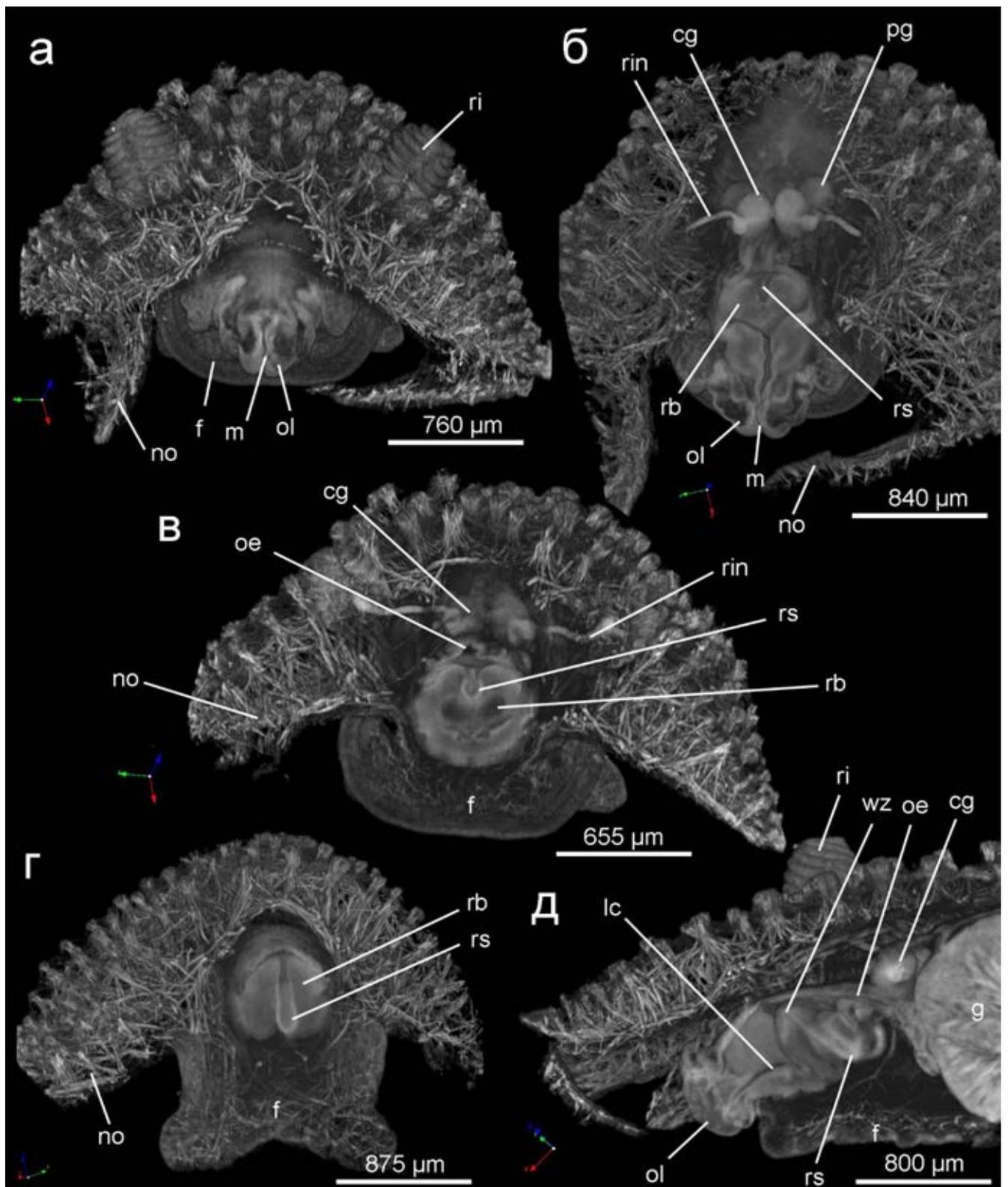


**Рисунок 3.5.24.** Морфология буккального комплекса *Eubranchius rufium* (световая микроскопия) (а-г) и глоточного вооружения (СЭМ) (д-з). а. Сагиттальный срез через буккальный комплекс. б. Парасагиттальный срез через голову. в. Увеличенный участок пищевода, клетки эпителия которого содержат хитиновые веретена. г. Увеличенный участок зоны формирования радулы. д. Челюсти, вид сверху. е. Жевательные отростки на большем увеличении. ж. Радула, вид сверху. з. Рабочий край радулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *bli* – буккальные губы, *cs* – хитиновое веретено, *ct* – центральный зуб, *cut* – кутикула, *j* – челюсть, *jcm* – закрыватель челюстей, *jm* – открыватели челюстей, *lom* – открыватель внешних губ, *lt* – латеральный зуб, *mpd* – зубчики жевательных отростков, *mpr* – жевательный отросток, *oe* – пищевод, *opm* – протракторы одонтофора, *ot* – оральная трубка, *r* – радула, *rr* – ретрактор радулы, *rs* – радулярный мешок, *vbp* – вентральный буккальный протрактор, *wz* – рабочий край радулы.

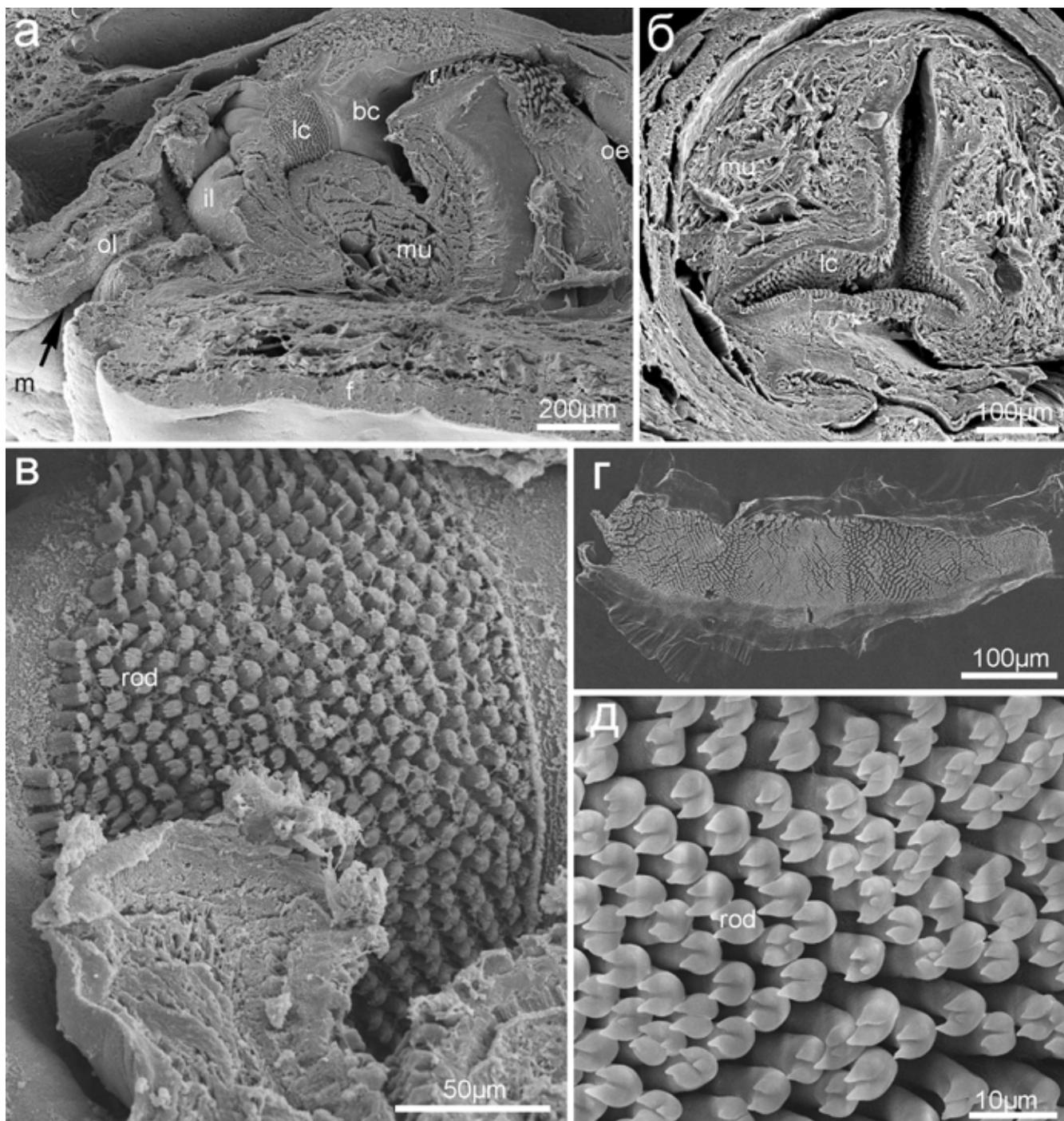


**Рисунок 3.5.25.** Строение буккального комплекса ювенильных особей на разных стадиях развития *Eubranchus rurium*. Подписи на следующей странице.

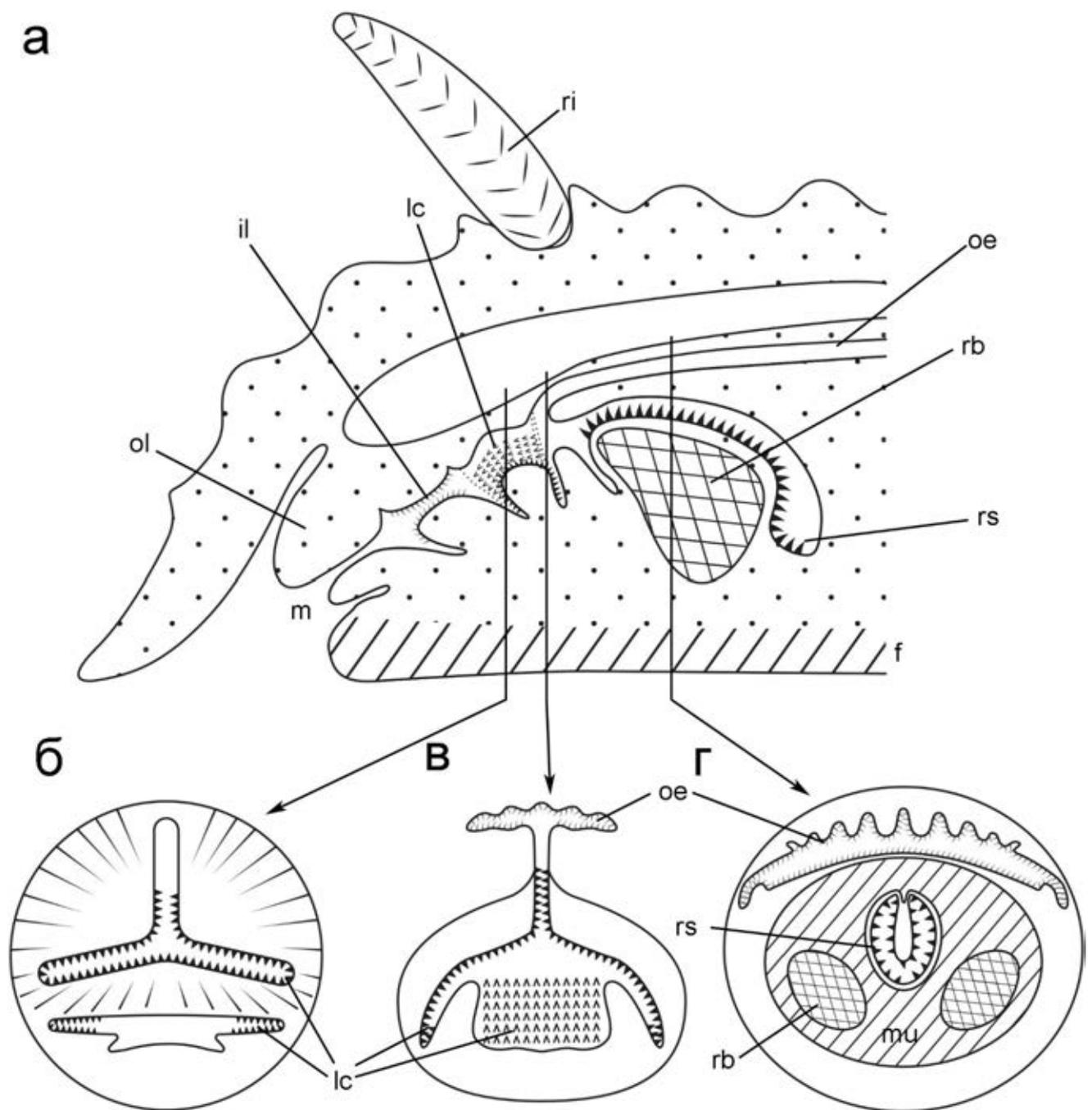
**Рисунок 3.5.25.** Строение буккального комплекса ювенильных особей *Eubbranchus rufium*. **а-е.** Строение буккального комплекса велигера перед оседанием. **а.** Внешний вид велигера, вид сбоку, световая микровкопия. Масштаб: 200 мкм. **б-г.** Строение мускулатуры, покрашенной фаллоидином, КЛСМ. **б.** Вид сбоку на велигера. Серым контуром выделена трехмерная реконструкция мускулатуры буккального комплекса. **в-г.** Вид сбоку на буккальный комплекс на разных оптических срезах. **д-е.** Трехмерная модель мускулатуры буккального комплекса, сделанной по результатам КЛСМ. **д.** Модель мускулатуры буккального комплекса (полупрозрачный серый контур) и радулы (светло синий). Врезка – реконструкция открывателя внешних губ. Масштаб: 30 мкм. **ж-о.** Строение буккального комплекса осевшей ювенили. **ж.** Внешний вид осевшей ювенили фото. **з.** Радула, вид сбоку на рабочий край, СЭМ. **и.** Вид сверху на буккальный комплекс, КЛСМ. **к.** Трехмерная модель буккального комплекса. **л.** Вид сбоку на буккальный комплекс, КЛСМ. **м.** Тот же ракурс буккального комплекса с челюстями и радулой, окрашенными CalcunfluorWhite. **н.** Трехмерная модель глоточного вооружения. Модель мускулатуры – полупрозрачный серый контур, модель радулы и челюстей – светло синий. **о.** Трехмерная модель мускулатуры буккального комплекса, построенная по данным КЛСМ. **Обозначения:** *bar* – буккальный комплекс, *bp* – буккальные протракторы, *ct* – центральный зуб, *j* – челюсть, *jcm* – закрыватель челюстей, *jm* – открыватели челюстей, *lm* – ларвальные мышцы, *lom* – открыватель внешних губ, *lt* – латеральный зуб, *mrm* – ретракторы ноги, *opt* – протракторы одонтофора, *r* – радула, *rr* – ретрактор радулы.



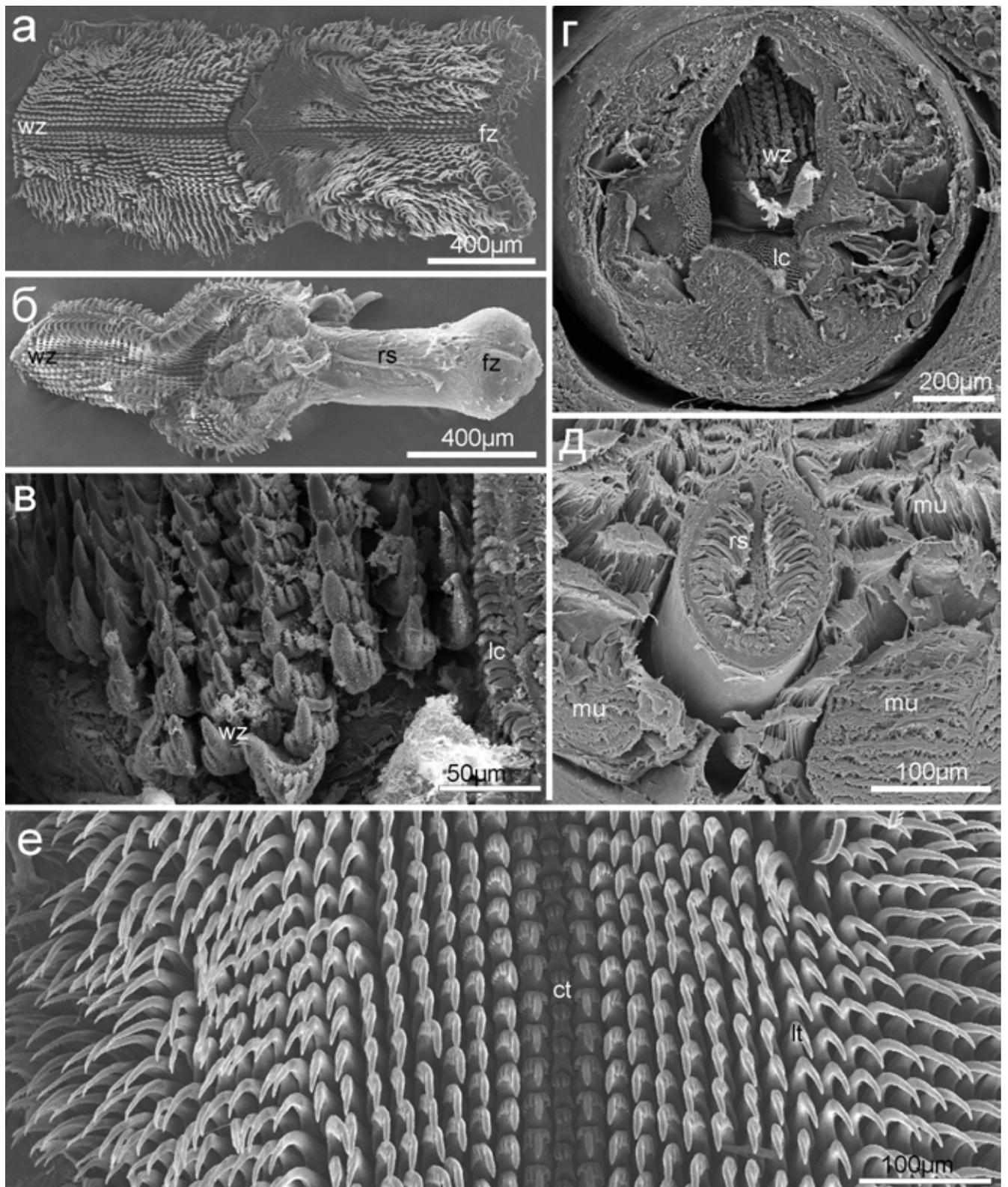
**Рисунок 3.5.26.** Организация переднего конца тела *Cadlina laevis*. Микро-КТ. **а-г.** Фронтальный вид на передний конец тела на разных уровнях. **а.** Вид на ротовое отверстие, край нотума не показан. **б.** Поперечный срез через ротовое отверстие и буккальную полость. **в.** Срез через среднюю часть радулярного мешка. **г.** Срез через зону формирования радулы. **д.** Продольный срез через буккальную полость. **Обозначения:** *cg* – церебральный ганглий, *f* – нога, *lc* – лабиальная кутикула, *m* – рот, *no* – нотум, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *rb* – радулярный валик, *ri* – ринофор, *rin* – нерв ринофора, *rs* – радулярный мешок, *wz* – рабочий край радулы.



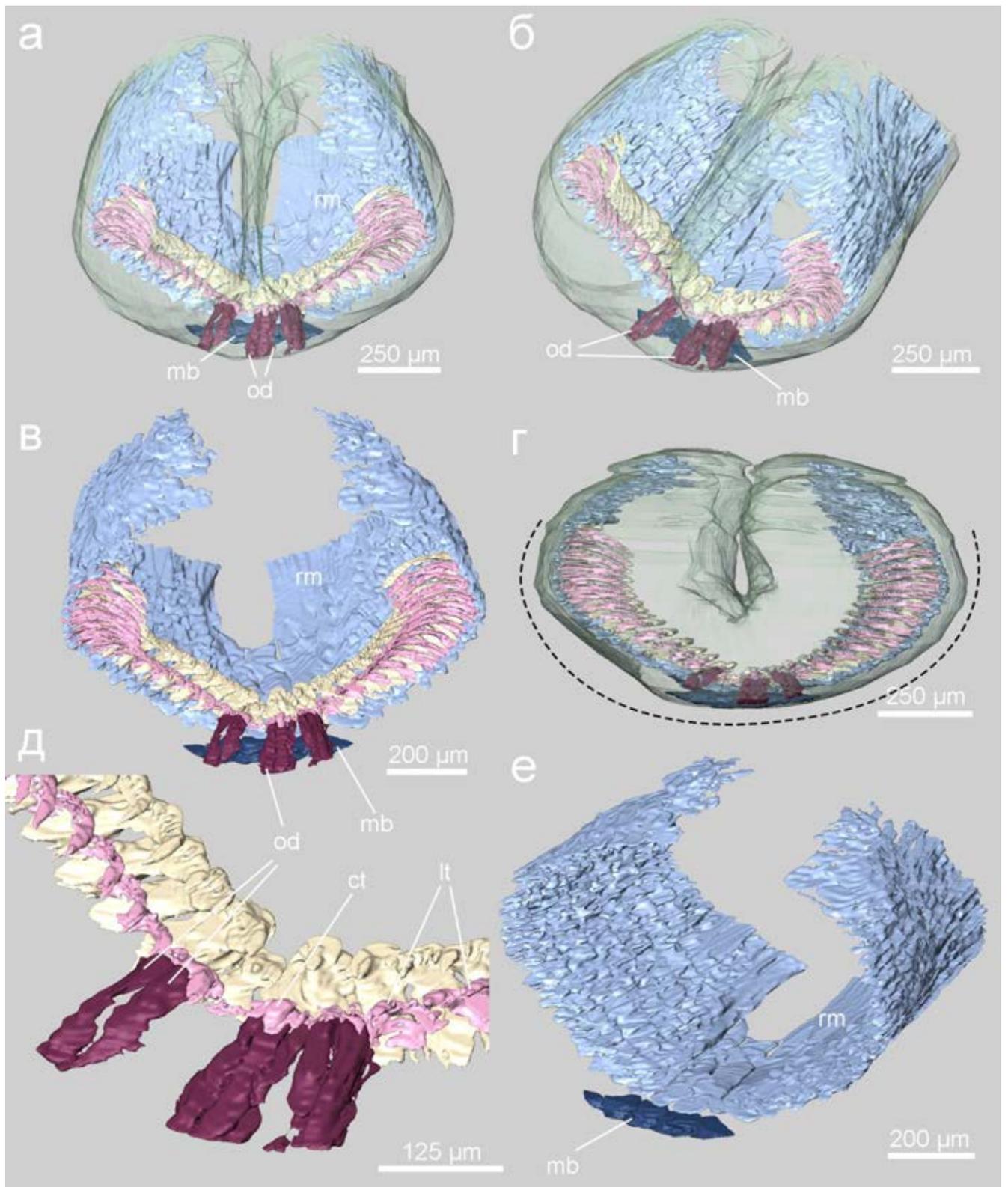
**Рисунок 3.5.27.** Морфология лабиальной кутикулы *Cadlina laevis*, СЭМ. **а.** Сагиттальный срез через буккальную полость. **б.** Поперечный срез через лабиальную кутикулу. **в.** Увеличенный участок лабиальной кутикулы. **г.** Общий вид выделенной лабиальной кутикулы. **д.** Увеличенный участок родлет лабиальной кутикулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *il* – внутренние губы, *lc* – лабиальная кутикула, *m* – рот, *mu* – мышцы, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *rod* – родлеты.



