

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Ворцепнева Елена Владимировна

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

1.5.12 — зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва — 2023

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный консультант – *Цетлин Александр Борисович* – доктор биологических наук, доцент

Официальные оппоненты – *Воронежская Елена Евгеньевна* – доктор биологических наук, Институт биологии развития Им. Н.К. Кольцова РАН, лаборатория сравнительной физиологии развития, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории

Котов Алексей Алексеевич – доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Профессор РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, лаборатория экологии водных сообществ и инвазий, врио, главный научный сотрудник

Слюсарев Георгий Сергеевич – доктор биологических наук, доцент, Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных, профессор

Защита диссертации состоится «17» апреля 2023 г., в 15:30 на заседании диссертационного совета МГУ.015.8. Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ, ауд. ББА.

E-mail: ksenperf@mail.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М. В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте <https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.8/2418>

Автореферат разослан «13» февраля 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Ксения Сергеевна Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

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

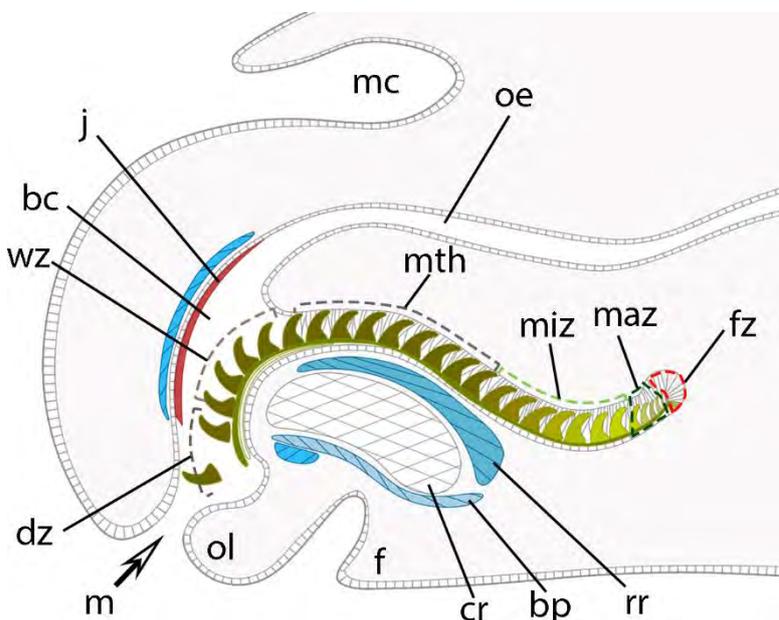


Рисунок 1. Схема сагиттального среза через буккальный комплекс Gastropoda.

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

Челюсть вместе с радулой составляет единый функциональный комплекс (Рисунок 1), определяющий специфику питания той или иной группы. Наибольшего разнообразия глоточное вооружение достигло в классе Gastropoda (брюхоногих моллюсков), которое

Радула – это уникальная структура, возникшая в эволюции беспозвоночных единой в типе Mollusca. Радула представляет собой хитинизированную ленту с прикрепленными к ней зубами, отличительной чертой которой является возобновление в течение всей жизни моллюска. Именно эта особенность — постоянная замена изношенных зубов на новые — позволила предковым формам моллюсков освоить обильный, но труднодоступный пищевой ресурс: обрастания твердых субстратов.

обеспечивает самые разные типы питания — от детритофагии и простого соскрёбывания биоплёнки с твёрдых субстратов до хищничества и паразитизма, вплоть до гематофагии на позвоночных животных (Ponder et al., 2019), что делает гастропод перспективной группой для изучения морфофункциональных и эволюционных трансформаций пищедобывательного аппарата. Брюхоногие моллюски — самый большой класс моллюсков и одна из самых разнообразных по морфологии, экологии, биологии и развитию групп животных. По разным оценкам количество видов гастропод колеблется от 40000 до 90000. На данный момент выделяют пять подклассов (Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritimorpha, Caenogastropoda, Heterobranchia) (Ponder et al., 2019).

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

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

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

1. Выявление закономерностей формирования глоточного вооружения (радулы и челюстей) на тканевом и клеточном уровнях на взрослых стадиях во всех подклассах брюхоногих моллюсков — Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritimorpha, Caenogastropoda и Heterobranchia.

2. Определение закономерностей онтогенетических изменений глоточного вооружения гастропод с разными типами развития в пределах *Patellogastropoda*, *Vetigastropoda*, *Caenogastropoda* и *Heterobranchia*.