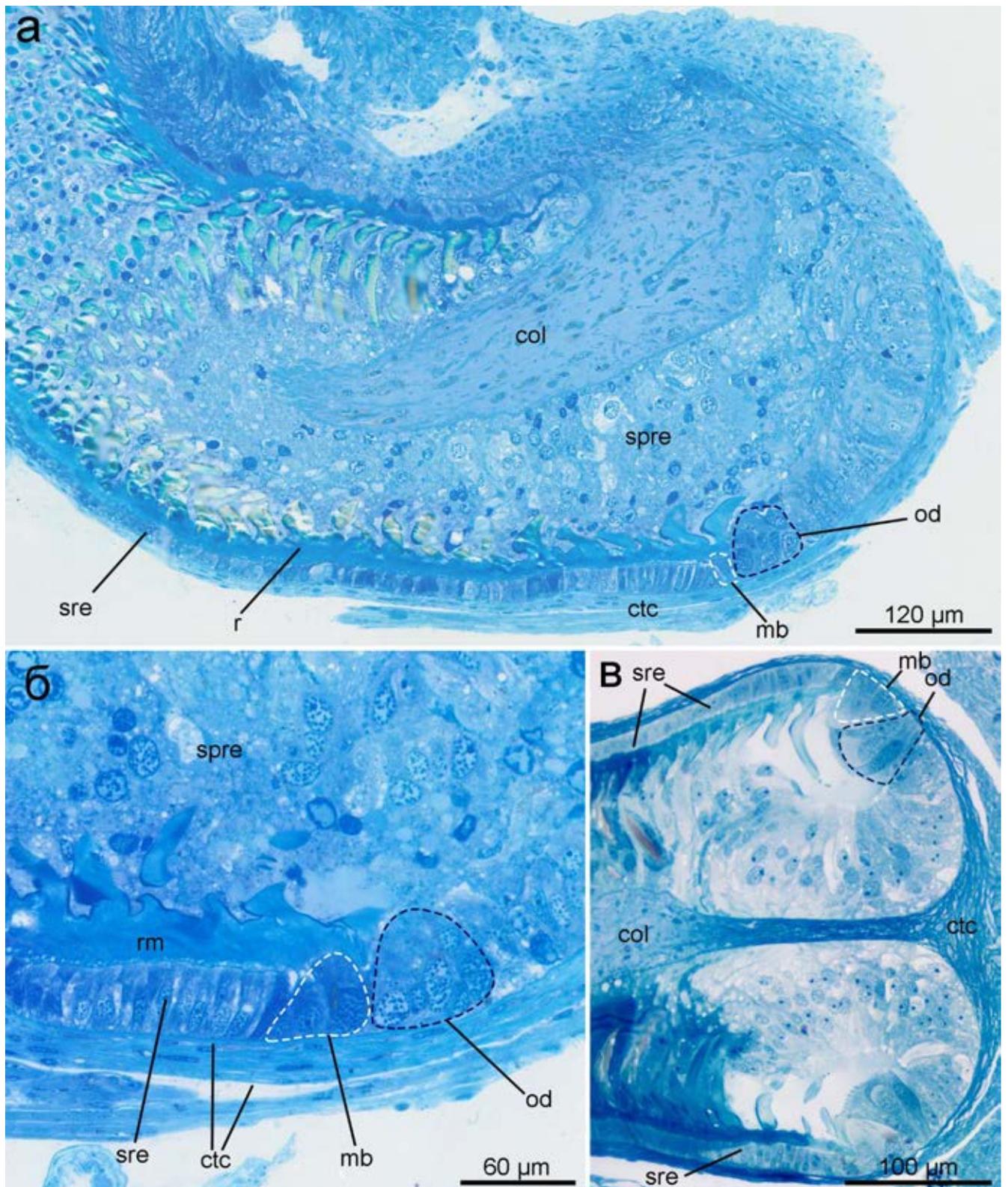
**Рисунок 3.5.28.** Схема организации буккальной полости *Cadlina laevis*. **а.** Схема продольного среза. **б.** Поперечный срез через лабиальную кутикулу. **в.** Поперечный срез через буккальную полость. **г.** Поперечный срез через радулярный аппарат. **Обозначения:** *il* – внутренние губы, *lc* – лабиальная кутикула, *m* – рот, *mu* – мышцы, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *rb* – радулярный валик, *ri* – ринофор, *rod* – родлеты, *rs* – радулярный мешок.



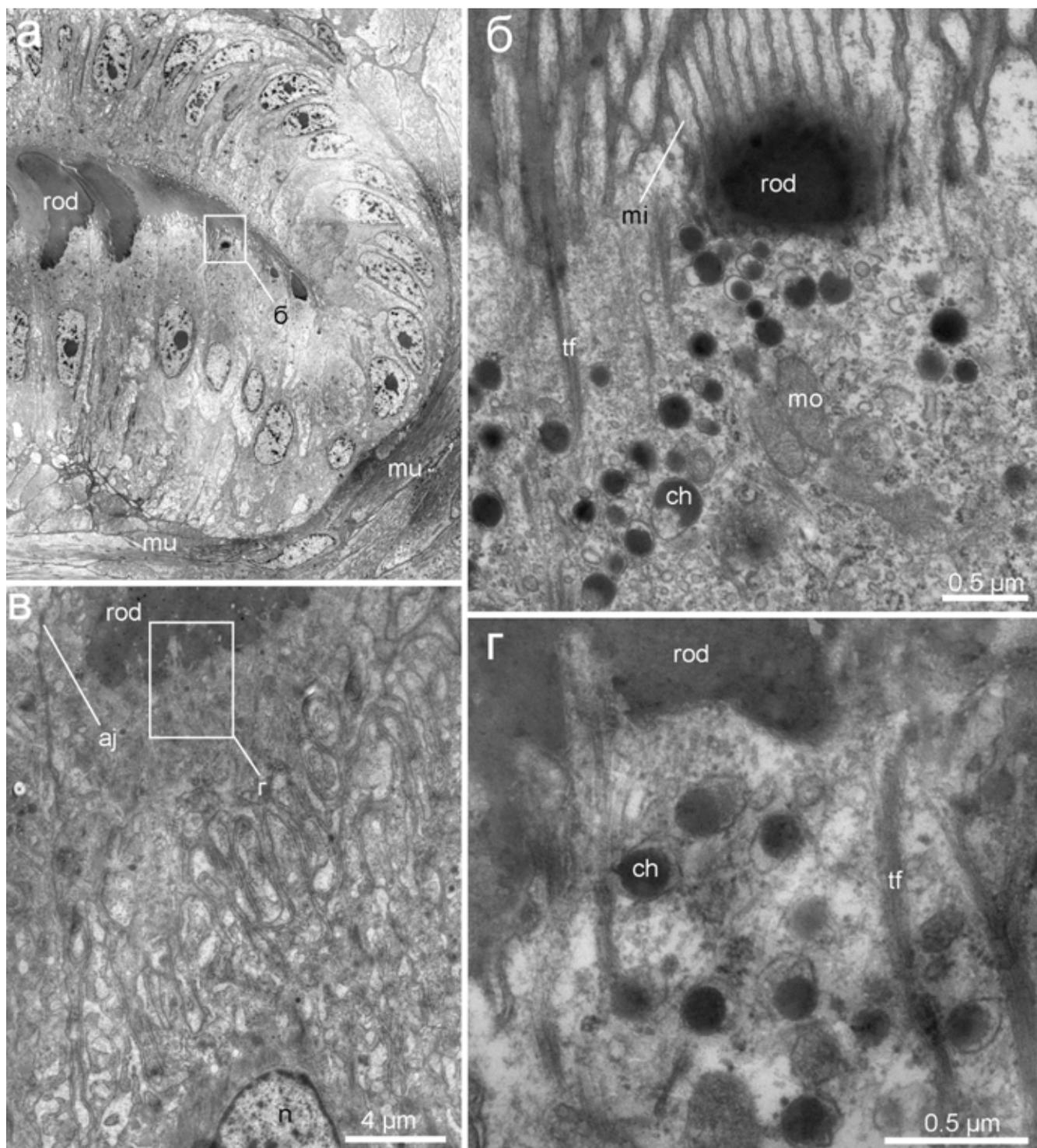
**Рисунок 3.5.29.** Строение радулы *Cadlina laevis*, СЭМ. **а.** Общий вид выделенной радулы. **б.** Общий вид радулярного мешка. **в.** Рабочий край радулы. **г.** Поперечный срез через буккальную полость с выступающим рабочим краем радулы. **д.** Поперечный срез радулярного мешка в средней части радулы. **е.** Выделенная радула, вид сверху на расправленную радулу. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *ft* – филаменты, *fz* – зона формирования зубов, *lc* – лабиальная кутикула, *lt* – латеральный зуб, *mu* – мышцы, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *wz* – рабочий край радулы.



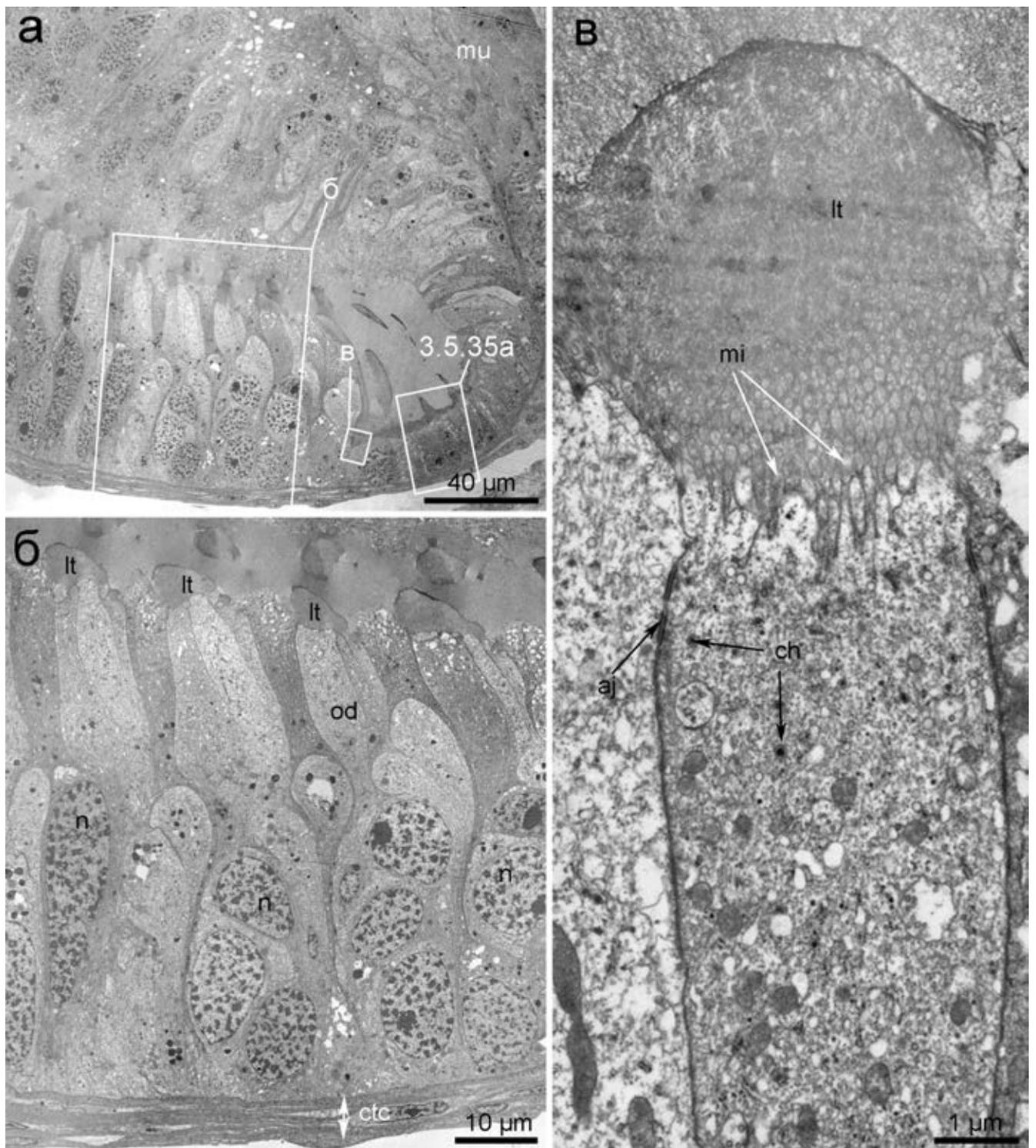
**Рисунок 3.5.30.** Трехмерная модель зоны формирования радулы *Cadlina laevis*. **а-б, г.** Разные ракурсы слепого конца радулярного мешка: вид сверху (**а**), ракурс  $\frac{3}{4}$  (**б**), вид со стороны зоны формирования (**г**). Контур радулярного мешка полупрозрачный. Расположение одонтобластов обозначено пунктирной линией на рисунке (**г**). **в.** Вид сверху на радулярную мембрану, два ряда зубов, одонтобласты и мембранобласты. **д.** Модель одонтобластов и новых формирующихся зубов. **е.** Модель мембранобластов, формирующих радулярную мембрану зубов центрального поля. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mb* – мембранобласты, *od* – одонтобласт.



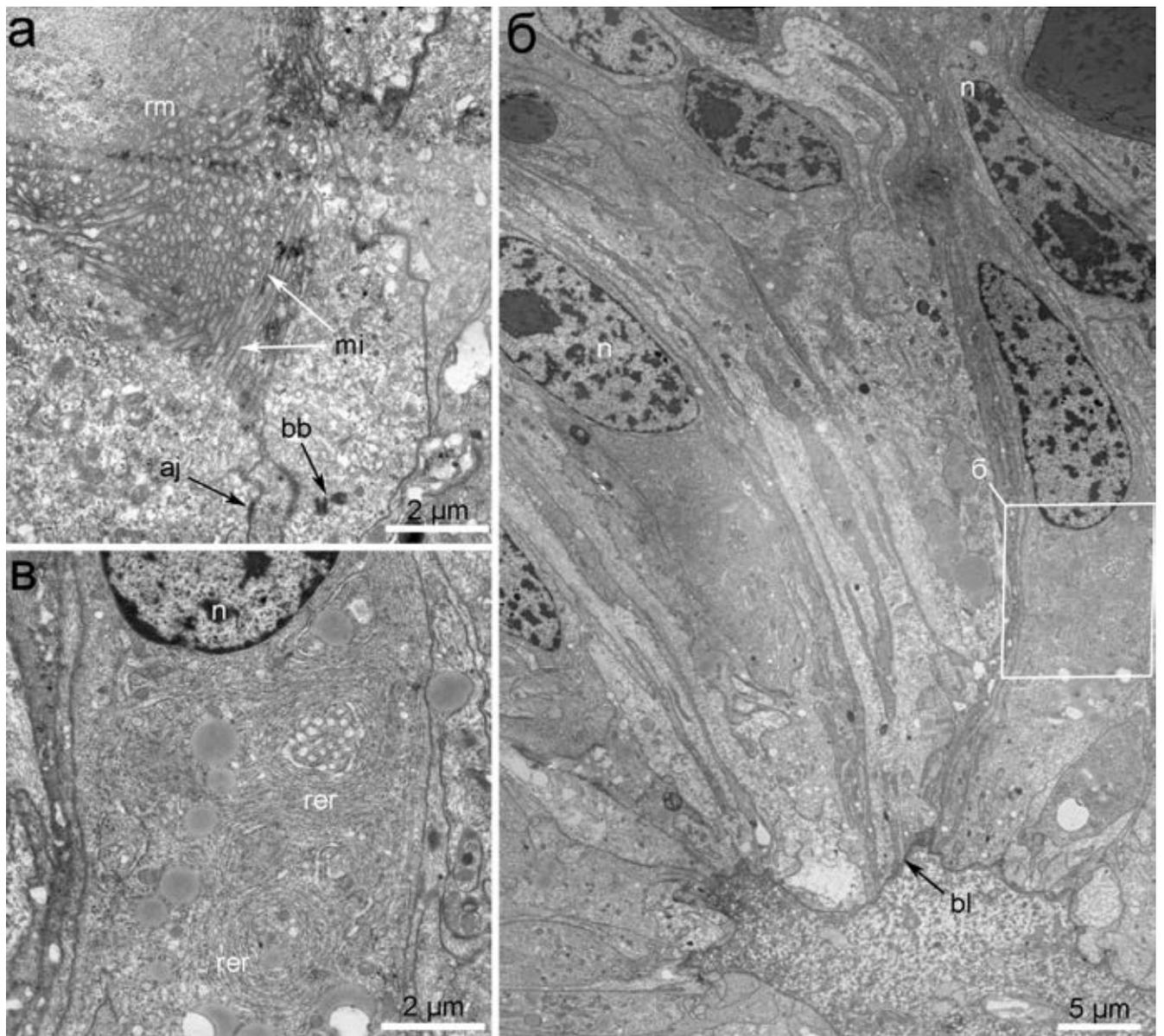
**Рисунок 3.5.31.** Гистологическое строение зоны формирования *Cadlina laevis*. Полутонкие срезы, световая микроскопия. **а.** Парасагиттальный срез через радулярный мешок. **б.** Увеличенный участок парасагиттального среза через одонтобласты. **в.** Фронтальный срез через зону формирования. **Обозначения:** *col* – коллостиль, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mb* – мембранобласты, *od* – одонтобласт, *r* – радула, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



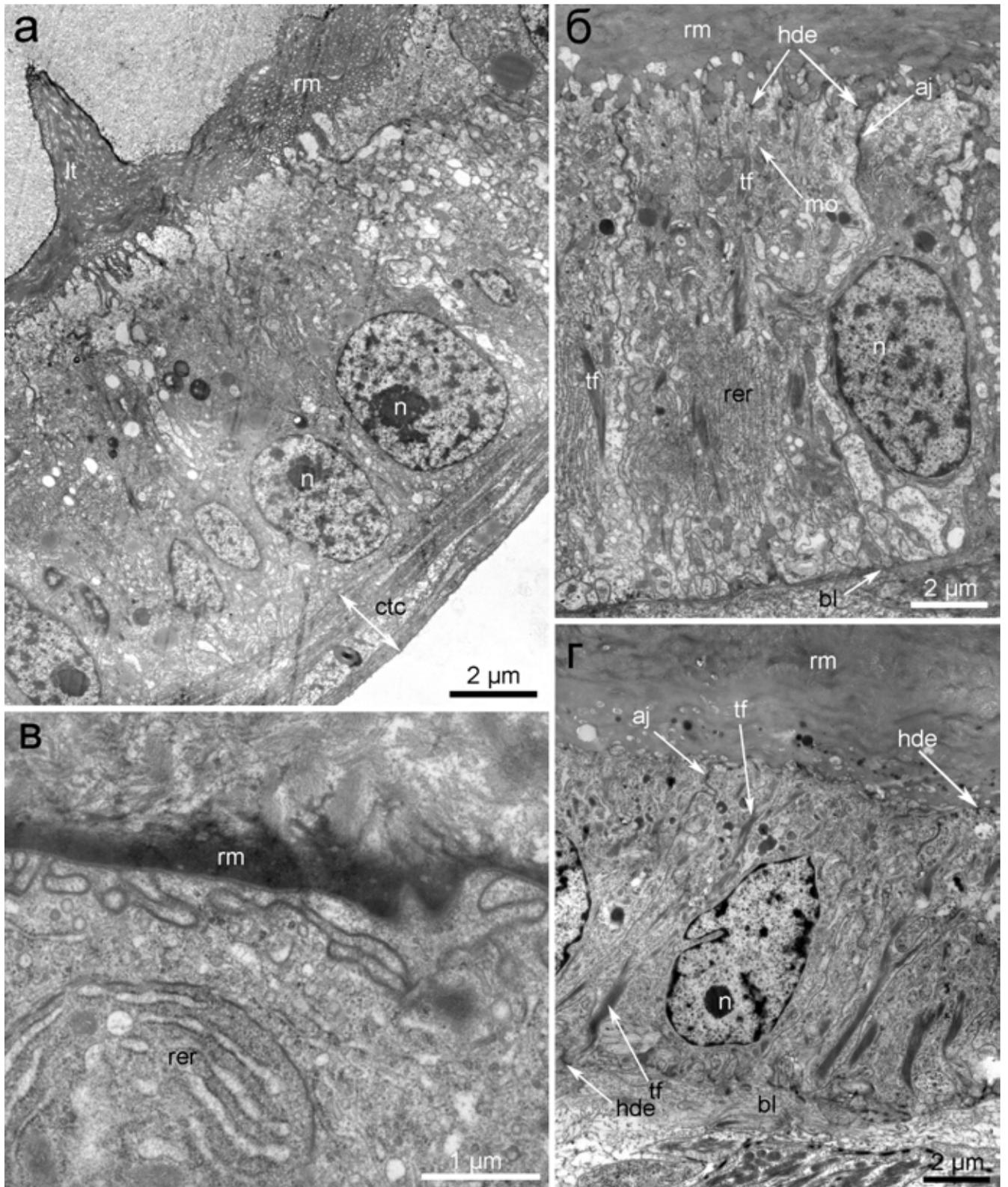
**Рисунок 3.5.32.** Ультратонкое строение лабиальной кутикулы *Cadlina laevis*, ТЕМ. **а.** Продольный срез через зону формирования лабиальной кутикулы. **б-г.** Апикальная часть гнатобласта и формирующегося родлета. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *ch* – хитосома, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mu* – мышцы, *n* – ядро, *rod* – родлеты, *tf* – тонофиламенты.



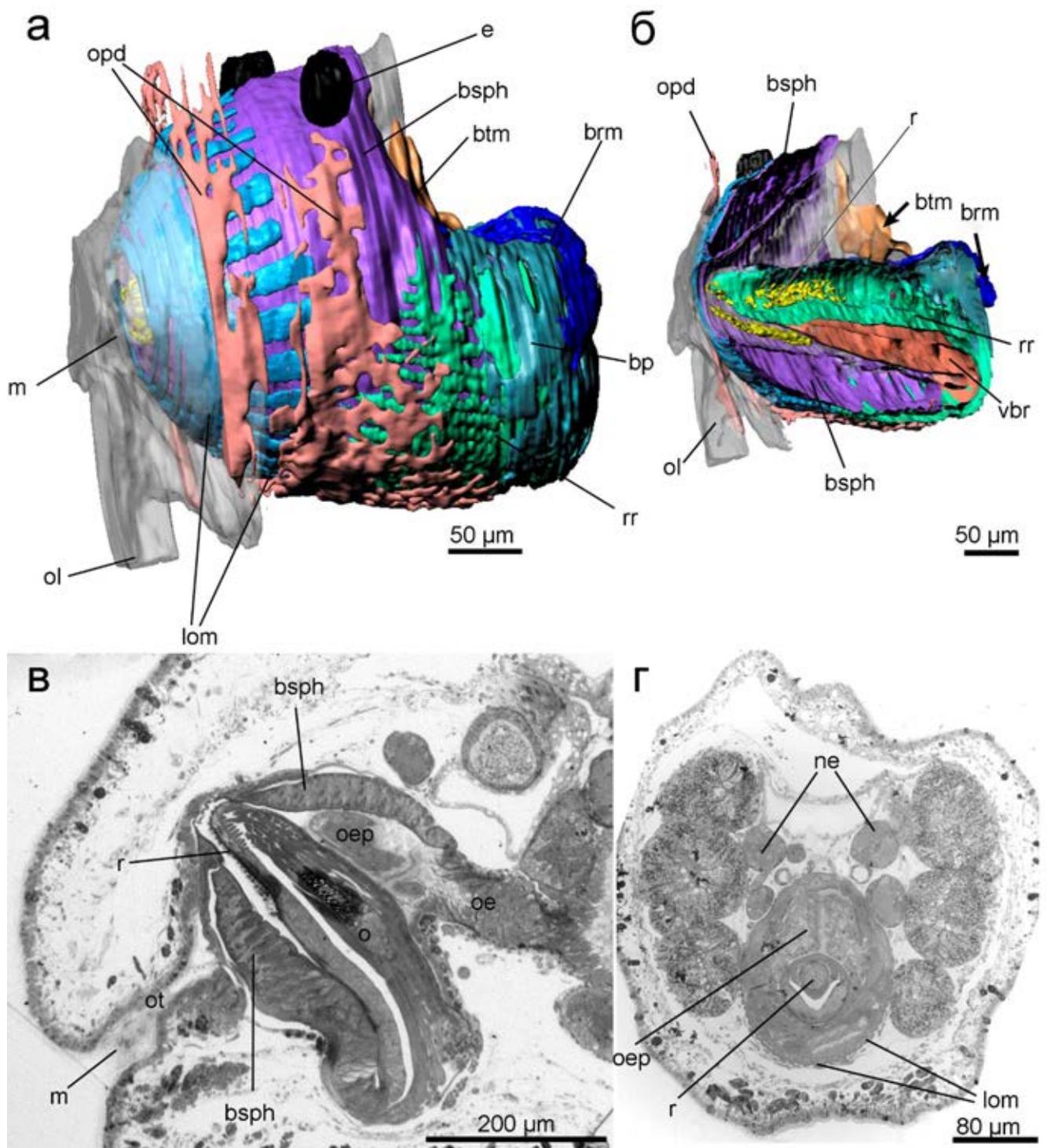
**Рисунок 3.5.33.** Ультратонкое строение зоны формирования радулы *Cadlina laevis*, ТЕМ. **а.** Поперечный срез через зону формирования зубов радулы. Прямоугольниками обозначены участки, детали которых даны на соответствующих фотографиях. **б.** Увеличенный участок одонтобластов. **в.** Апикальная часть одонтоблста. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *ch* – хитосома, *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mu* – мышцы, *n* – ядро.



**Рисунок 3.5.34.** Ультратонкое строение зоны формирования радулы *Cadlina laevis*, ТЕМ. **а.** Апикальная часть клеток супрадулярного эпителия. **б.** Общий вид супрадулярного эпителия. **в.** Детали строения клетки супрадулярного эпителия. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана.

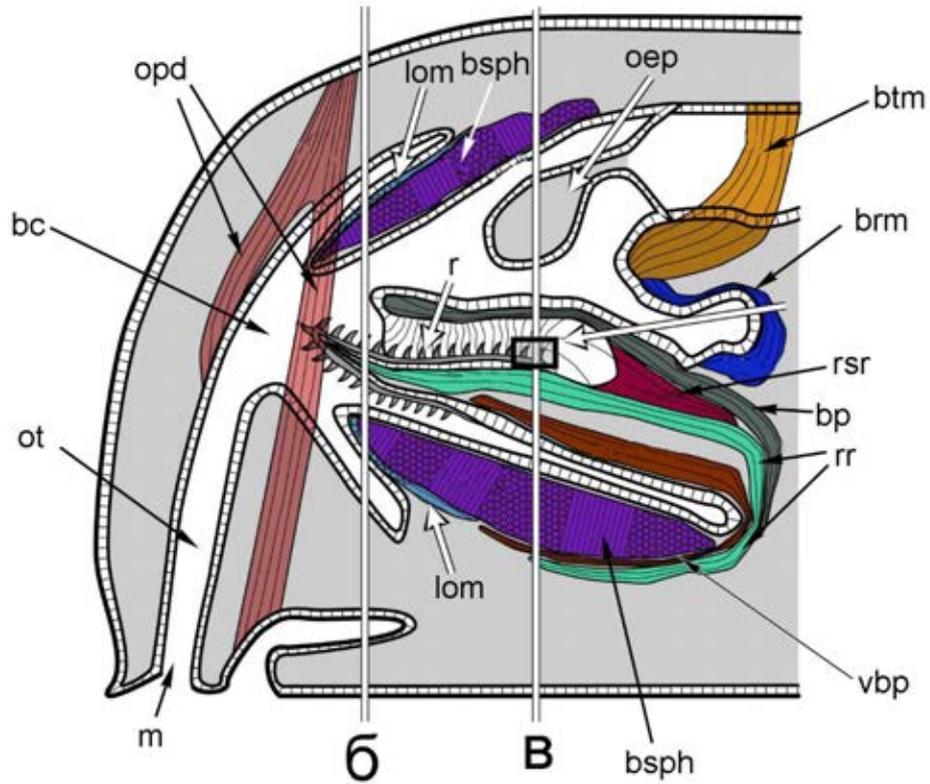


**Рисунок 3.5.35.** Ультратонкое строение зоны формирования радулы *Cadlina laevis*, TEM. **а.** Общий вид субрадулярного эпителия, обозначенного на рисунке 3.5.33 а. **б-г.** Участки субрадулярного эпителия в середине радулы. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *ctc* – ансоединительнотканная оболочка радулярного мешка, *hde* – полудесмосомы, *lt* – латеральный зуб, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *tf* – тонофиламенты.

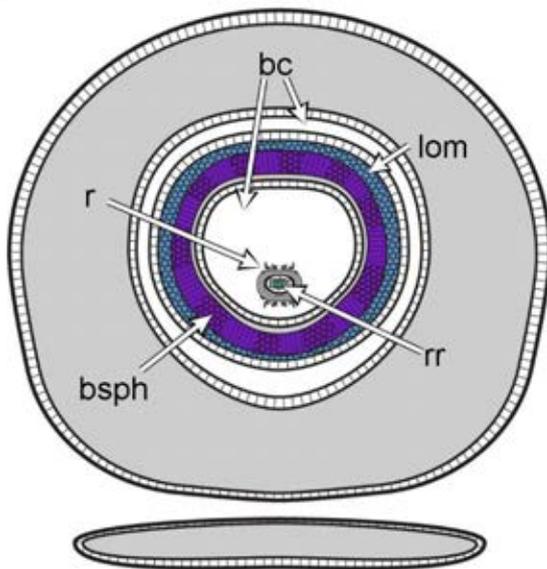


**Рисунок 3.5.36.** Организация буккального комплекса *Vayssierea elegans*. **а-б.** Трехмерная модель буккального комплекса (**а**) и продольный срез модели (**б**). **в.** Полутонкий сагиттальный срез через буккальную полость и радулу, световая микроскопия. **г.** Поперечный срез через середину радулы, световая микроскопия. **Обозначения:** *bp* – буккальные протракторы, *brm* – буккальный ретрактор, *bsph* – буккальный сфинктер, *btm* – буккальный тензор, *e* – глаз, *lom* – открыватель внешних губ, *m* – рот, *ne* – нервная система, *o* – одонтофор, *oe* – пищевод, *oep* – карман пищевода, *ol* – внешние губы, *opd* – расширитель оральной трубки, *ot* – оральная трубка, *r* – радула, *rr* – ретрактор радулы, *vbr* – вентральный буккальный протрактор.

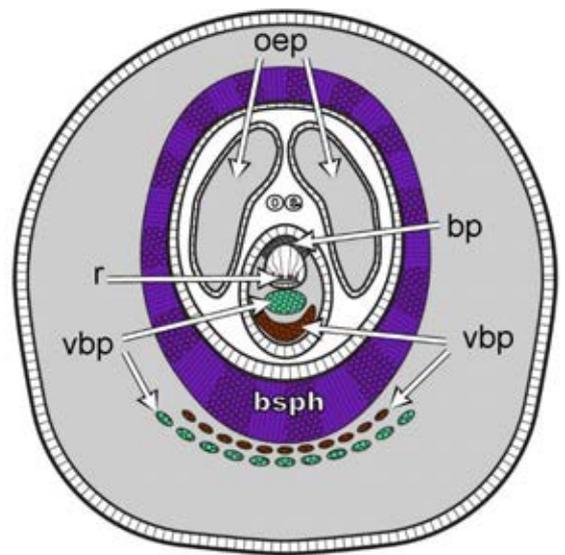
a



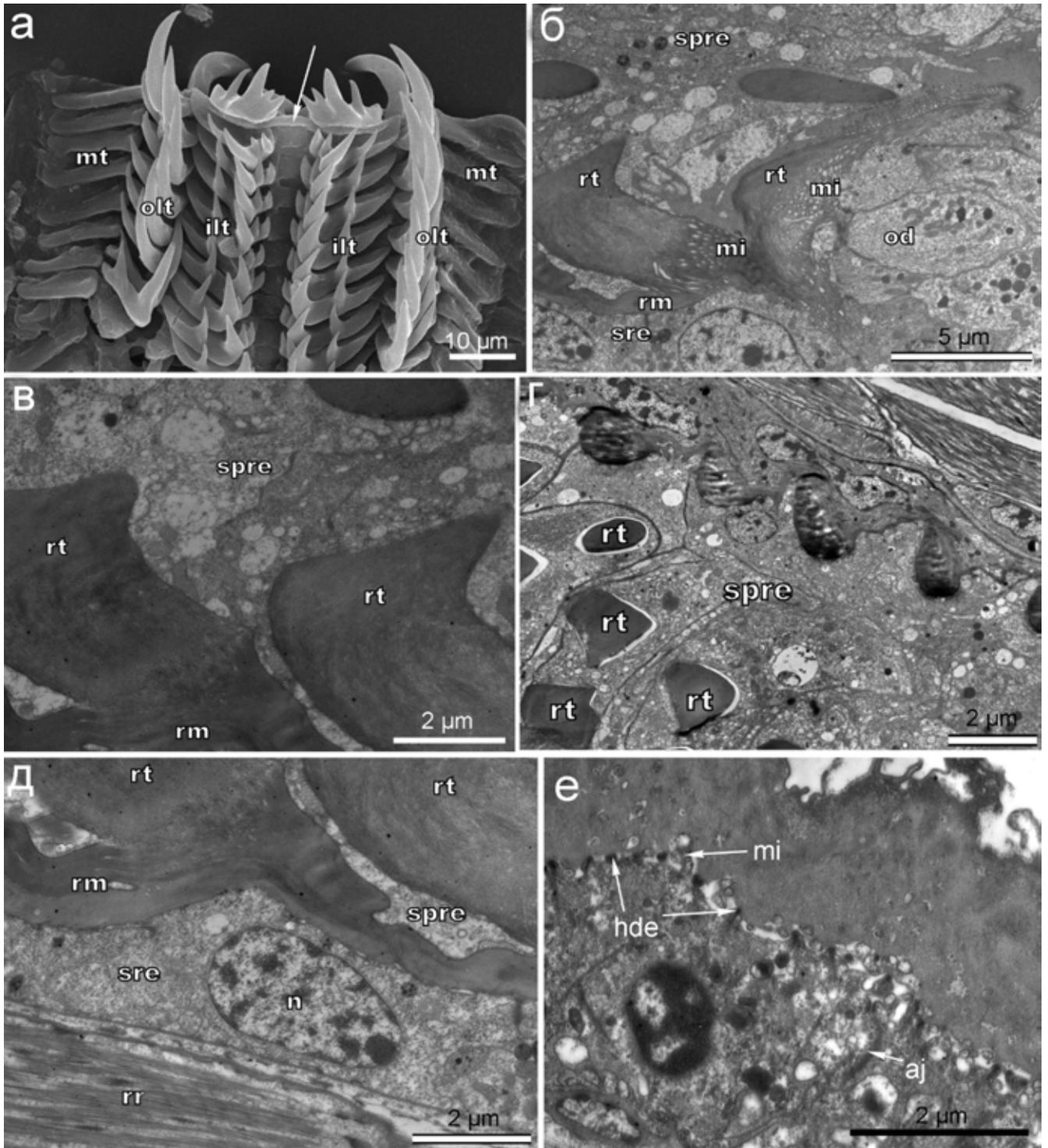
б



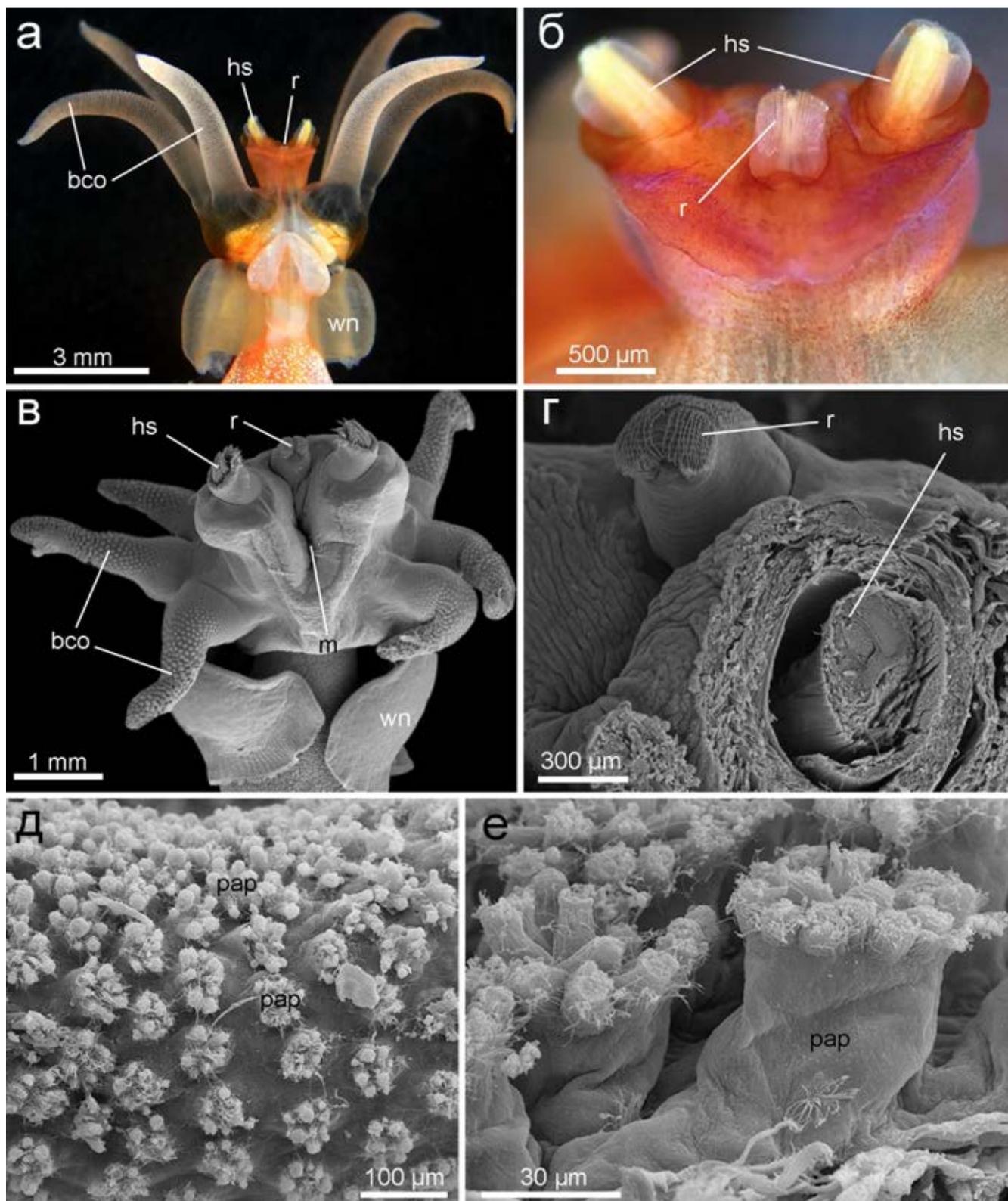
в



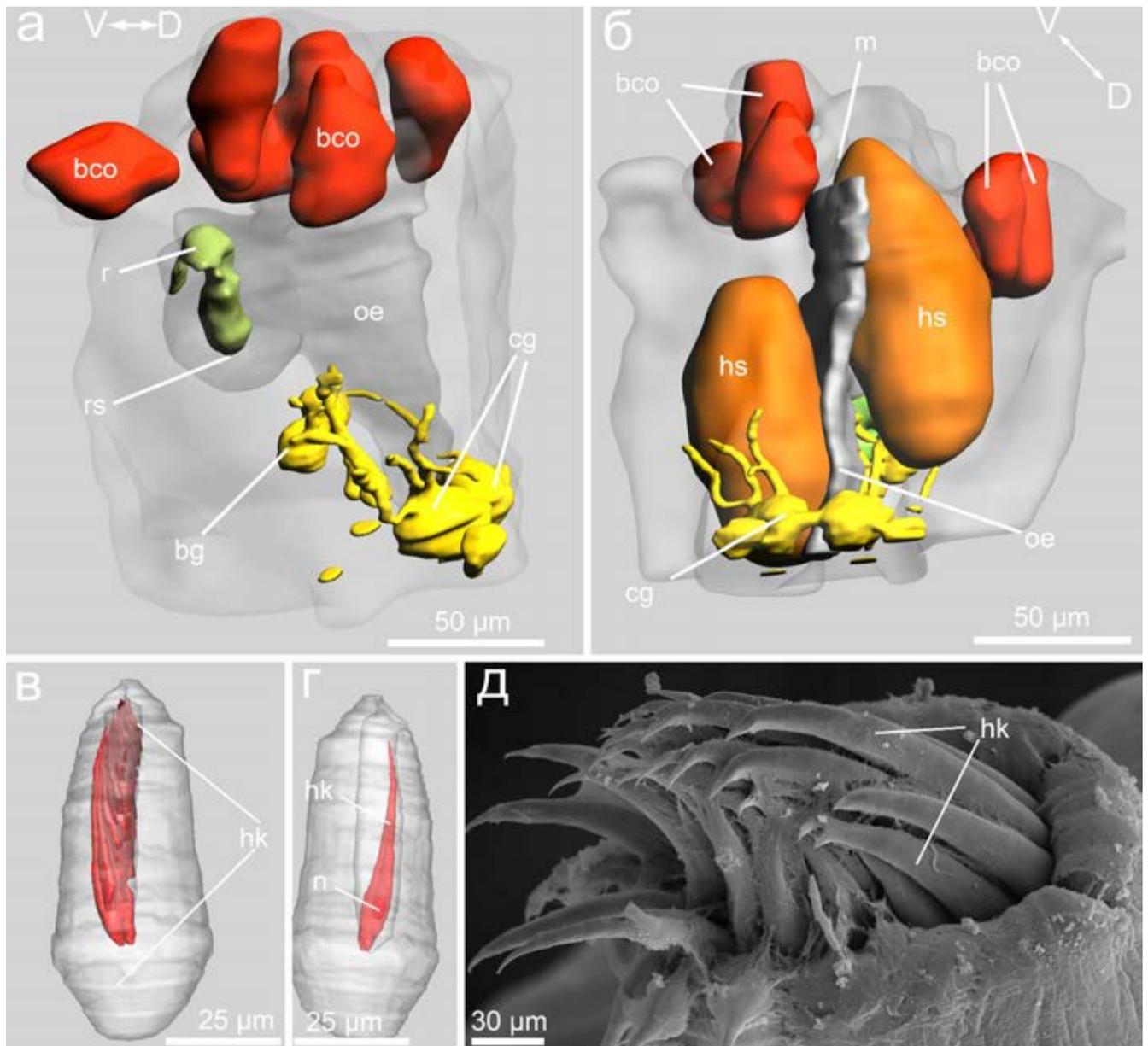
**Рисунок 3.5.37.** Схема строения буккального комплекса *Vaussiaerea elegans*. **а.** Схема сагиттального среза через головной конец. **б-в.** Поперечные срезы на разных уровнях, обозначенные на первой схеме. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *bp* – буккальные протракторы, *brm* – буккальный ретрактор, *bsph* – буккальный сфинктер, *btm* – буккальный тензор, *ot* – оральная трубка, *lom* – открыватель внешних губ, *m* – рот, *oe* – пищевод, *oep* – карман пищевода, *opd* – расширитель оральную трубки, *ot* – оральная трубка, *r* – радула, *rr* – ретрактор радулы, *vbp* – вентральный буккальный протрактор.



**Рисунок 3.5.38.** Особенности строения радулярного мешка *Vayssierea elegans*. **а.** Радула, вид сверху на рабочий край, СЭМ. Стрелкой обозначено место центрального зуба. **б.** Сагиттальный ультратонкий срез через одонтобласты. **в-г.** Особенности строения супрадулярного эпителия. **д.** Особенности строения субрадулярного эпителия. **е.** Эпителий выстилки буккальной полости. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *hde* – полудесмосомы, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *mt* – маргинальный зуб, *od* – одонтобласт, *olt* – внешний латеральный зуб, *rr* – ретрактор радулы, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий.



**Рисунок 3.5.39.** Строение буккального комплекса *Clione limacina*. **а-б.** Выдвинутый буккальный комплекс. **в.** Выдвинутый буккальный комплекс, вид сбоку, СЭМ. **г.** Продольный срез через мешок крючьев, вид на радулу сбоку. **д-е.** Детали строения буккальных конусов. **Обозначения:** *bco* – буккальный конус, *m* – рот, *pap* – папилла буккального конуса, *r* – радула, *wn* – крылья.



**Рисунок 3.5.40.** Трехмерная модель буккального комплекса *Clione limacina*, реконструированная по серии полутонких срезов. Покровы полупрозрачные. **а.** Вид сбоку. **б.** Вид с дорсальной стороны. **в-г.** Модель мешков крючьев. **д.** Верхушка мешка крючьев, СЭМ. **Обозначения:** *bco* – буккальный конус, *bg* – буккальный ганглий, *cg* – церебральный ганглий, *m* – рот, *hk* – крюк, *n* – ядро, *oe* – пищевод, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок.

**Рисунок 3.5.41.** Морфология радулы *Clione limacina*, СЭМ. **а.** Продольный срез буккального комплекса. **б-в.** Парасагитальные срезы радулы на разных уровнях. **г.** Рабочий край радулы, вид сверху. **д.** Продольный срез через латеральные зубы. **Обозначения:** *bco* – буккальный конус, *ct* – центральный зуб, *dln* – дорсальная продольная мускулатура, *dz* – зона деградации радулы, *lt* – латеральный зуб, *rm* – радулярная мембрана, *rr* – ретрактор радулы, *rs* – радулярный мешок, *vbp* – вентральный буккальный протрактор.