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

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

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

Все данные по строению и развитию глоточного вооружения представителей четырех подклассов (*Patellogastropoda*, *Vetigastropoda*, *Neritimorpha* и *Caenogastropoda*) были получены лично соискателем. Результаты по изучению глоточного вооружения представителей *Heterobranchia* были получены соискателем в соавторстве. Положения, представленные в диссертации, защищаются впервые и получены соискателем лично.

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

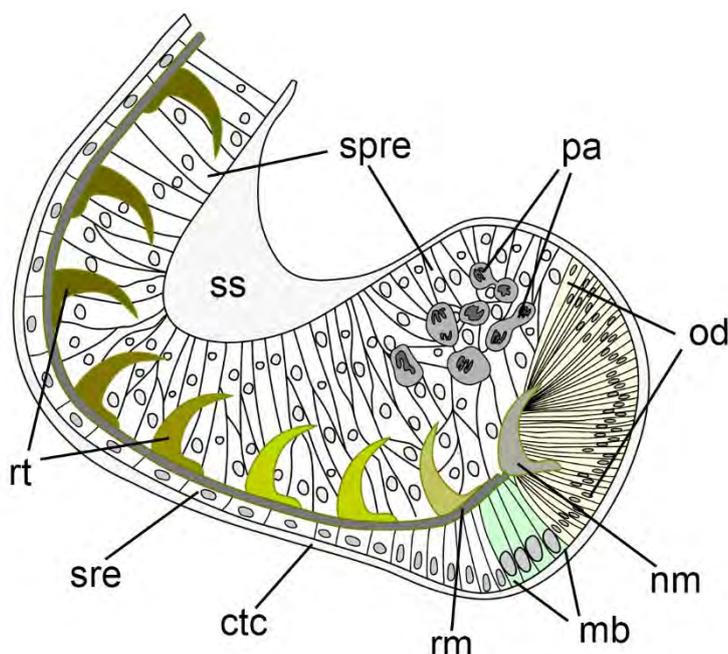
Практическая значимость работы. Полученные данные лягут в основу лекционных специализированных курсов, обобщения могут войти в учебники и методические пособия.

Беспозвоночные в целом и гастроподы в частности являются важными модельными объектами для решения многих биологических задач, включая медицинские, биохимические, молекулярные и т. п. Выявление разнообразия механизмов формирования и возобновления армированных структур, к которым относится в том числе и глоточное вооружение гастропод, может сыграть важную роль в создании биокompозитных материалов, которые могут найти применение в медицине. Для успешного решения этих медицинских задач необходимо найти новые удобные объекты, с одной стороны подходящие для исследования процесса регенерации и возобновления твёрдых минерализованных структур, а с другой — способные стать модельными. Полученные в данной работе результаты по морфогенезу и закладке радулы в эмбриогенезе могут стать ключевыми в изучении синтеза и матричной биоминерализации армированных структур, и дать толчок к созданию принципиально новых моделей для изучения формирования биокompозитных материалов.

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

Рисунок 2. Схема продольного среза через зону формирования радулы на примере *Lacuna pallidula* (Caenogastropoda).

Обозначения: *ctc* – соединительнотканная оболочка радулярного мешка, *mb* – мембранобласты, *nm* – формирующийся зуб, *od* – одонтобласт, *pa* – зона пролиферации, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрарадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – опорная структура радулярного мешка.



Челюсти и радулы брюхоногих моллюсков по внешней морфологии отличаются крайне высоким разнообразием, что делает важной разработку адекватных критериев для оценки этого разнообразия на клеточном уровне. Опираясь на оригинальные данные, удалось определить следующие ключевые параметры оценки морфогенеза глоточного вооружения гастропод: общее гисто-

логическое строение участков, формирующих радулу и челюсти; цитологические особенности и характер синтетической активности клеток, формирующих челюсти (гнатобластов); особенности строения (включая размер, форму и тип секреции) клеток, синтезирующих зубы радулы (одонтобластов) и мембрану (мембранобластов) (Рисунок 2). Для анализа морфогенеза глоточного вооружения на личиночной стадии оценивали: стадию закладки радулы и челюстей, при их наличии; общую конфигурацию зубов личиночной радулы; цитологические особенности строения радулярного мешка.