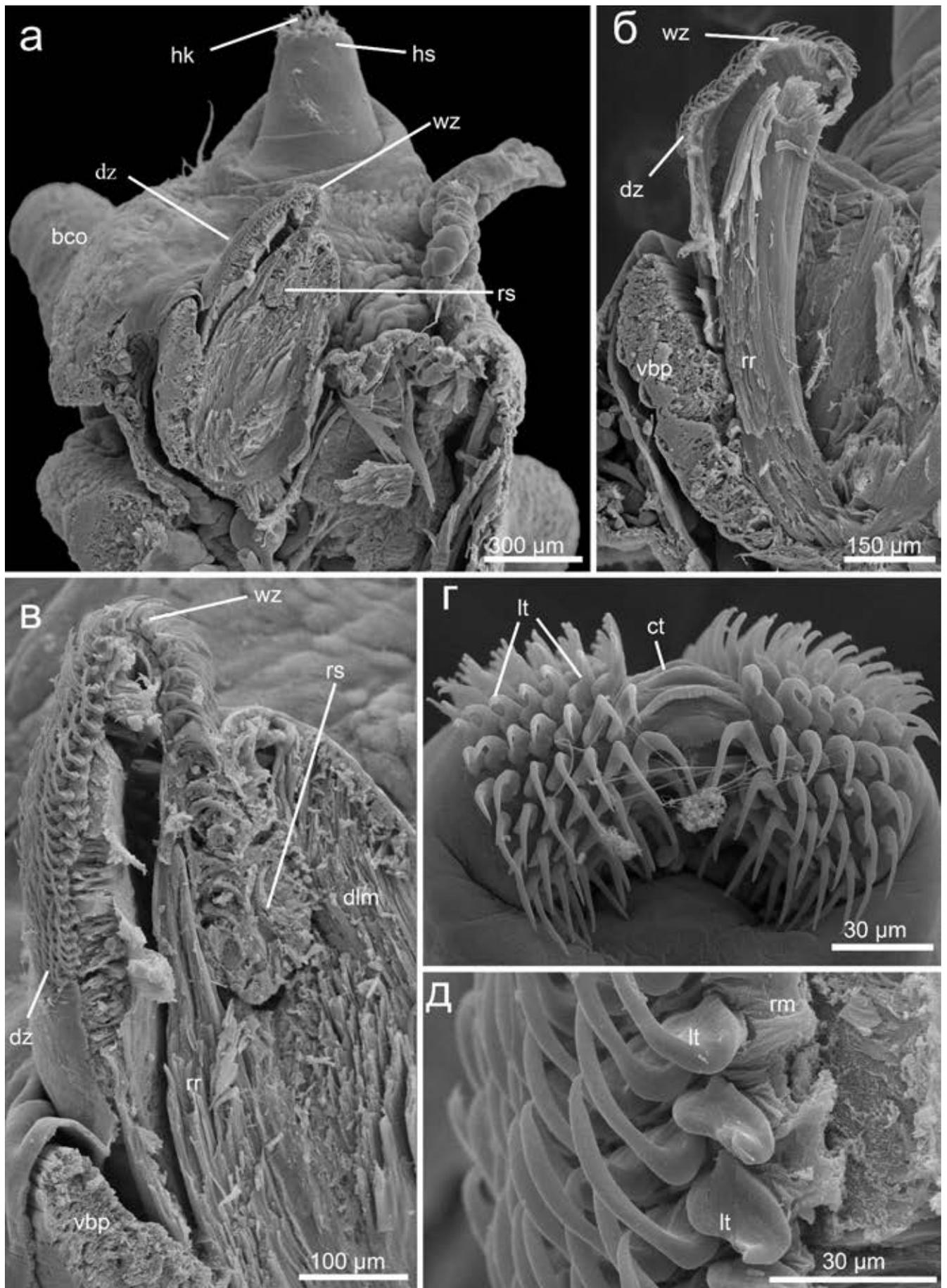
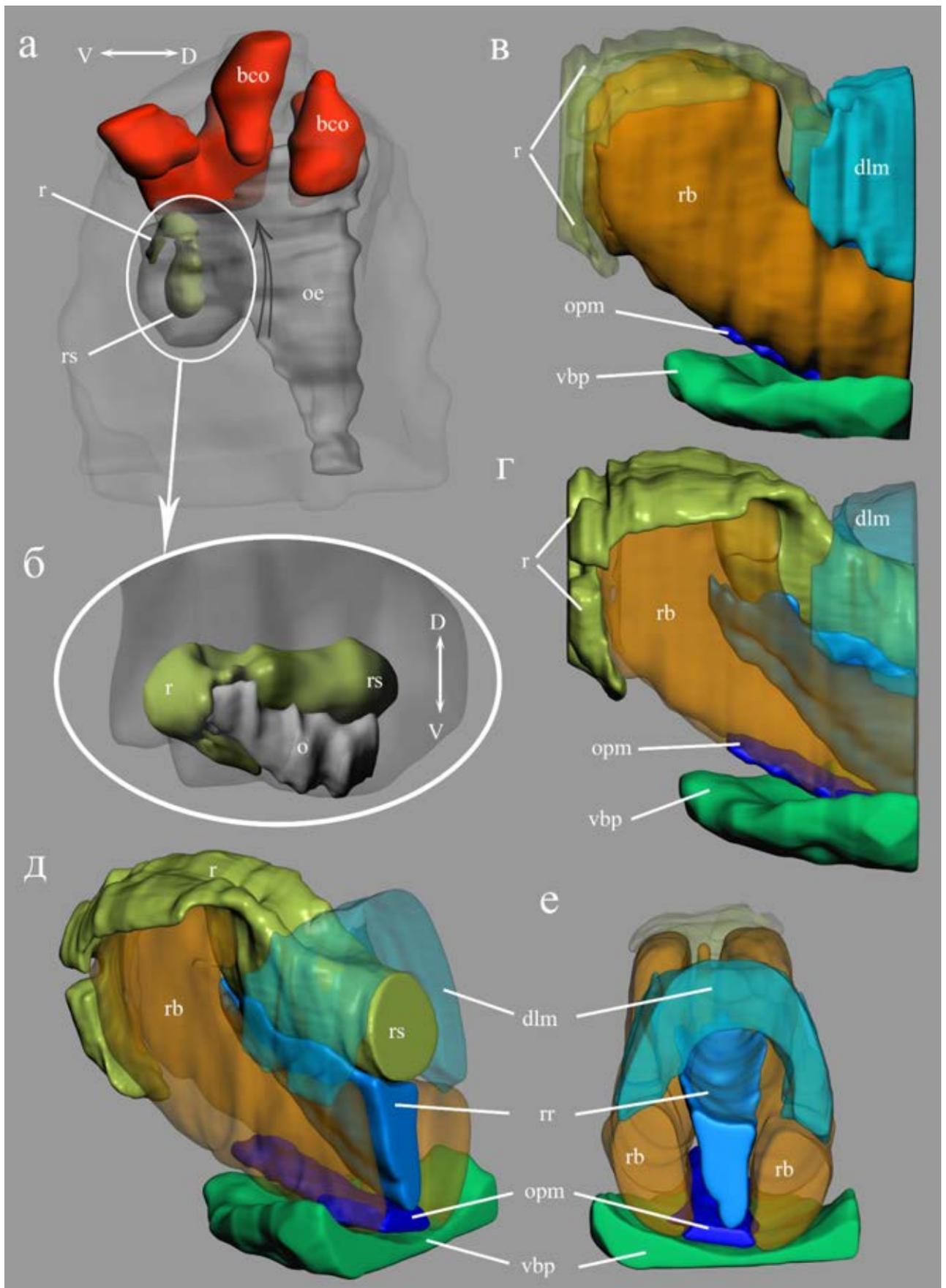


Рисунок 3.5.41. Морфология радулы *Clione limacina*, СЭМ. Подписи на предыдущей странице.



**Рисунок 3.5.42.** Модель буккального комплекса *Clione limacina*, реконструированная на основании серии полтонких срезов. Подписи на следующей странице.

**Рисунок 3.5.42.** Модель буккального комплекса *Clione limacina*, реконструированная на основании серии полтонких срезов. **а.** Общий вид головного конца, показано естественное положение радулярного аппарата. **б.** Радулярный аппарат, ориентированный горизонтально, как показано на других реконструкциях. **в.** Вид сбоку. **г.** Тот же вид, радулярные валики полупрозрачные. **д.** Разворот  $\frac{3}{4}$ . **е.** Вид со стороны зоны формирования радулы. **Обозначения:** *bco* – буккальный конус, *dln* – дорсальная продольная мускулатура, *oe* – пищевод, *opt* – протракторы одонтофора, *r* – радула, *rb* – радулярный валик, *rr* – ретрактор радулы, *rs* – радулярный мешок, *vbp* – вентральный буккальный протрактор.

**Рисунок 3.5.43.** Строение радулярного аппарата *Clione limacina*. Полутонкие поперечные срезы, световая микроскопия. **а.** Срез через радулярные валики. **б.** Срез места, где заканчивается радулярный мешок и начинается рабочий край радулы. **в.** Срез через середину радулярного мешка. **г.** Срез через зону формирования радулы. **Обозначения:** *clt* – продольные мышечные волокна радулярного валика, *ct* – центральный зуб, *ctm* – трансверсальные мышечные волокна радулярного валика, *dln* – дорсальная продольная мускулатура, *lt* – латеральный зуб, *opt* – протракторы одонтофора, *rb* – радулярный валик, *rr* – ретрактор радулы, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *vbp* – вентральный буккальный протрактор.

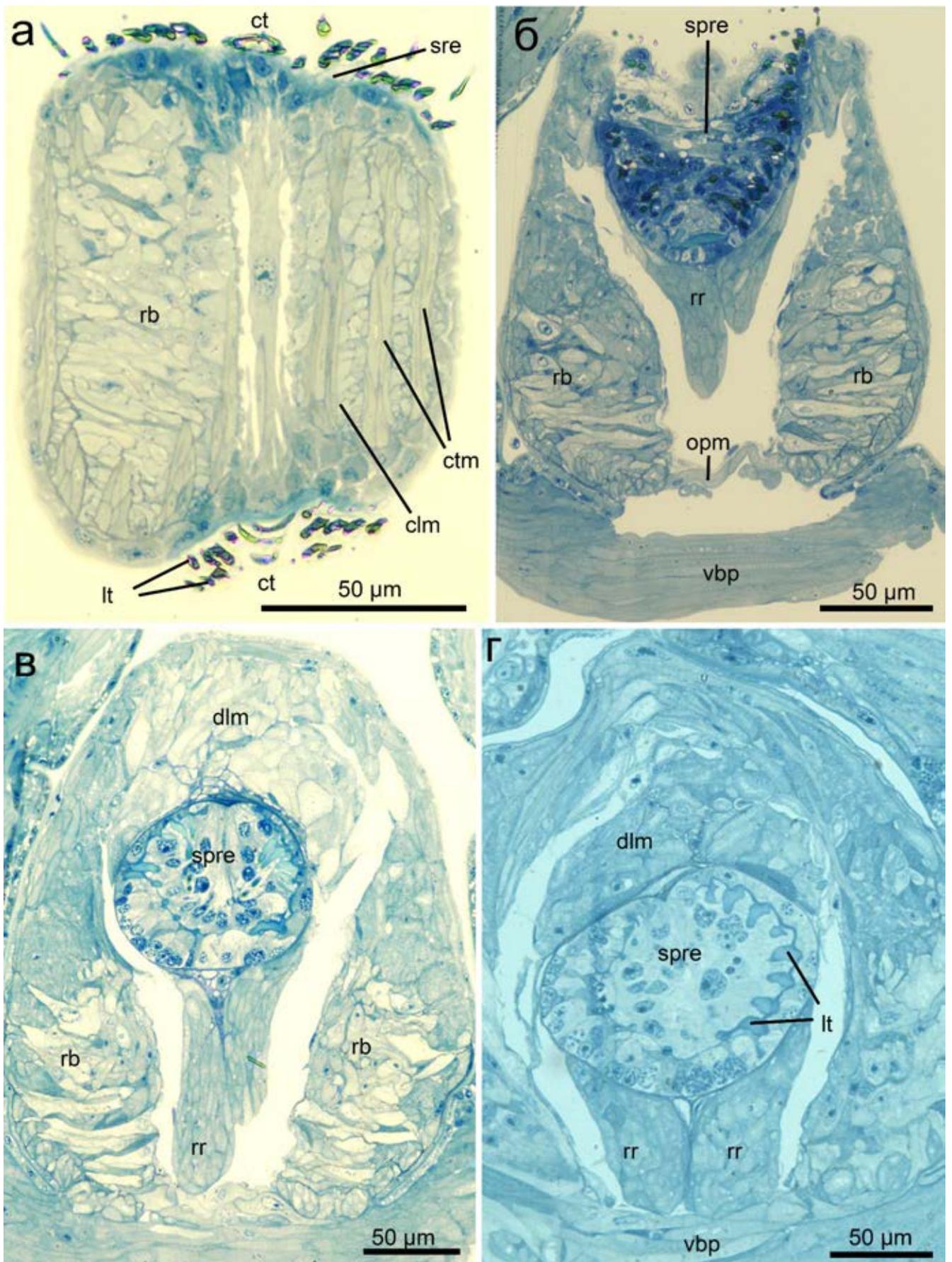
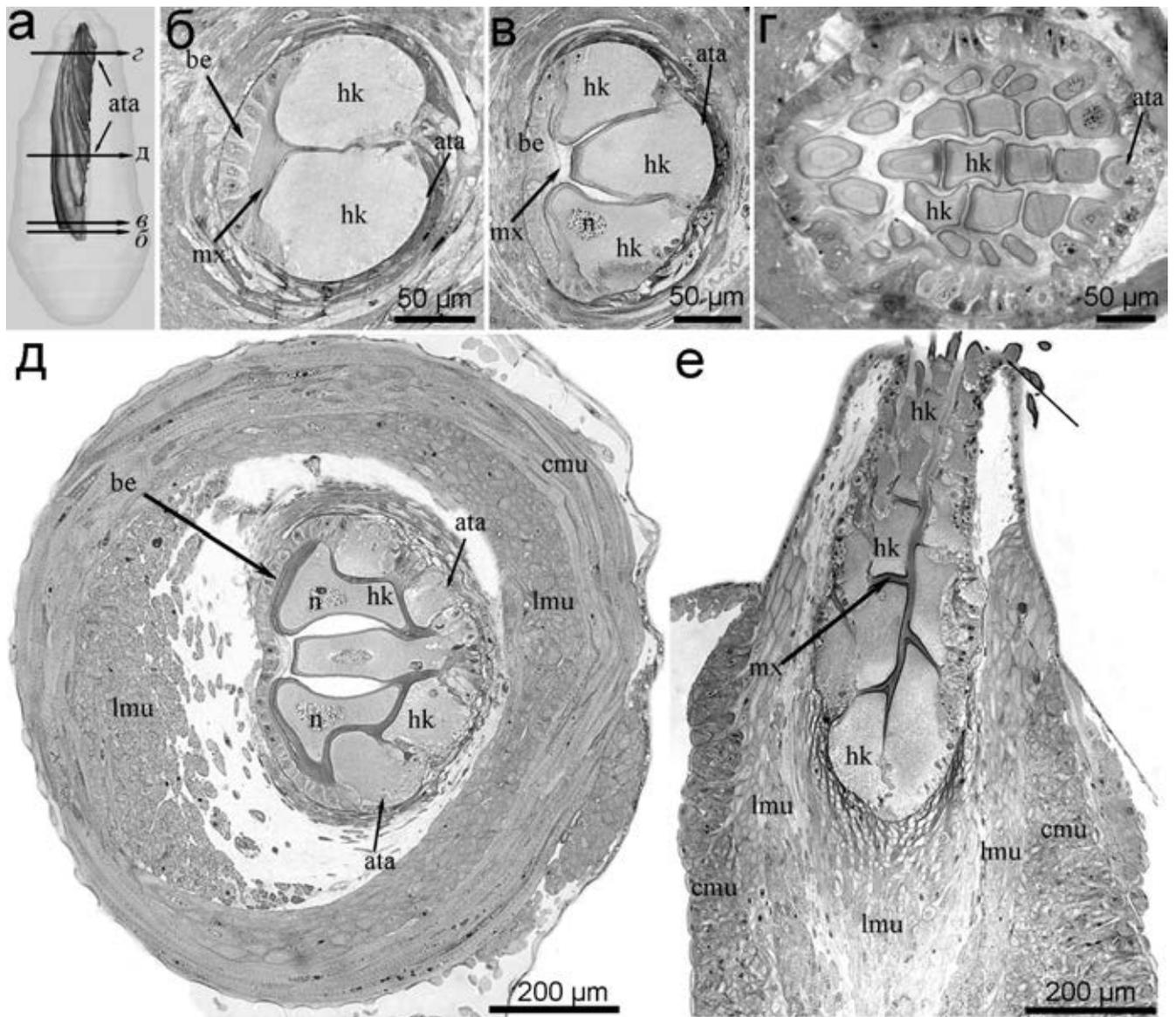
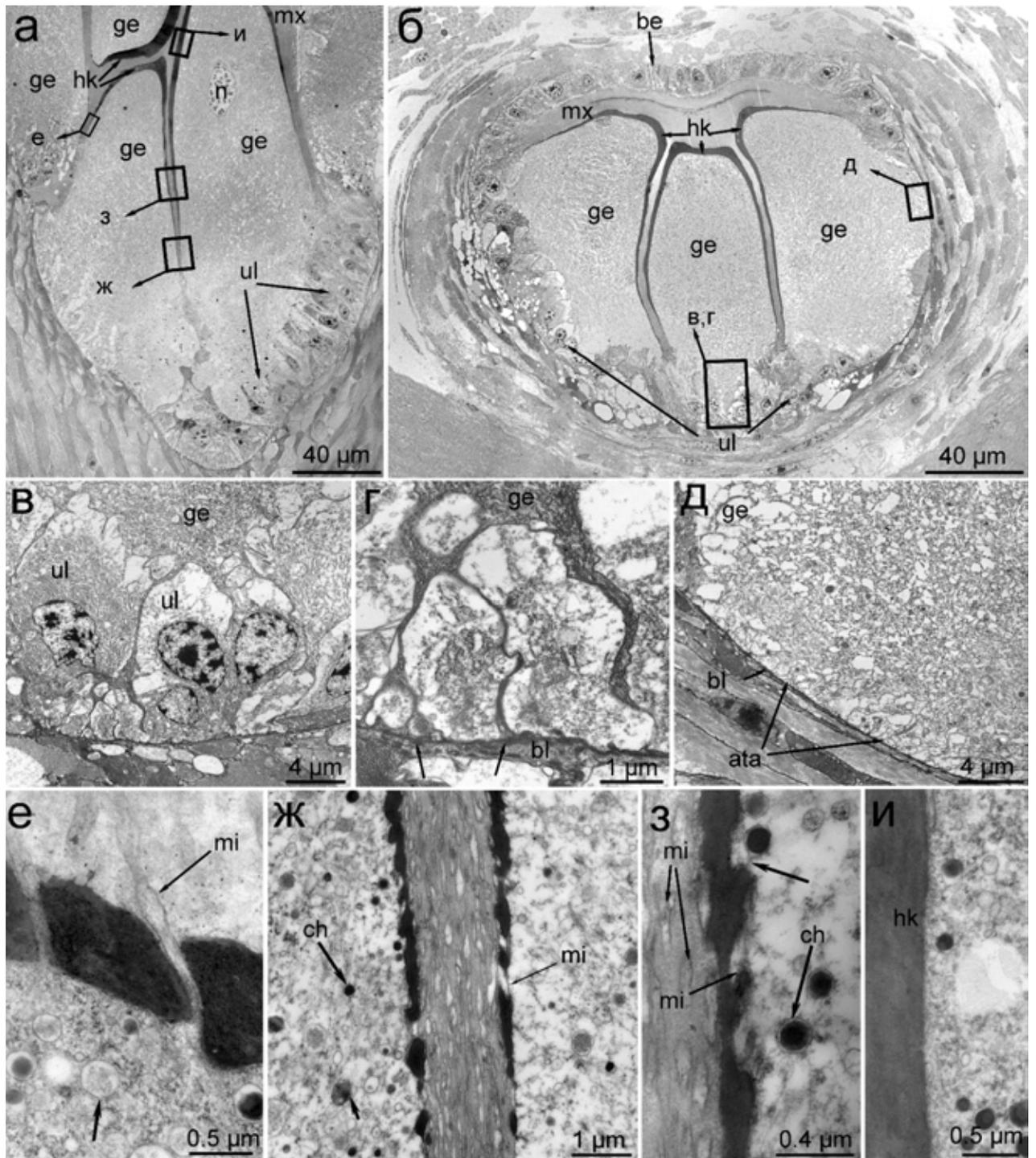


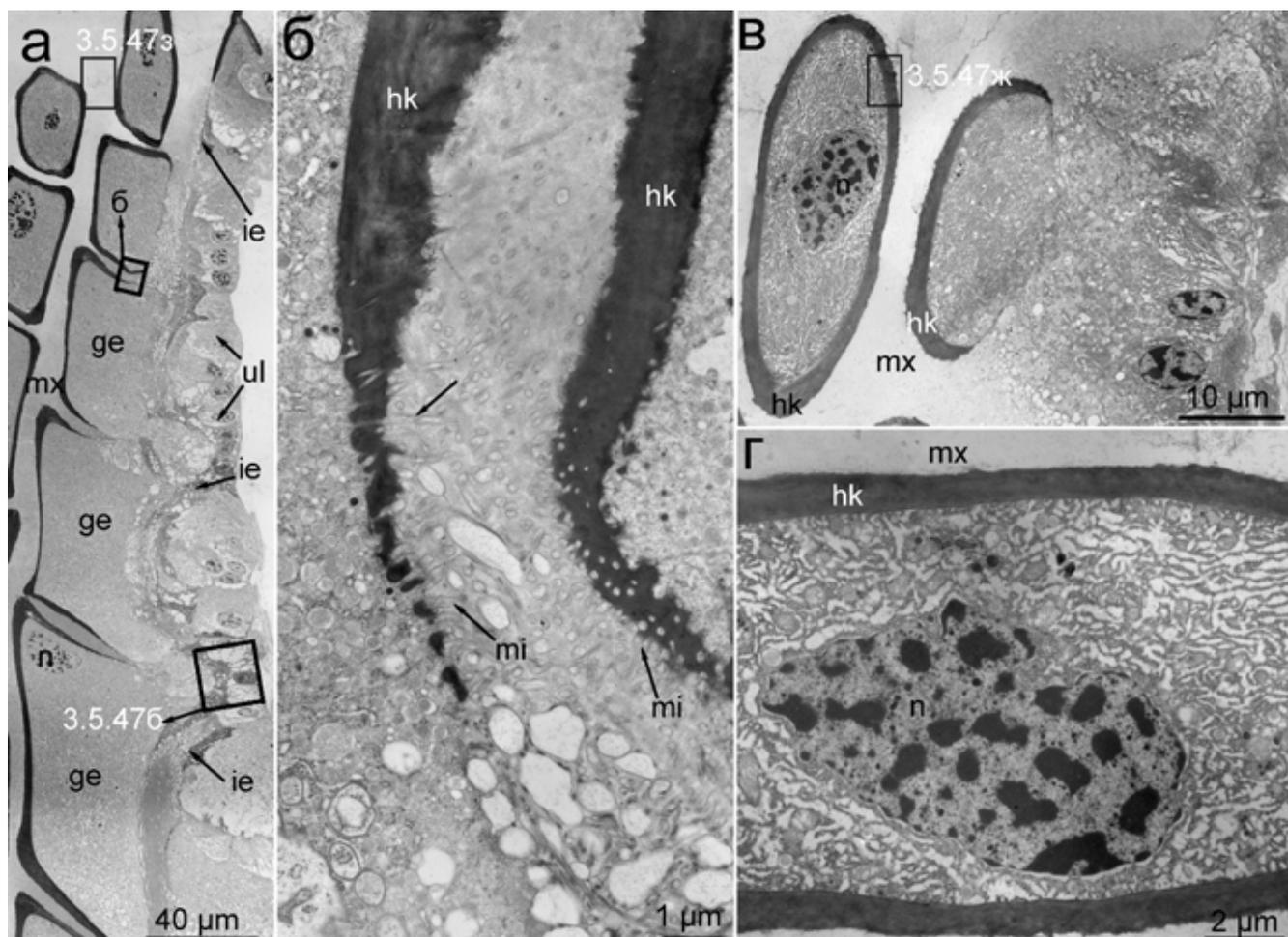
Рисунок 3.5.43. Строение радулярного аппарата *Clione limacina*. Подписи на предыдущей странице.



**Рисунок 3.5.44.** Общая морфология мешка крючьев *Clione limacina*, световая микроскопия. **а.** Трехмерная модель мешка крючьев, на которой отмечены места полутонких срезов. **б–д.** Поперечные полутонкие срезы через мешок крючьев на разных уровнях. **б.** Дно мешка – формирование двух крючьев. **в.** Формирование трех крючьев. **г.** Апикальная часть мешка – количество крючьев достигает 27. **д.** Середина мешка; крупные крючья, основание которых находится на дне мешка, прилегают к противоположной стороне от зоны формирования крючьев. **е.** Парасагитальный срез мешка крючьев. Самые мелкие крючья формируются около отверстия мешка (показано стрелкой). Продольная мускулатура прилегает к внутренней части мешка, кольцевая мускулатура расположена на внешней стороне. **Обозначения:** *ata* – основание гнатобластов, прилегающее к базальной мембране, *be* – буккальный эпителий, *cmu* – кольцевая мускулатура, *hk* – крюк, *lmu* – продольные мышцы, *mx* – матрикс мешка крючьев.

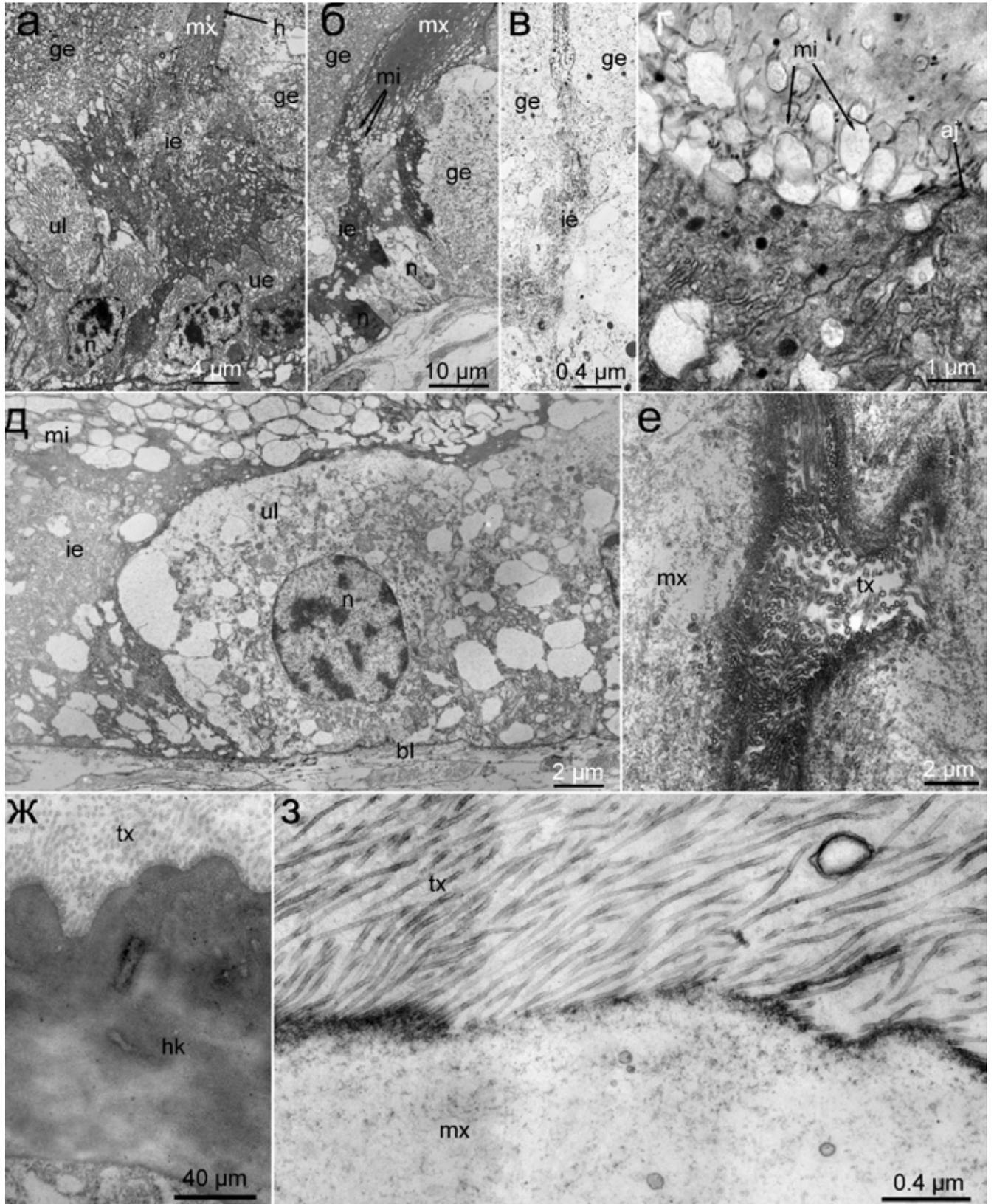


**Рисунок 3.5.45.** Ультратонкое строение крючков и буккального эпителия мешка *Clione limacina*, ТЕМ. **а.** Парасагиттальный срез через два базальных крючка. Квадратами обозначены микрофотографии, сделанные на большем увеличении. **б.** Поперечный срез через основание мешка. **в.** Поперечный срез через цитоплазматические отростки клетки гнатозэпителия. **г.** Увеличенный участок отростков клетки гнатозэпителия. Цитоплазматические отростки прикрепляются полудесмосомами к базальной мембране (указано стрелками). **д.** Поперечный срез через место прикрепления клетки гнатозэпителия. **е–и.** Строение самого крупного крючка на разных уровнях. **е.** Продольный срез через основание крючка. Микровилли отмечены стрелкой. **ж–з.** Поперечный срез через два соседних крючка. **и.** Поперечный срез через центр крючка. **Обозначения:** *ata* – основание гнатобластов, прилегающее, к базальной мембране, *be* – буккальный эпителий, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *ge* – гнатозэпителий, *mi* – микровилли, *ul* – клетки, подстилающие крючок.

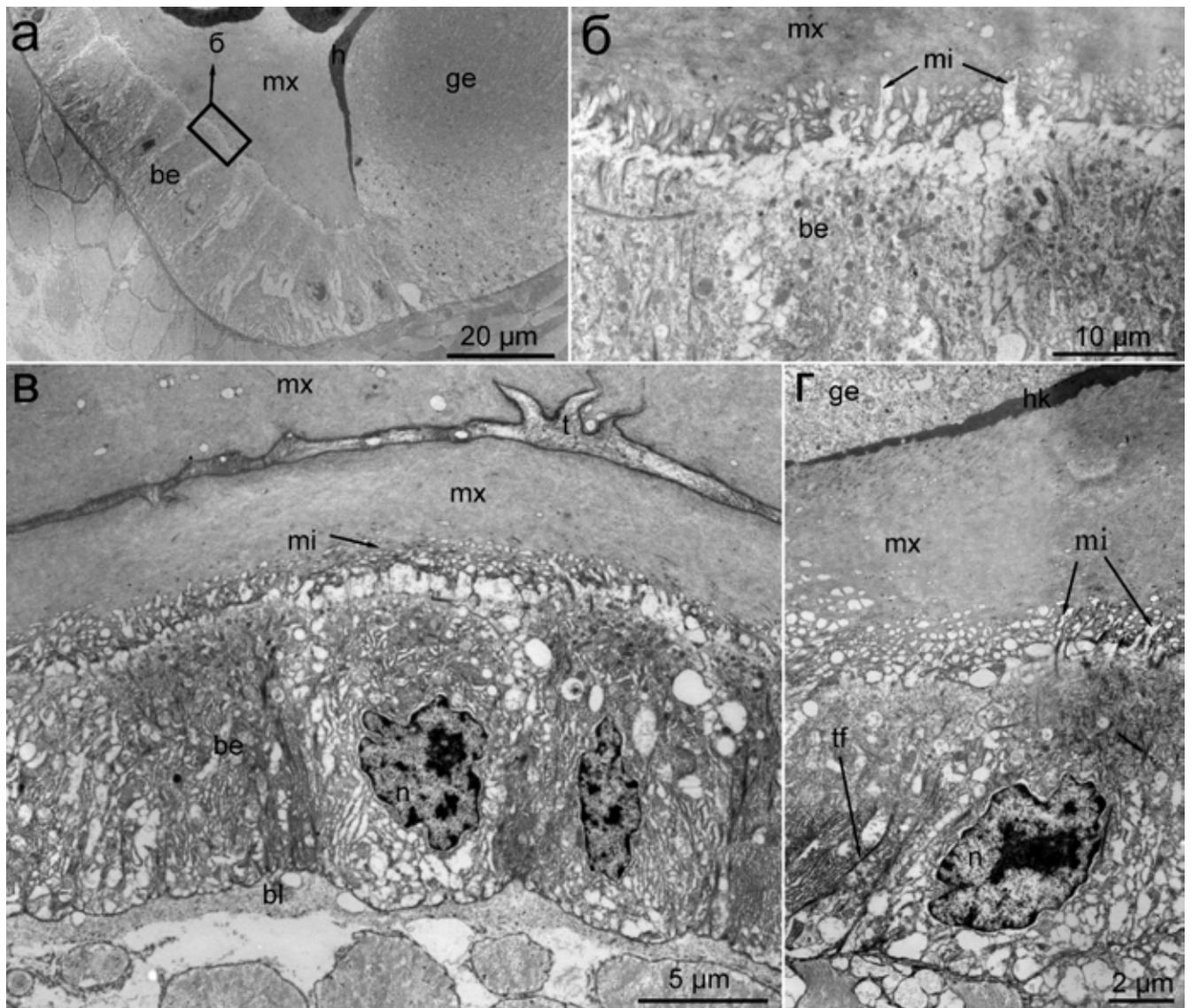


**Рисунок 3.5.46.** Ультратонкое строение крючьев *Clione limacina*, ТЕМ. Парасагиттальная серия. **а.** Срез через латеральную поверхность мешка. Клетки эпителия можно разделить на гнатоэпителий (*ge*), подстилающие (*ul*), вставочные (*il*). Квадратами обозначены микрофотографии, сделанные на большем увеличении. **б.** Срез через основание двух соседних крючьев. **в.** Срез через самые молодые крючья. Матрикс мешка заполняет все пространство между крючьями. **г.** Самый мелкий крюк. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *ge* – гнатоэпителий, *hk* – крюк, *ie* – клетки, расположенные между клетками гнатоэпителия, *mi* – микровилли, *mub* – мышечный бульбус, *mx* – матрикс мешка крючьев, *n* – ядро, *ul* – клетки, подстилающие крючок.

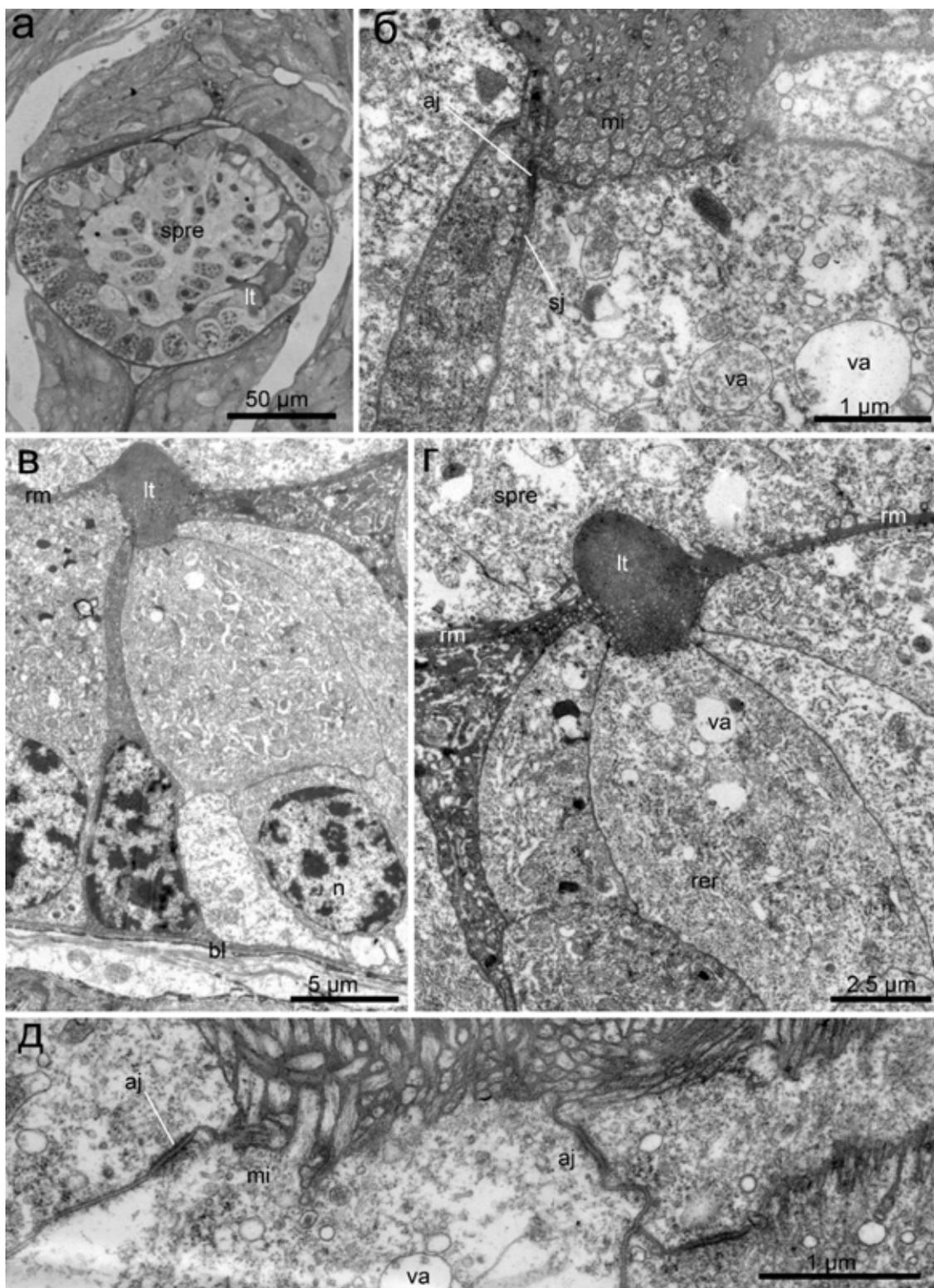
**Рисунок 3.5.47.** Ультратонкое строение мешка крючьев *Clione limacina*, ТЕМ. **а.** Поперечный срез через эпителий, расположенный между двумя клетками гнатоэпителия. Вставочная клетка имеет более электронно-плотную цитоплазму и меандрирующие границы. **б.** Парасагиттальный срез через эпителий, расположенный между двумя клетками гнатоэпителия более молодых крючьев. **в.** Поперечный срез через вставочную клетку, расположенную между двумя клетками гнатоэпителия. **г.** Микровилли вставочной клетки. **д.** Поперечный срез через клетки подстилающего эпителия, которые лишены микровиллей. **е.** Матрикс на дне мешка, поперечный срез. Однородный матрикс с небольшим количеством включений. **ж.** Парасагиттальный срез через мелкий крюк в зоне неоднородного матрикса. **з.** Парасагиттальный срез через границу аморфного матрикса. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ge* – гнатоэпителий, *hk* – крюк, *ie* – клетки, расположенные между клетками гнатоэпителия, *mi* – микровилли, *mx* – матрикс мешка крючьев, *n* – ядро, *tx* – матрикс, оформленный в трубочки, *ul* – клетки, подстилающие крючок.



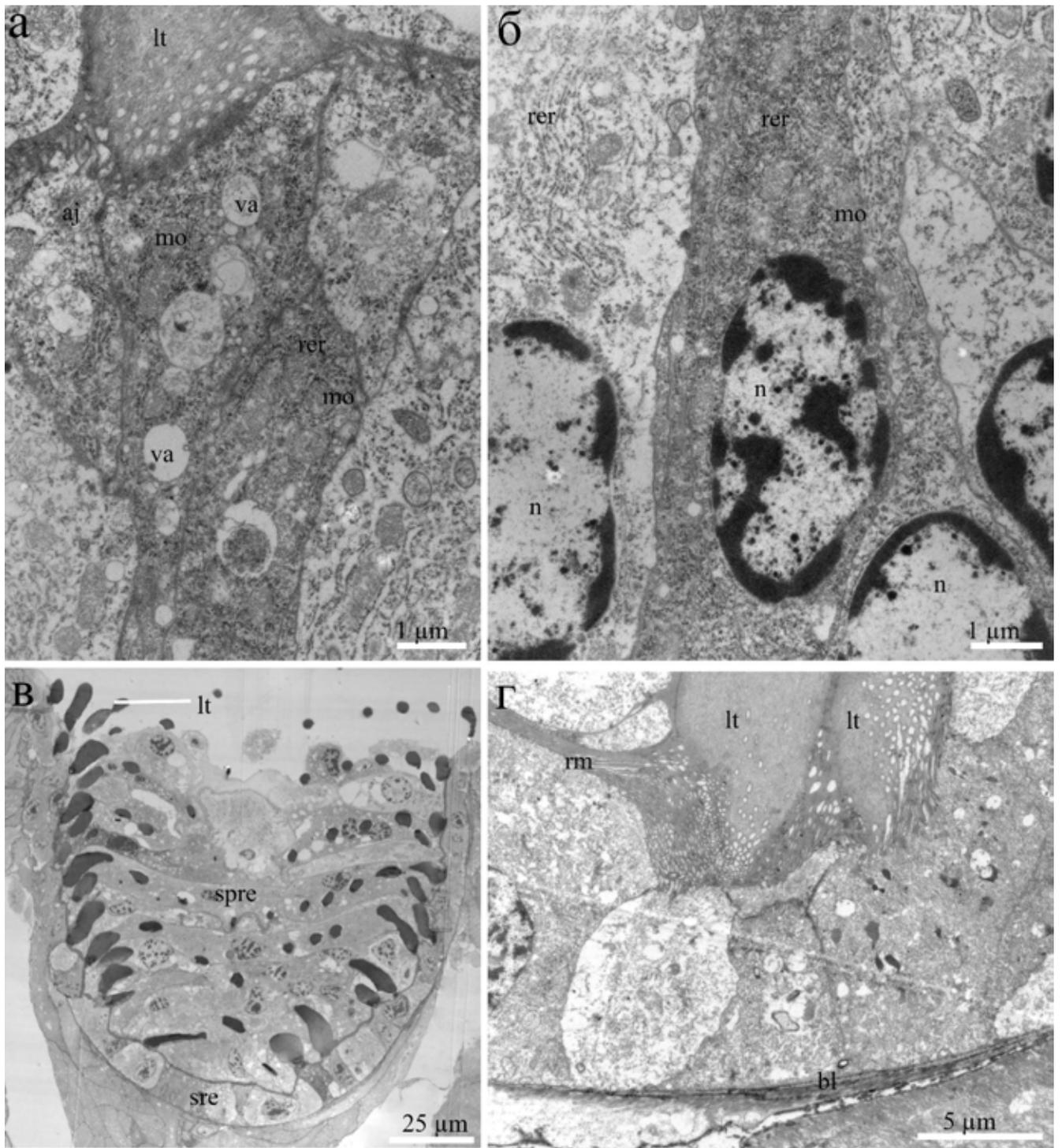
**Рисунок 3.5.47.** Тонкое строение эпителия мешка крючьев *Clione limacina*. Подписи на предыдущей странице.



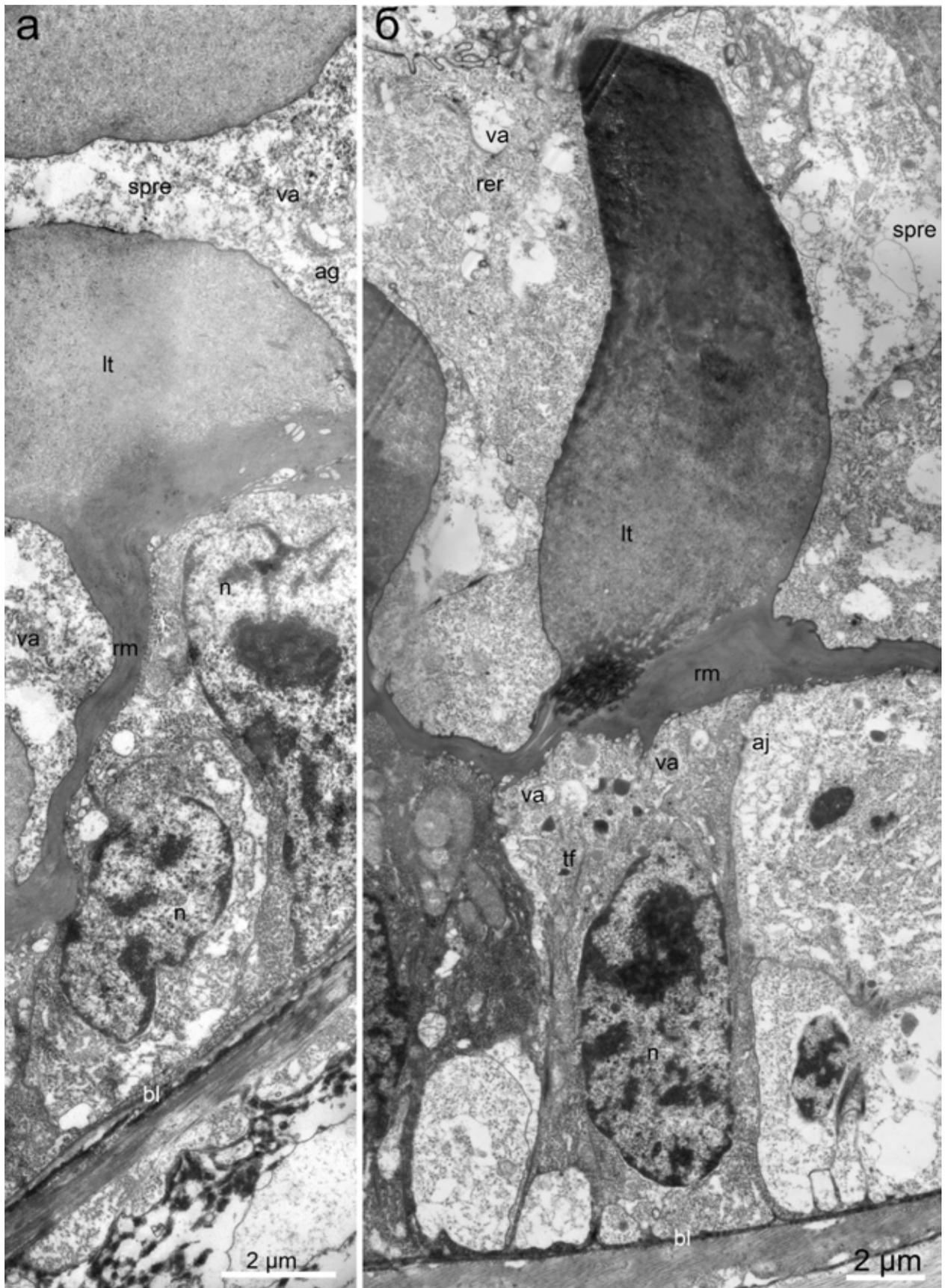
**Рисунок 3.5.48.** Ультратонкое строение эпителия мешка крючьев *Clione limacina*, ТЕМ. **а.** Парасагиттальный срез через основание крюка и буккальный эпителий. **б.** Парасагиттальный срез через апикальную часть буккального эпителия. **в.** Поперечный срез через основание мешка напротив трех первых крючьев. Однородный матрикс переходит в неоднородный, образованный трубочками. **г.** Парасагиттальный срез через буккальный эпителий. Эпителий содержит тонофиламенты, хаотично расположенные в апикальной части клеток. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *ge* – гнатозпителий, *hk* – крюк, *mi* – микровилли, *mx* – матрикс мешка крючьев, *n* – ядро, *tf* – тонофиламенты, *tx* – матрикс, оформленный в трубочки.



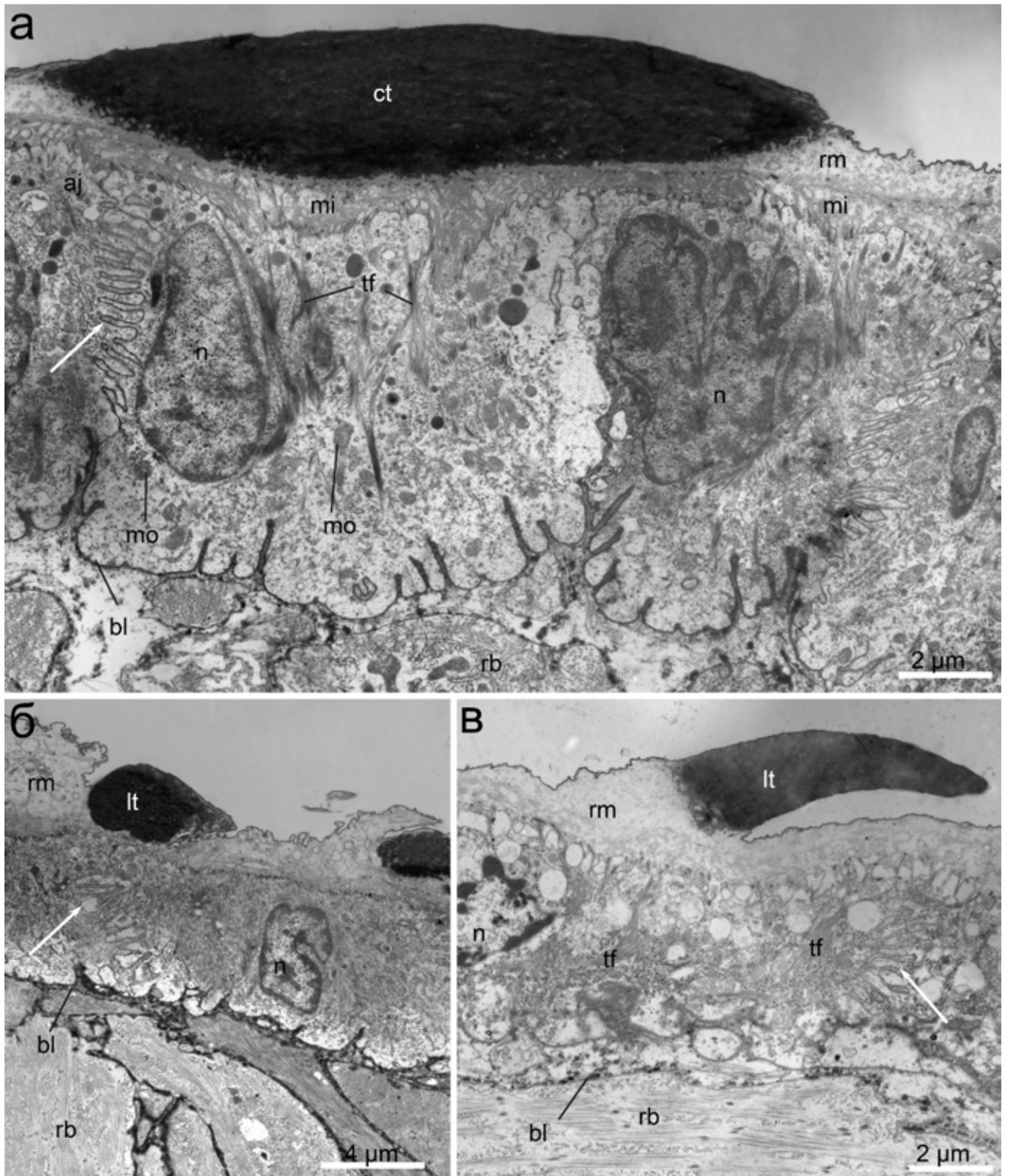
**Рисунок 3.5.49.** Ультраструктура зоны формирования радулы *Clione limacina*, ТЭМ, поперечный срез. **а.** Общий вид зоны формирования. Зубы расположены по периметру радулярного мешка. Складка супрарадулярного эпителия заполняет внутреннее пространство радулярного мешка. **б.** Апикальная часть одонтобластов с микровиллями, пронизывающими новый зуб. **в.** Одонтобласты с электронно-прозрачной цитоплазмой. **г.** Апикальная часть одонтобластов. Один зуб синтезируется несколькими клетками. **д.** Детали апикальной части одонтобласта. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *sj* – септированный контакт, *spre* – супрарадулярный эпителий, *va* – вакуоль.



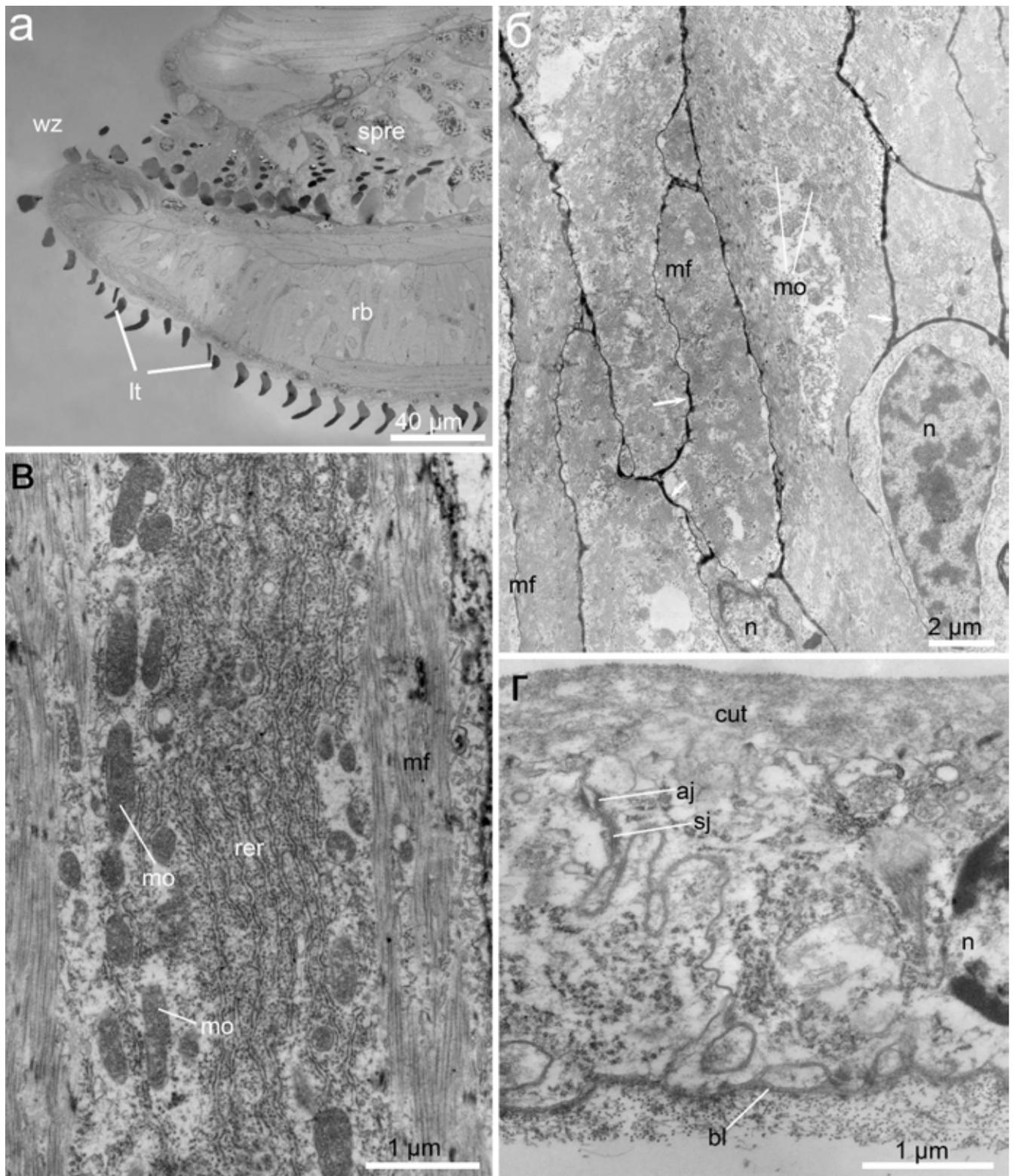
**Рисунок 3.5.50.** Ультраструктура эпителия радулярного мешка *Clione limacina*, ТЭМ, фронтальный срез. **а.** Апикальная часть субрадулярного эпителия. **б.** Средняя часть субрадулярного эпителия. **в.** Общий вид переднего конца радулярного мешка. **г.** Срез через субрадулярный эпителий, зубы и радулярную мембрану. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *va* – вакуоль.



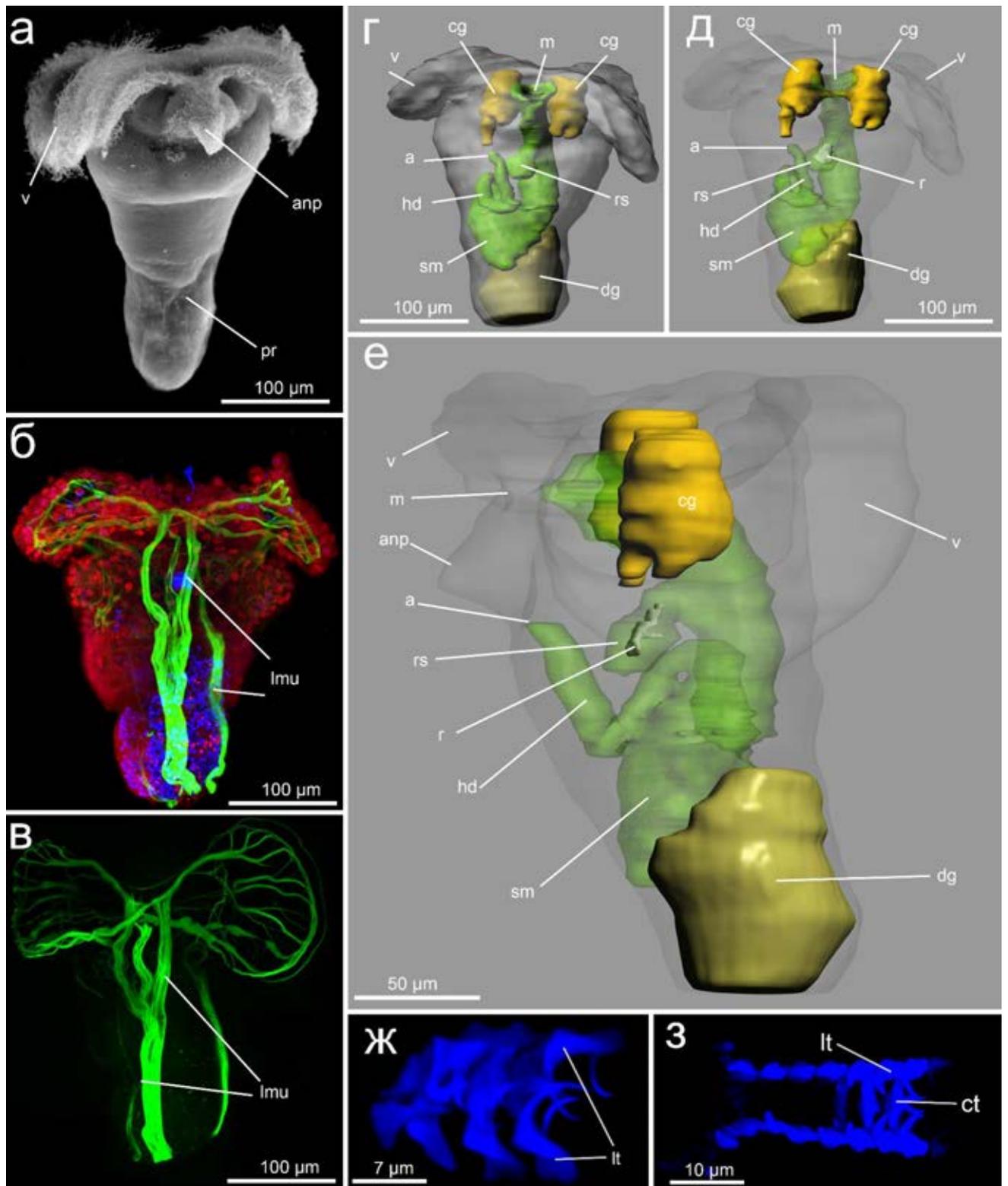
**Рисунок 3.5.51.** Ультраструктура зрелых зубов радулы и мембраны *Clione limacina*, ТЭМ, продольный срез. **а-б.** Зубы, прикрепленные к мембране. Клетки субрадулярного эпителия вытянутые с крупными ядрами. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *lt* – латеральный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *tf* – тонофиламенты, *va* – вакуоль.



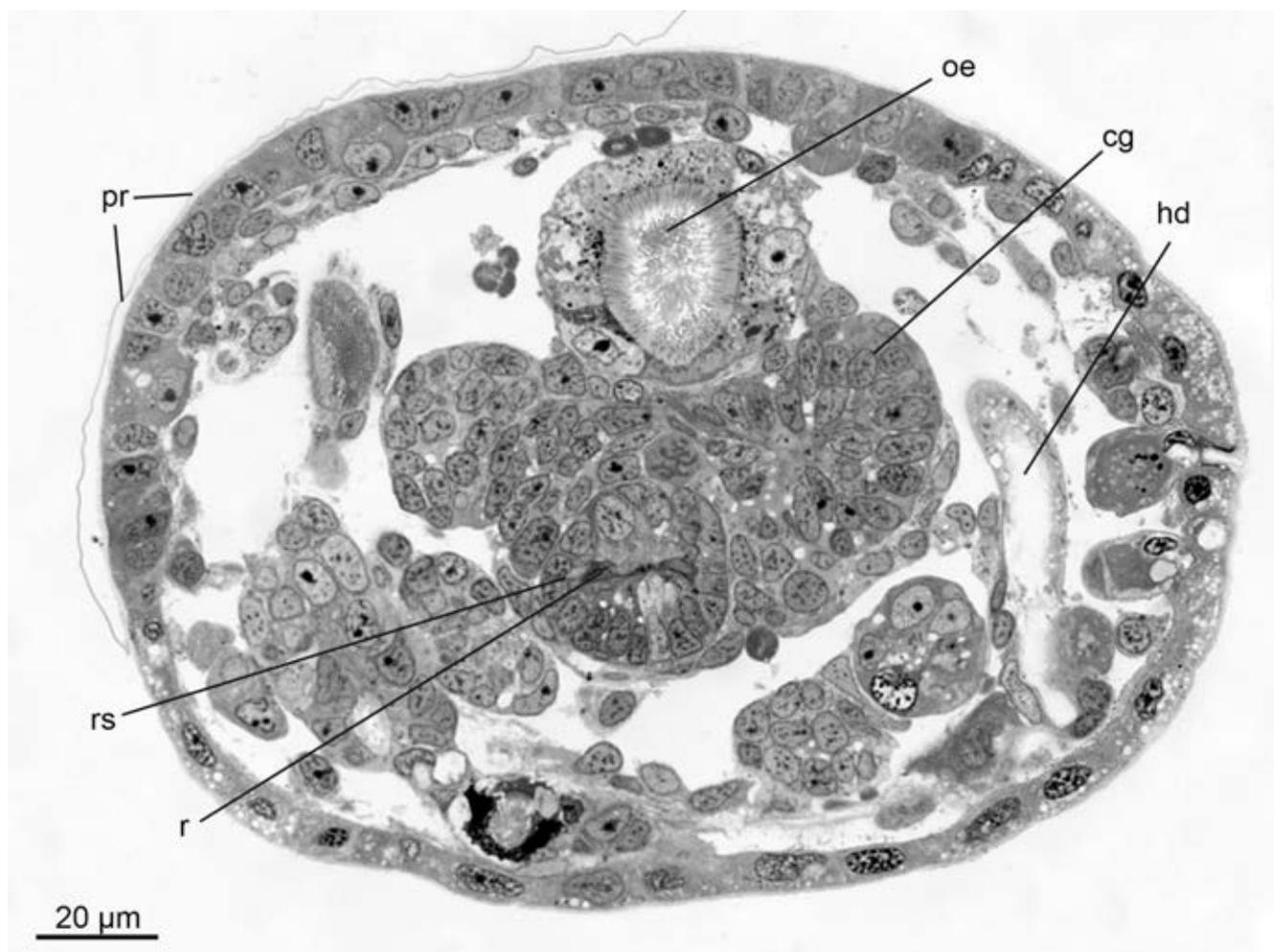
**Рисунок 3.5.52.** Ультраструктура рабочей зоны *Clione limacina*, ТЭМ. **а.** Поперечный срез через субрадулярный эпителий и центральный зуб. Клетки субрадулярного эпителия содержат пучки тонофиламентов. Контакты между клетками обеспечиваются плотными контактами и цитоплазматическими инвагинациями (стрелки). **б.** Продольный срез через латеральные зубы; мышцы радулярного валика соединены с субрадулярным эпителием. **в.** Продольный срез через латеральный зуб. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rb* – радулярный валик, *rm* – радулярная мембрана, *tf* – тонофиламенты.



**Рисунок 3.5.53.** Ультраструктура радулярных валиков *Clione limacina*, ТЭМ. **а.** Продольный срез рабочей зоны радулы с радулярным валиком. **б.** Ультраструктура радулярного валика. **в.** Мышечные волокна валика на большем увеличении, стрелками обозначены контакты. **г.** Продольный срез через буккальный эпителий после зоны деградации. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *cut* – кутикула, *lt* – латеральный зуб, *mf* – миофиламенты, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *n* – ядро, *rb* – радулярный валик, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *sj* – септированный контакт, *tf* – тонофиламенты.

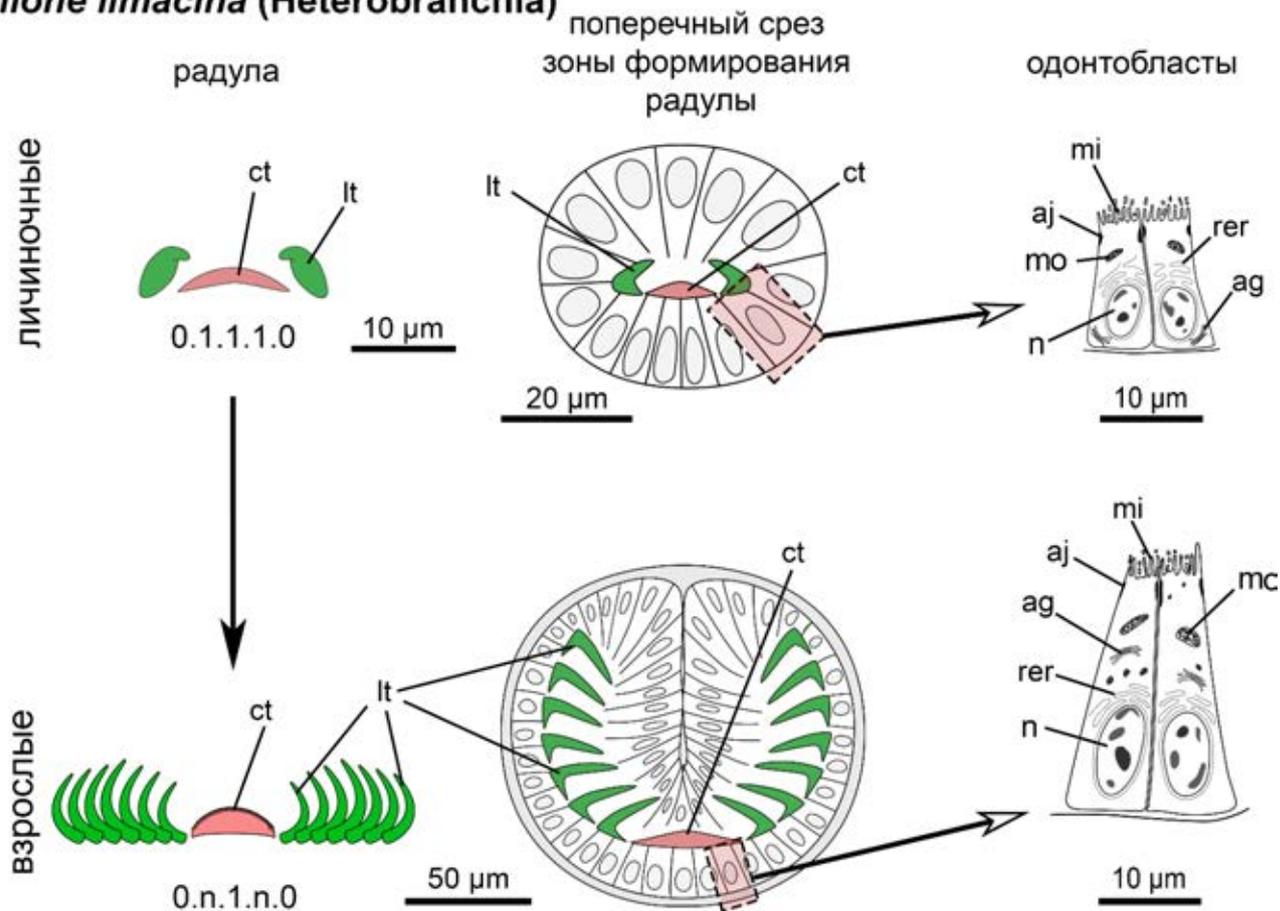


**Рисунок 3.5.54.** Строение велигера *Clione limacina*. **а.** Вид со стороны анальной папиллы, СЭМ. **б-в.** Тот же ракурс, зеленый – мускулатура, покрашенная фаллоидином; красный – ядра; синий – неполимеризованный хитин, КЛСМ. **г-е.** Трехмерная модель личинки, реконструированная по серии полутонких срезов велигера. **г-д.** Тот же ракурс, что и на рисунке (а). **е.** Вид сбоку. **ж.** Радула велигера, порашенного на неполимеризованный хитин, КЛСМ. **з.** Радула политрохной личинки, КЛСМ. **Обозначения:** *a* – анус, *anp* – анальная папилла, *cg* – церебральный ганглий, *ct* – центральный зуб, *dg* – пищеварительная железа, *hd* – задняя кишка, *lmu* – ларвальные мышцы, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *sm* – желудок, *v* – велум.

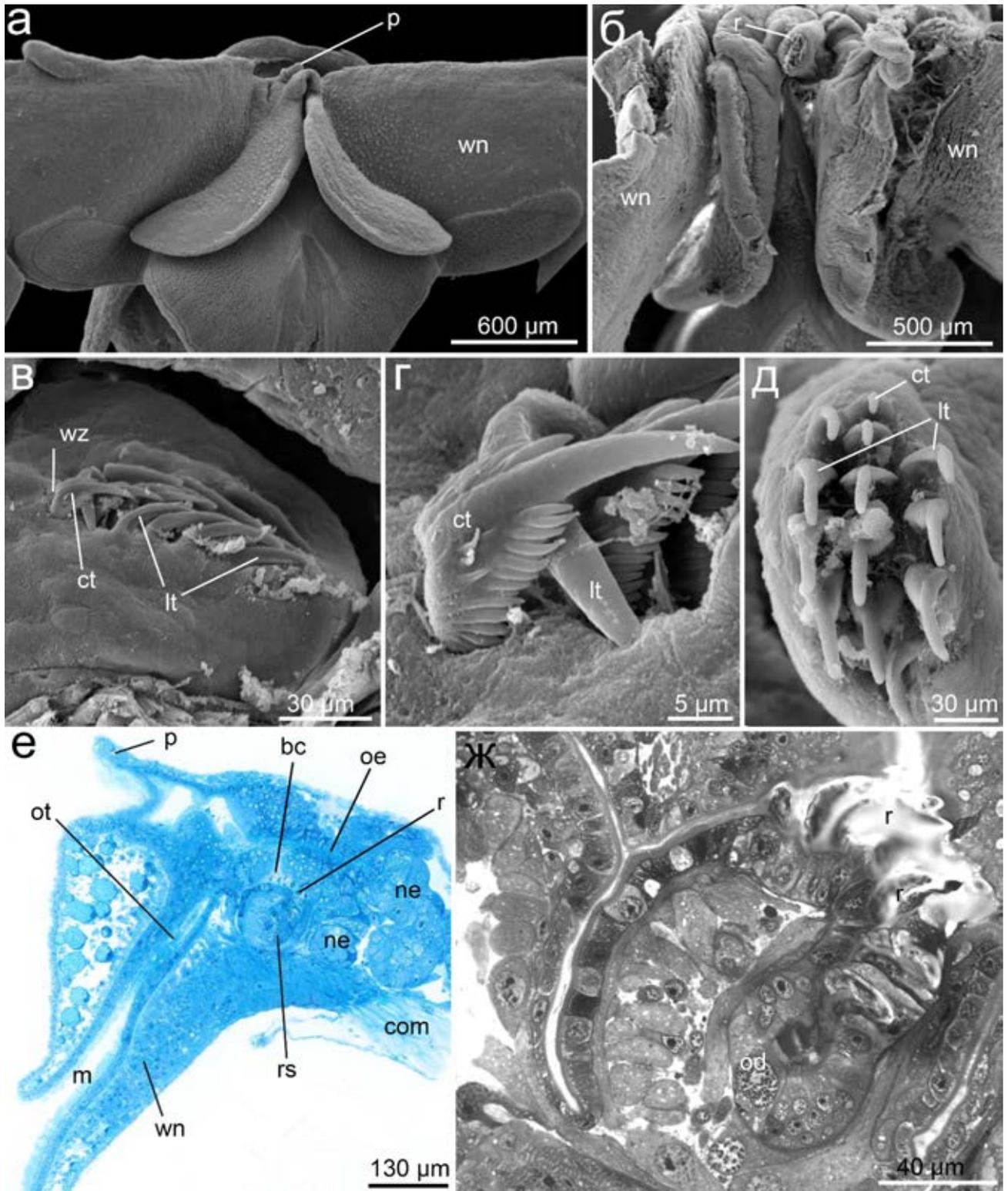


**Рисунок 3.5.55.** Поперечный полутонкий срез радулярного мешка велигера *Clione limacina*.  
**Обозначения:** *cg* – церебральный ганглий, *hd* – задняя кишка, *oe* – пищевод, *pr* – протоконх, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок.

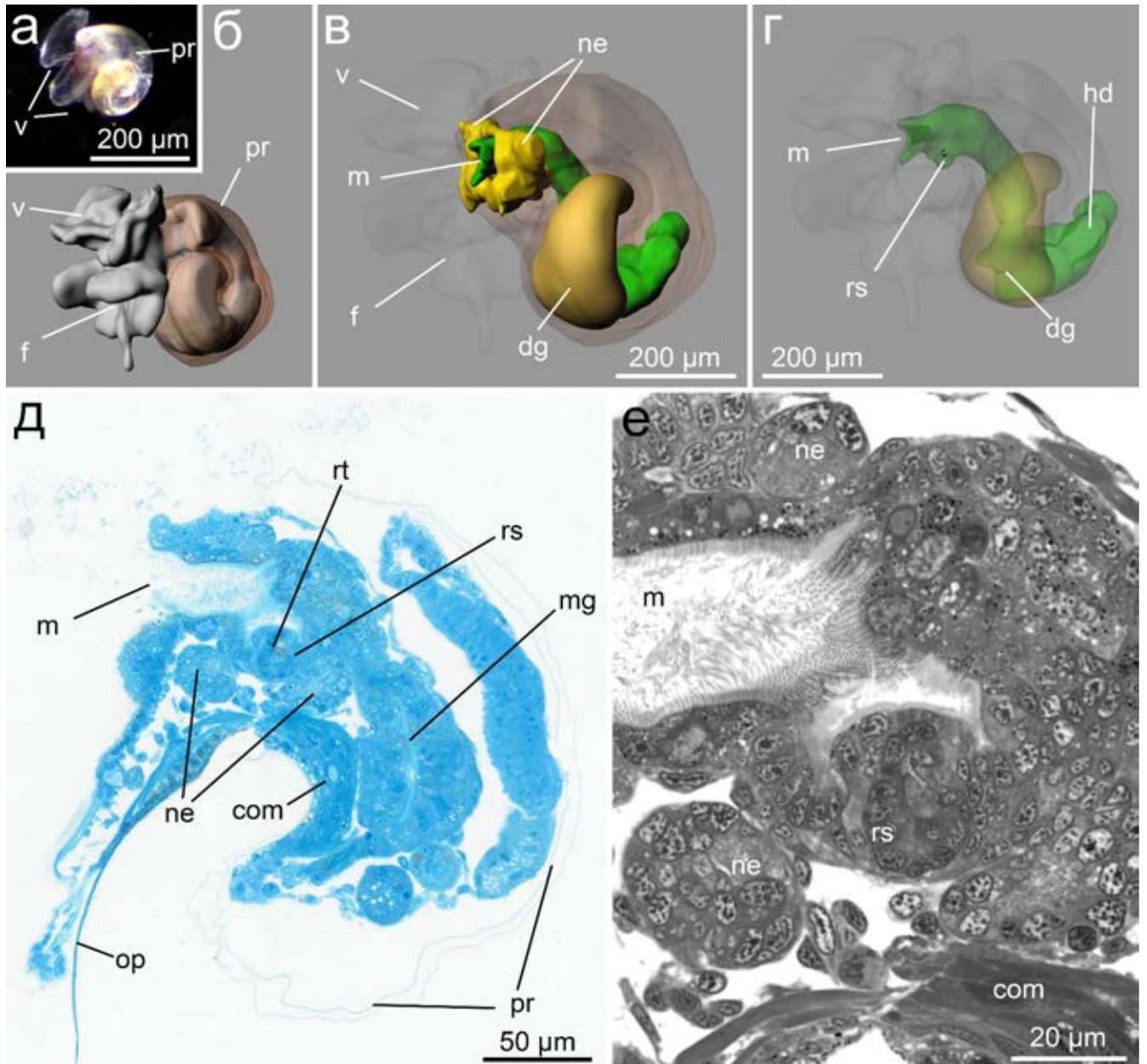
### *Clione limacina* (Heterobranchia)



**Рисунок 3.5.56.** Обобщенная схема развития и синтеза радулы *Clione limacina*. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *mo* – митохондрия, *mt* – маргинальный зуб, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.



**Рисунок 3.5.57.** Организация глоточного вооружения половозрелых особей *Limacina helicina*, СЭМ (а-д), световая микроскопия (д-е). а. Внешний вид головного конца. б. Фронтальный вид на вывернутый радулярный аппарат. в. Вид сверху на рабочий край радулы во втянутом состоянии. г. Центральный зуб, вид сверху. д. Вид сверху на рабочий край радулы в вывернутом состоянии. е. Срез через головной конец. ж. Увеличенный участок зоны формирования радулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *com* – коллюмельярная мускулатура, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *ne* – нервная система, *od* – одонтобласт, *oe* – пищевод, *ot* – оральная трубка, *p* – пенис, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *wn* – крылья, *wz* – рабочий край радулы.



**Рисунок 3.5.58.** Строение велигера *Limacina helicina*. **а.** Внешний вид велигера, световая микроскопия. **б-г.** Трехмерная модель велигера. **в.** Контур протоконаха полупрозрачный. Зеленый – кишка, желтый – нервная система, горчичный – пищеварительная железа. **г.** Модель кишки, контуры протоконаха и стенки тела полупрозрачные. **д.** Сагиттальный полутонкий срез через буккальную полость. **е.** Увеличенный участок среза радулярного мешка. **Обозначения:** *com* – коллюмельярная мускулатура, *dg* – пищеварительная железа, *f* – нога, *hd* – задняя кишка, *m* – рот, *mg* – средняя кишка, *ne* – нервная система, *op* – оперкулум, *pr* – протоконх, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *v* – велум.

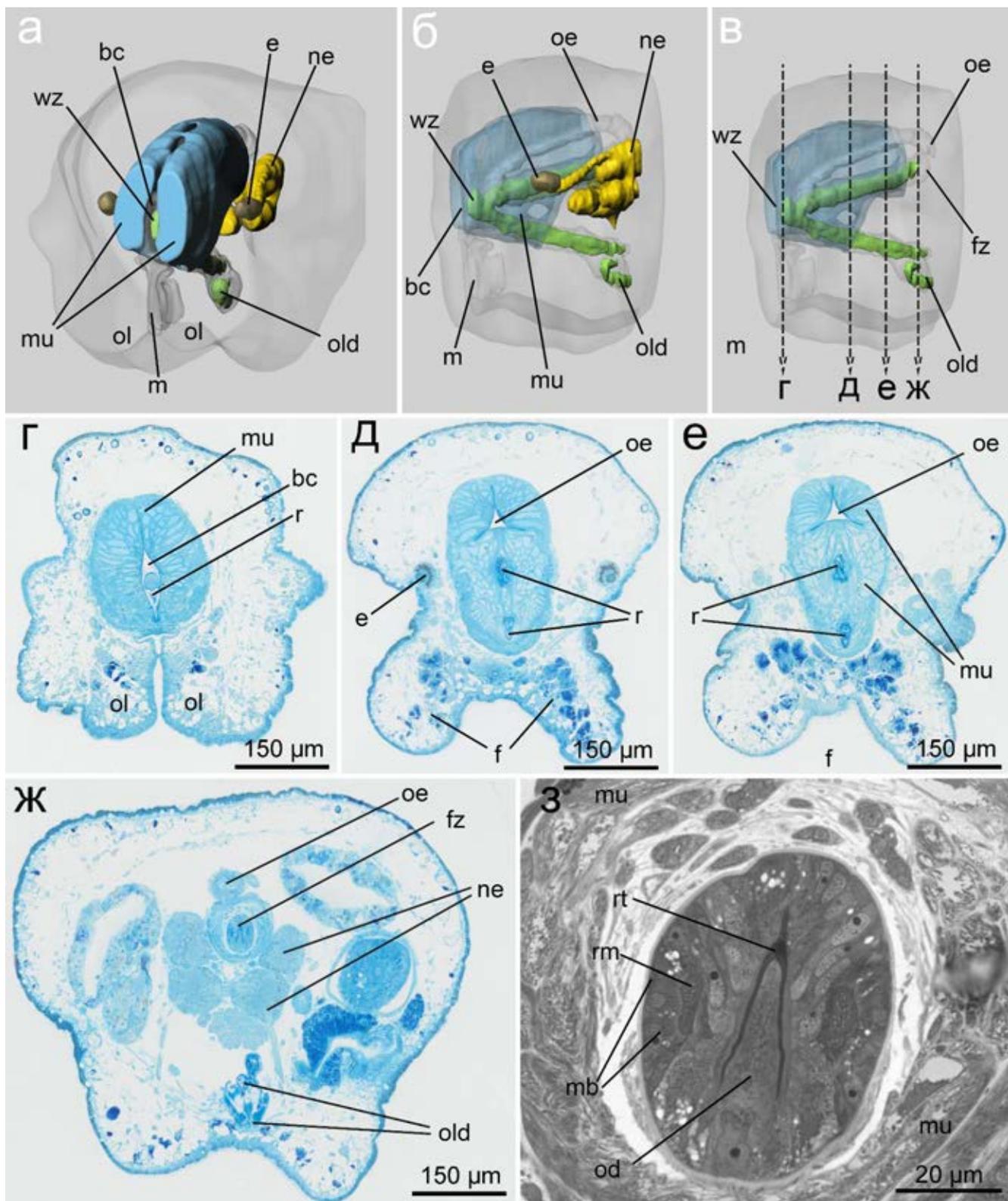
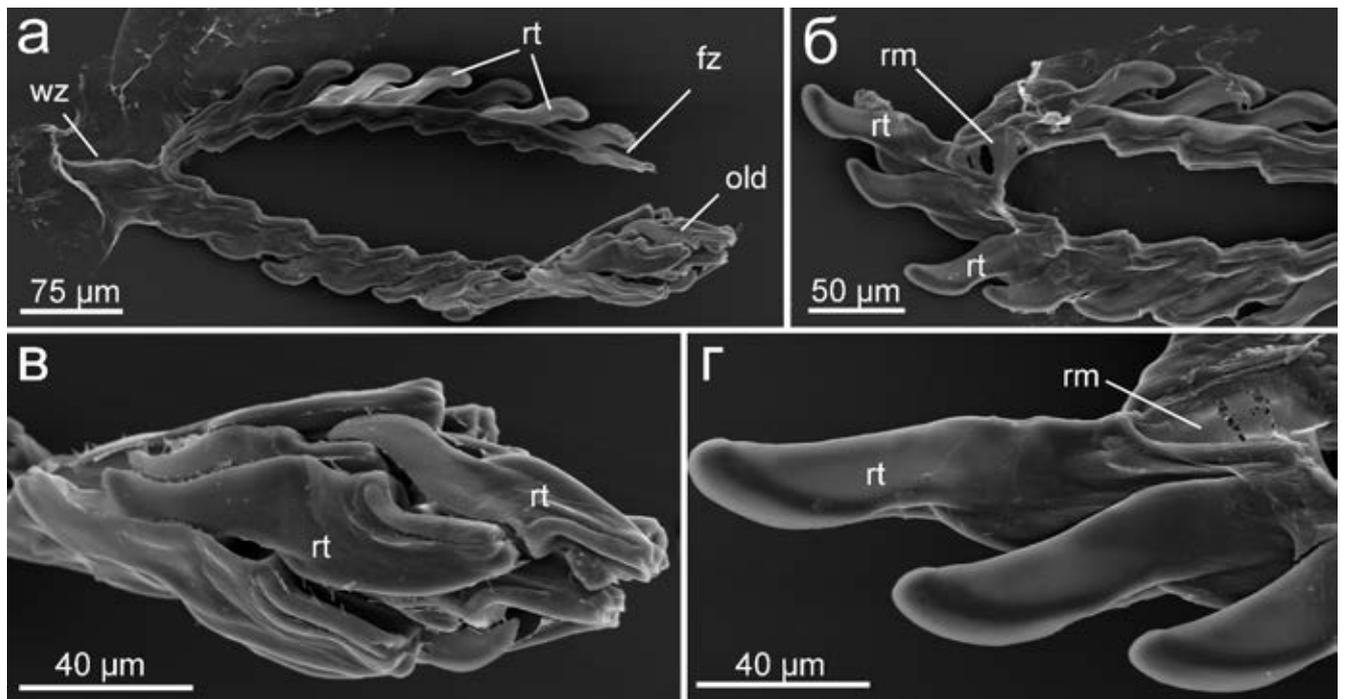
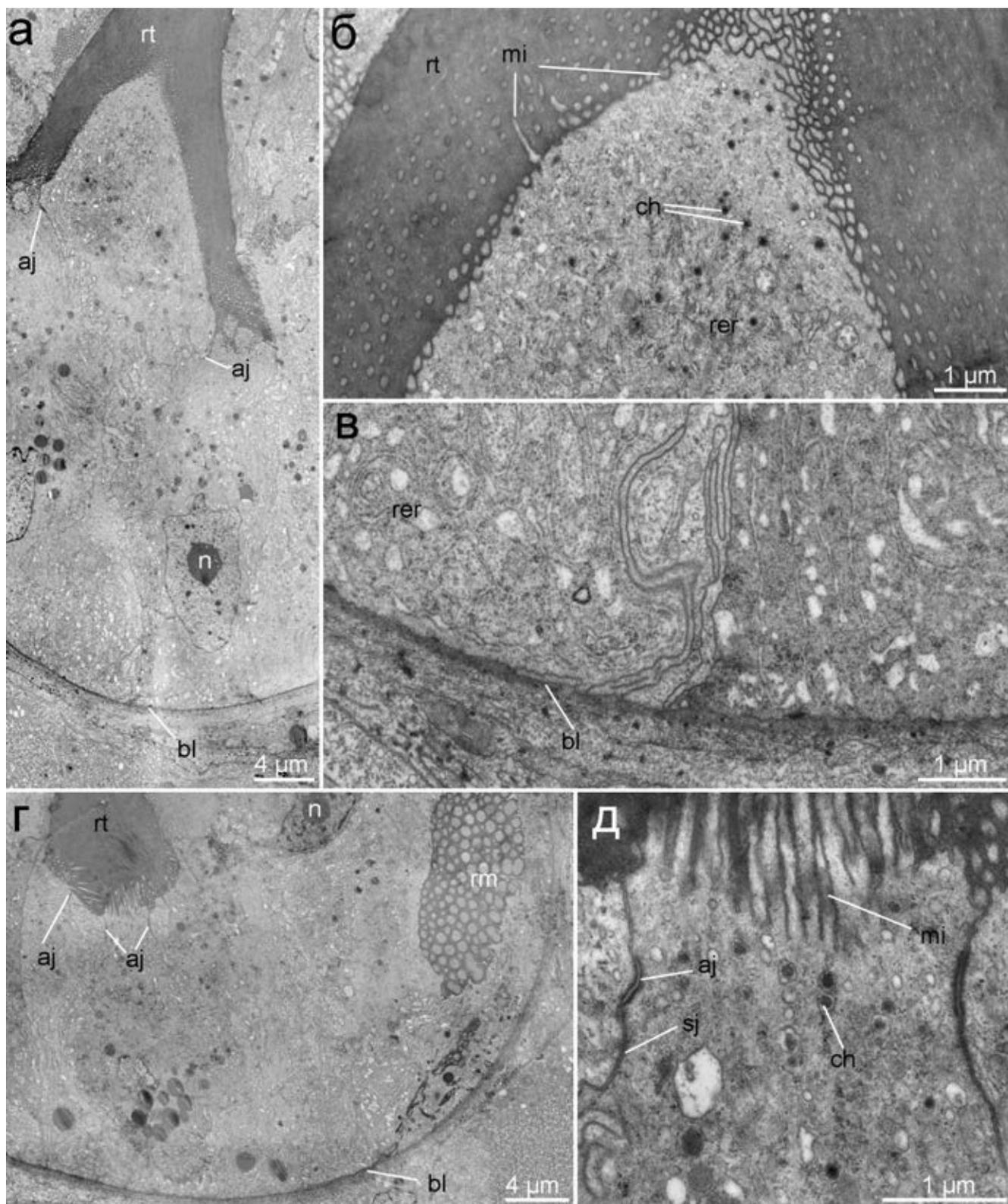


Рисунок 3.5.59. Строение буккального комплекса *Limarontia senestra*. Подписи на следующей странице.

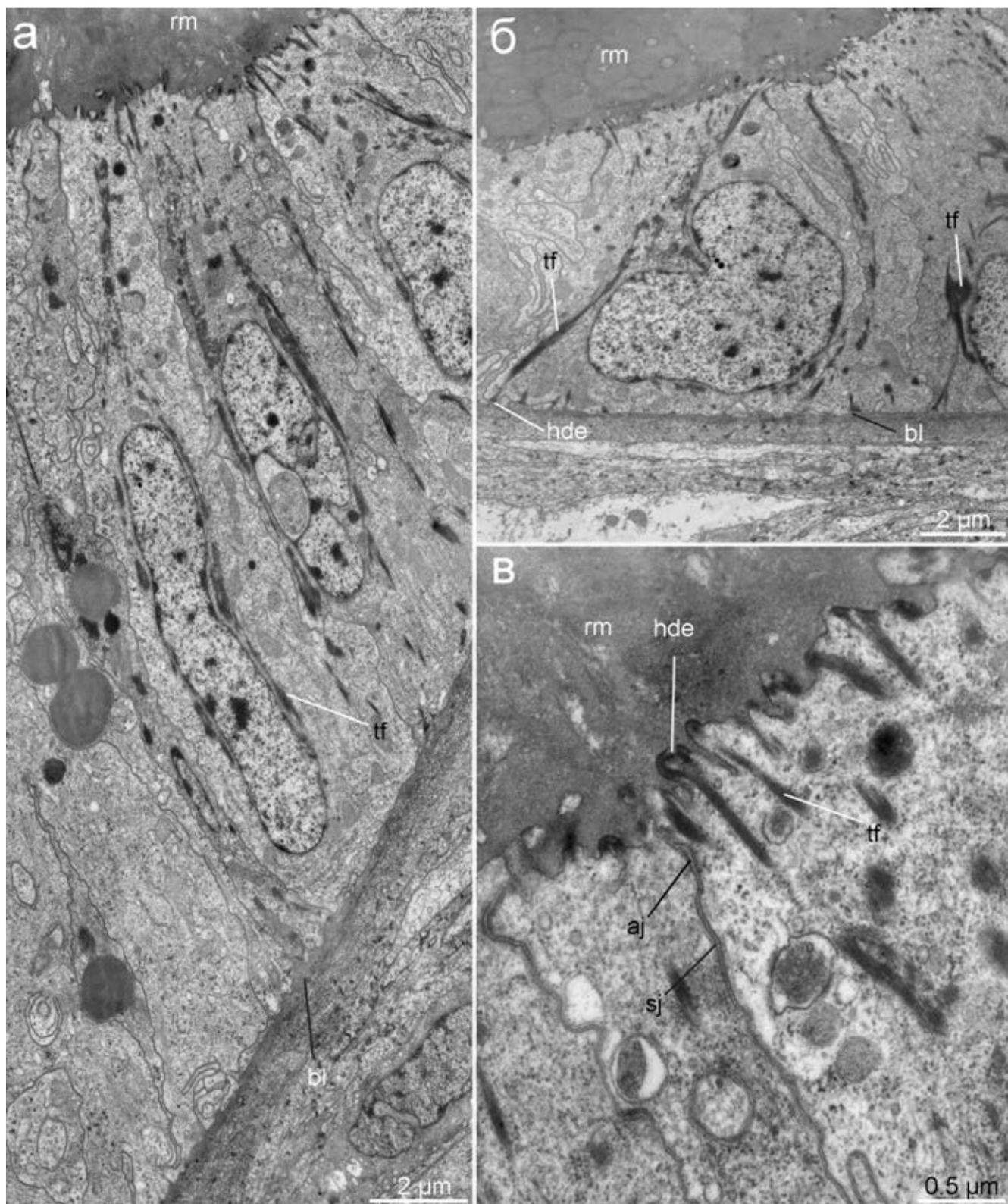


**Рисунок 3.5.60.** Строение радулы *Limapontia senestra*, СЭМ. **а.** Общий вид выделенной радулы. **б.** Рабочий край радулы. **в.** Зона скопления старых зубов. **г.** Рабочий край радулы. **Обозначения:** *fz* – зона формирования зубов, *old* – отработанные зубы, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *wz* – рабочий край радулы.

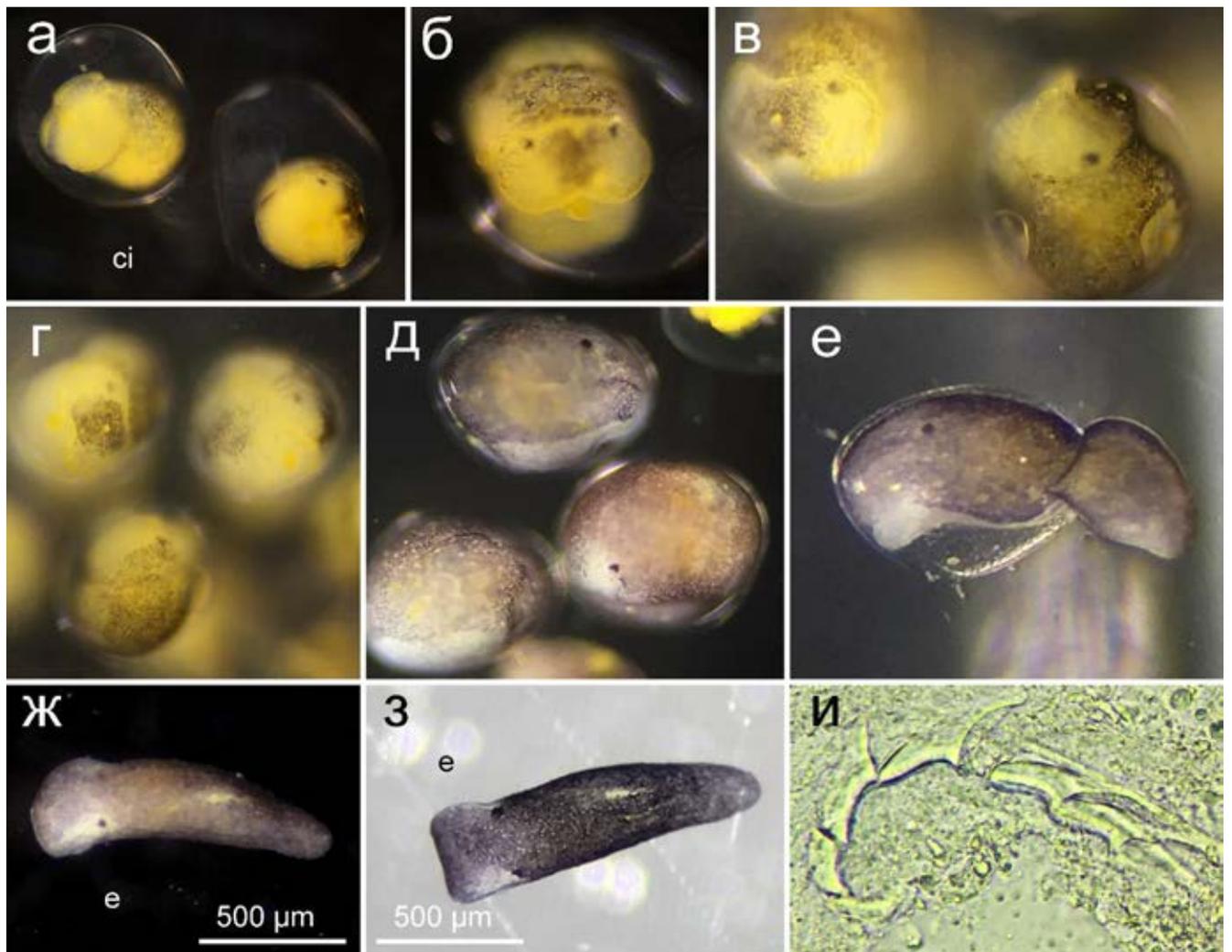
**Рисунок 3.5.59.** Строение буккального комплекса *Limapontia senestra*. **а-в.** Трехмерная модель головного конца. **а.** Фронтальный вид, контур покровов полупрозрачный, мускулатура буккального комплекса голубая непрозрачная. **б.** Вид сбоку, контур мускулатуры полупрозрачный. **в.** Тот же ракурс, контур нервной системы удален. Стрелками обозначены места соответствующих срезов. **г-з.** Полутонкие поперечные срезы на разных уровнях. **г.** Срез через буккальную полость в районе рабочего края радулы. **д-е.** Срез через середину радулы. **ж.** Срез через зону формирования радулы. **з.** Увеличенный участок формирующегося зуба. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *e* – глаз, *f* – нога, *fz* – зона формирования зубов, *m* – рот, *mb* – мембранобласты, *mu* – мышцы, *ne* – нервная система, *od* – одонтобласт, *oe* – пищевод, *ol* – внешние губы, *old* – отработанные зубы, *r* – радула, *rm* – радулярная мембрана, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы, *wn* – крылья, *wz* – рабочий край радулы.



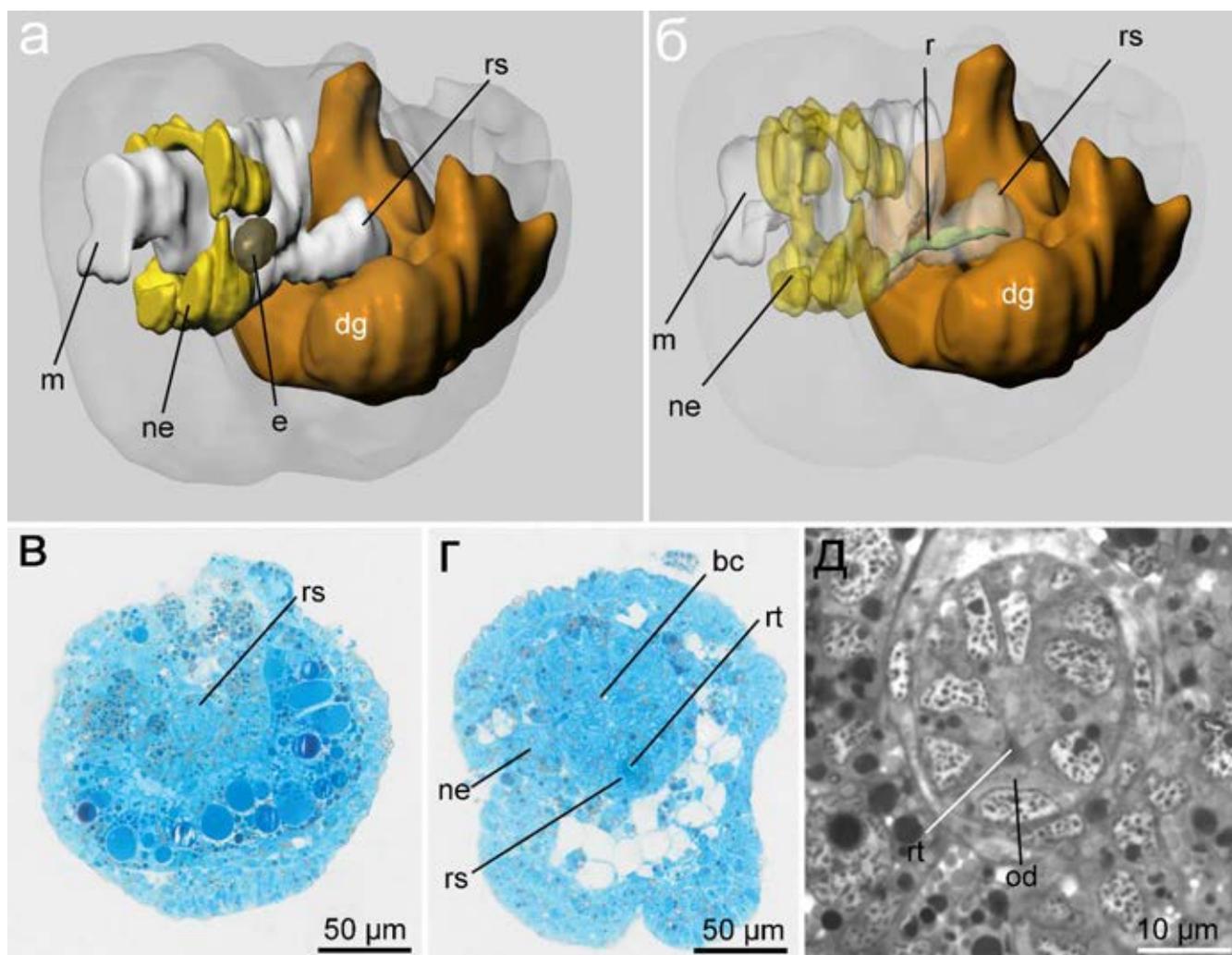
**Рисунок 3.5.61.** Ультратонкое строение зон формирования радулы *Limapontia senestra*, TEM. **а.** Продольный срез через формирующийся зуб. **б.** Увеличенный участок верхушки зуба. **в.** Базальная часть одонтобласта. **г.** Срез через формирующийся зуб. **д.** Увеличенный участок апикальной части одонтобласта. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *sj* – септированный контакт.



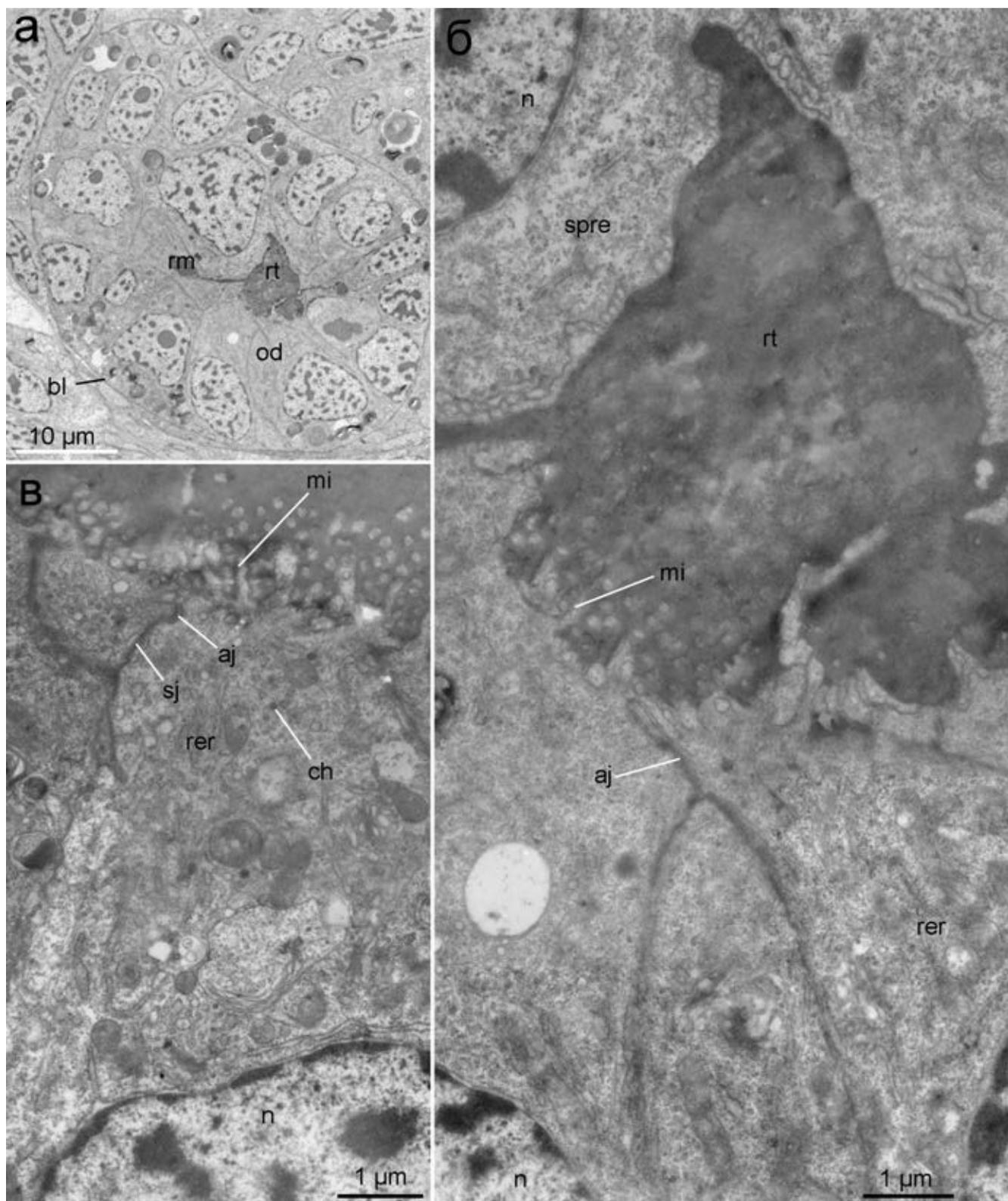
**Рисунок 3.5.62.** Строение субрадулярного эпителия *Limapontia senestra*, ТЕМ. **а.** Общий вид субрадулярного эпителия рядом с зоной формирования. **б.** Субрадулярный эпителий в средней части радулы. **в.** Увеличенный участок апикальной части субрадулярного эпителия. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *hde* – полудесмосомы, *rm* – радулярная мембрана, *sj* – септированный контакт, *tf* – тонофиламенты.



**Рисунок 3.5.63.** Развитие *Limapontia senestra*, световая микроскопия. а-в. Стадия позднего велигера. г. Ранние ювенильные особи. д-е. Поздние ювенильные особи, готовые к выходу из кладки. ж-з. Только что выползшие ювенильные особи. и. Фотография радулы выползшей ювенили.



**Рисунок 3.5.64.** Строение личинки *Limapontia senestra* на 11 день после оплодотворения. **а-б.** Трехмерная модель, вид сбоку. **в.** Поперечный полутонкий срез через слепой конец радулярного мешка. **г.** Поперечный срез через передний конец тела, буккальную полость и радулярный мешок. **д.** Увеличенный поперечный срез через зону формирования радулы. **Обозначения:** *bc* – буккальная полость, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *m* – рот, *ne* – нервная система, *od* – одонтобласт, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *rt* – зуб радулы.



**Рисунок 3.5.65.** Ультратонкое строение личиночной радулы *Limapontia senestra* на 11 день после оплодотворения, ТЕМ. **а.** Общий вид поперечного среза через зону формирования. **б.** Срез через основание зуба. **в.** Увеличенный участок апикальной части одонтобласта. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bl* – базальная пластинка, *ch* – хитосома, *mi* – микровилли, *n* – ядро, *od* – одонтобласт, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rt* – зуб радулы.

## Список обозначений и сокращений к рисункам

- 1L* – однослойная челюсть,  
*2* – второй слой челюсти,  
*2L* – двуслойная челюсть,  
*a* – анус,  
*ab* – передняя часть челюсти,  
*ac* – апикальная цилиатура,  
*ae* – передний край челюсти,  
*aez* – внешняя апикальная часть зуба,  
*ag* – аппарат Гольджи,  
*aiz* – внутренняя апикальная часть зуба,  
*aj* – адгезивный контакт,  
*anp* – анальная папилла,  
*ao* – апикальная часть одонтобластов,  
*ap* – крыловидные придатки мембраны в рабочей зоне,  
*as* – зона апокринной секреции,  
*asg* – придаточная слюнная железа,  
*ash* – взрослая раковина,  
*at* – теменной султанчик,  
*ata* – основание гнатобластов, прилегающее, к базальной мембране,  
*aw* – передние крылья челюсти,  
*az* – зона адгезивных контактов,  
*b* – бластопор,  
*ba* – основание зуба,  
*bar* – буккальный комплекс,  
*bb* – базальные тельца,  
*bc* – буккальная полость,  
*bco* – буккальный конус,  
*bci* – базикутикула,  
*be* – буккальный эпителий,  
*bez* – внешняя базальная часть зуба,  
*bg* – буккальный ганглий,  
*bil* – основание внутреннего латерального зуба,  
*biz* – внутренняя базальная часть зуба,  
*bl* – базальная пластинка,  
*bla* – лезвие зуба,  
*bli* – буккальные губы,  
*bo* – базальная часть одонтобластов,  
*bol* – боковой вырост внешнего латерального зуба,  
*bp* – буккальные протракторы,  
*brm* – буккальный ретрактор,  
*bsph* – буккальный сфинктер,  
*bt* – основание нового зуба,  
*btm* – буккальный тензор,  
*buc* – буккальный конус,  
*cc* – церебральная комиссура,  
*cg* – церебральный ганглий,  
*ch* – хитосома,  
*ci* – реснички,  
*clt* – продольные мышечные волокна радулярного валика,  
*cm* – реснички подо ртом,  
*ctm* – кольцевая мускулатура  
*col* – коллостиль,  
*com* – коллюмельярная мускулатура,  
*cr* – хрящи одонтофора,  
*cs* – хитиновое веретено,  
*csb* – реснички над раковинной железой,  
*ct* – центральный зуб,  
*ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка,

*ctm* – трансверсальные мышечные волокна  
радулярного валика,  
*cut* – кутикула,  
*d* – зубец,  
*dg* – пищеварительная железа,  
*dln* – дорсальная продольная мускулатура,  
*dp* – дорсальные отростки челюсти,  
*dz* – зона деградации радулы,  
*dzo* – зона деградации одонтобластов,  
*e* – глаз,  
*ebm* – внешняя буккальная мышца,  
*ectm* – экстраклеточный матрикс,  
*ecu* – эпикутикула;  
*em* – кладка,  
*ep* – эпителий буккальной полости,  
*f* – нога,  
*fa* – фронтальный край передней части  
челюсти,  
*fe* – складка буккального эпителия,  
*fes* – карман пищевода,  
*fo* – складка одонтобластов,  
*fspre* – складка супрадулярного эпителия,  
*fsre* – складка субрадулярного эпителия,  
*ft* – филаменты,  
*fz* – зона формирования зубов,  
*g* – ганглий,  
*ge* – гнатоэпителий,  
*gi* – ктенидий,  
*gn* – гнатоэпителий,  
*gu* – кишка,  
*h* – голова,  
*hd* – задняя кишка,  
*hde* – полудесмосомы,

*hk* – крюк,  
*hpf* – часы после оплодотворения,  
*hs* – мешок крючьев,  
*i* – кишка,  
*ie* – клетки, расположенные между клетками  
гнатоэпителия,  
*il* – внутренние губы,  
*ilt* – внутренний латеральный зуб,  
*im* – внутренние маргинальные зубы,  
*j* – челюсть,  
*jcm* – закрыватель челюстей,  
*jin* – внутренний слой челюсти,  
*jm* – открыватели челюстей,  
*jmi* – средний слой челюсти,  
*jou* – внешний слой челюсти,  
*la* – длинный рукав радулярного мешка,  
*lc* – лабиальная кутикула,  
*le* – длина фронтального края челюсти,  
*lig* – лигамент,  
*lj* – латеральный край челюсти,  
*lm* – латеро-маргинальная пластинка,  
*lmu* – ларвальные мышцы,  
*lmu* – продольные мышцы,  
*lom* – открыватель внешних губ,  
*lt* – латеральный зуб,  
*m* – рот,  
*maz* – зона созревания зубов,  
*mb* – мембранобласты,  
*mc* – клетки мантии,  
*mc* – мантийная полость,  
*mf* – миофиламенты,  
*mg* – средняя кишка,  
*mi* – микровилли,

*min* – область минерализации зуба,  
*miz* – зона минерализации,  
*mo* – митохондрия,  
*mp* – спинное отверстие мантийной полости,  
*mpd* – зубчики жевательных отростков,  
*mpr* – жевательный отросток,  
*mr* – ретракторы мембраны,  
*mrn* – ретракторы ноги,  
*ms* – мантийная полость,  
*mt* – маргинальный зуб,  
*mtb* – зона зрелых зубов,  
*mtr* – микротрубочки,  
*mu* – мышцы,  
*mub* – мышечный бульбус,  
*mx* – матрикс мешка крючьев,  
*n* – ядро,  
*ne* – нервная система,  
*nmt* – формирующийся зуб,  
*no* – нотум,  
*o* – одонтофор,  
*od* – одонтобласт,  
*odc* – группы одонтобластов,  
*odl* – одонтобласты латеральных зубов,  
*odm* – одонтобласты маргинальных зубов,  
*oe* – пищевод,  
*oep* – карман пищевода,  
*ol* – внешние губы,  
*old* – отработанные зубы,  
*olt* – внешний латеральный зуб,  
*om* – внешние маргинальные зубы,  
*omu* – мышца, соединяющая хрящи одонтофора,  
*op* – оперкулум,  
*ora* – оральный парус,  
*opd* – расширитель оральной трубки,  
*opt* – протракторы одонтофора,  
*ot* – оральная трубка,  
*p* – пенис,  
*pa* – зона пролиферации,  
*pap* – папилла буккального конуса,  
*pb* – хобот,  
*pc* – цилиатура прототроха,  
*pg* – педальный ганглий,  
*pl* – папиллы,  
*pp* – задняя часть челюсти,  
*pr* – протоконх,  
*pw* – задние крылья челюсти,  
*r* – радула,  
*rb* – радулярный валик,  
*rc* – ринхоцель,  
*rcw* – стенка ринхоцеля,  
*rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум,  
*ri* – ринофор,  
*rin* – нерв ринофора,  
*rm* – радулярная мембрана,  
*rmt* – ряд маргинальных зубов,  
*rod* – родлеты,  
*ros* – рострум,  
*rr* – ретрактор радулы,  
*rs* – радулярный мешок,  
*rsr* – ретрактор радулярного мешка,  
*rt* – зуб радулы,  
*sc* – вставочная клетка,  
*se* – септа,

*ser* – краевые зубчики,  
*sg* – слюнные железы,  
*sgd* – протоки слюнных желез,  
*sh* – раковина,  
*sha* – короткий рукав радулярного мешка,  
*shg* – раковинная железа,  
*sj* – септированный контакт,  
*sm* – желудок,  
*smt* – щиток желудка,  
*sp* – апикальное отверстие раковины,  
*sph* – сифон,  
*spo* – шпора,  
*spre* – супрарадулярный эпителий,  
*sr* – субвелярный ряд ресничек,  
*sre* – субрадулярный эпителий,  
*srm* – субрадулярная мембрана,  
*ss* – опорная структура радулярного мешка,  
*ss 2* – опорная структура на загибе радулярного мешка,  
*st* –статоцист,  
*t* – щупальца,  
*t1* – первый слой челюсти,  
*tel* – телотрох,  
*tf* – тонофиламенты,  
*th* – толщина фронтального края челюсти,  
*tm* – верхушка маргинального зуба,  
*tn* – нерв щупальца,  
*toe* – тензоры пищевода,  
*tx* – матрикс, оформленный в трубочки,  
*ul* – клетки, подстилающие крючок,  
*v* – велум,  
*va* – вакуоль,

*vbp* – вентральный буккальный протрактор,  
*ve* – везикула,  
*vg* – ядовитая железа,  
*wi* – ширина фронтального края челюсти,  
*wn* – крылья,  
*wz* – рабочий край радулы.