Положения, выносимые на защиту

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

Апробация результатов

Результаты исследований были доложены на 16 конференциях, в том числе 10 международных (International Congress on Invertebrate Morphology II (2011), III (2014), IV (2017); XI International Polychaete Conference (2013); International workshop on Opisthobranchs V (2015); World Congress of Malacology (2016); VI International Heterobranch Workshop (2018); International Seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks (2019); 9th European Congress of Malacological Societies (2021); World Congress of Malacology (2022)) и 6 российских («Морская биология, геология, океанология — междисциплинарные исследования на морских стационарах», посвящённая 75-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (2013); «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова (2016); XIII Всероссийская конференция "Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря" (2017); «Морская биология, геология, океанология — междисциплинарные исследования на морских стационарах», посвящённая 80-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (2018); Юбилейная конференция в честь 160-летия кафедры зоологии беспозвоночных «Зоология беспозвоночных — новый век» (2018); XIV всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (2022)). Также результаты были представлены на семинарах кафедры зоологии беспозвоночных МГУ, кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ и ИПЭЭ РАН на семинарах 2022 года.

По результатам работы опубликовано 37 работ, из них 19 статей в рецензируемых российских и международных журналах из списка WOS и SCOPUS, одна из которых на русском языке, остальные — на английском. Десять статей опубликованы в журналах, входящих в первый квартиль, согласно базе данных SCOPUS. Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор проводила морфологические исследования, ставила

научные задачи, анализировала полученные результаты и принимала активное участие в предоставлении их в печати.

Структура и объём работы. Работа представлена в двух томах. Первый том состоит из введения, главы материал и методы, основной части, включающей пять глав, обсуждения, заключения и выводов, приложения и списка цитируемой литературы. Первый том содержит 203 страницы, 21 рисунок, 7 таблиц. Список литературы содержит 298 источников, в том числе 287 на иностранных языках. Второй том включает иллюстративный материал и состоит из 215 страниц, 211 рисунков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Глоточное вооружение было изучено у 31 вида из разных групп гастропод (*Patellogastropoda* (8 видов), *Vetigastropoda* (2 вида), *Neritimorpha* (1 вид), *Caenogastropoda* (12 видов), *Heterobranchia* (8 видов), у 11 видов было изучено формирование глоточного вооружения в раннем онтогенезе. Всего разными методами было изучено 849 экземпляров взрослых и личинок, из которых 325 половозрелых экземпляров (световая микроскопия – 60 особей; СЭМ – 160; гистологические срезы – 59, по 26 из которых сделаны 3Д модели; ТЕМ – 34; КЛСМ – 46) и 524 личинки на разных стадиях (световая микроскопия – 87 особей; СЭМ – 306; гистологические срезы – 32, по 19 из которых сделаны 3Д модели; ТЕМ – 11; КЛСМ – 99).

Наиболее полная схема исследования следующая:

- изучение буккального комплекса половозрелых особей: 1) изучение общей морфологии буккального комплекса с помощью вскрытий и световой микроскопии; 2) изучение общего строения буккального комплекса с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ); 3) изучение отдельно выделенных твёрдых структур глоточного вооружения с помощью СЭМ; 4) изучение гистологического строения глоточного вооружения. Для каждого вида было изготовлено как минимум по две полные серии полутонких срезов; 5) оценка колокализации структур, для чего по сериям полутонких срезов создавались трёхмерные модели (3Д); 6) изучение зон формирования радулы и

челюстей с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЕМ), для чего с наиболее важных для исследования мест были изготовлены серии ультратонких срезов; 7) изучение зоны пролиферации в зоне формирования радулы с помощью КЛСМ.

- изучение буккального комплекса личинок: 1) изучение раннего развития вида для определения точной стадии, на которой закладывается радула. Для этого личинки содержались в лабораторных условиях, и велись прижизненные наблюдения за их развитием с момента оплодотворения; 2) выявление стадии закладки радулы с помощью люминесцентного микроскопа и КЛСМ. Для этого разные стадии были зафиксированы и инкубированы в флуоресцентном красителе (CalcofluorWhite), который окрашивает неполимеризованный хитин; 3) изучение общей морфологии личиночной радулы с помощью СЭМ; 4) изучение гистогенеза личиночной радулы с помощью ТЕМ; 5) оценка состояния развития других систем органов, для чего по сериям полутонких срезов создавались 3Д модели личинок.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Основную часть работы начинает небольшое введение, в котором описаны история изучения взаимоотношений класса *Gastropoda* и общий план строения пищеводобывательного аппарата, а также дана более подробная характеристика подклассов брюхоногих моллюсков. Итоги работы представлены в пяти главах, каждая из которых содержит результаты исследований и более частные обсуждения по отдельному подклассу.

Строение и развитие пищеводобывательного аппарата *Patellogastropoda*. В этой главе представлены оригинальные данные по формированию и росту челюстей 8 видов пателлогастропод (35 особей). Формирование глоточного вооружения на ультраструктурном уровне и их закладка в раннем онтогенезе были исследованы у *Testudinalia testudinalis* (Рисунок 3), обычного обитателя каменистой литорали ближайших окрестностей ББС МГУ. Всего

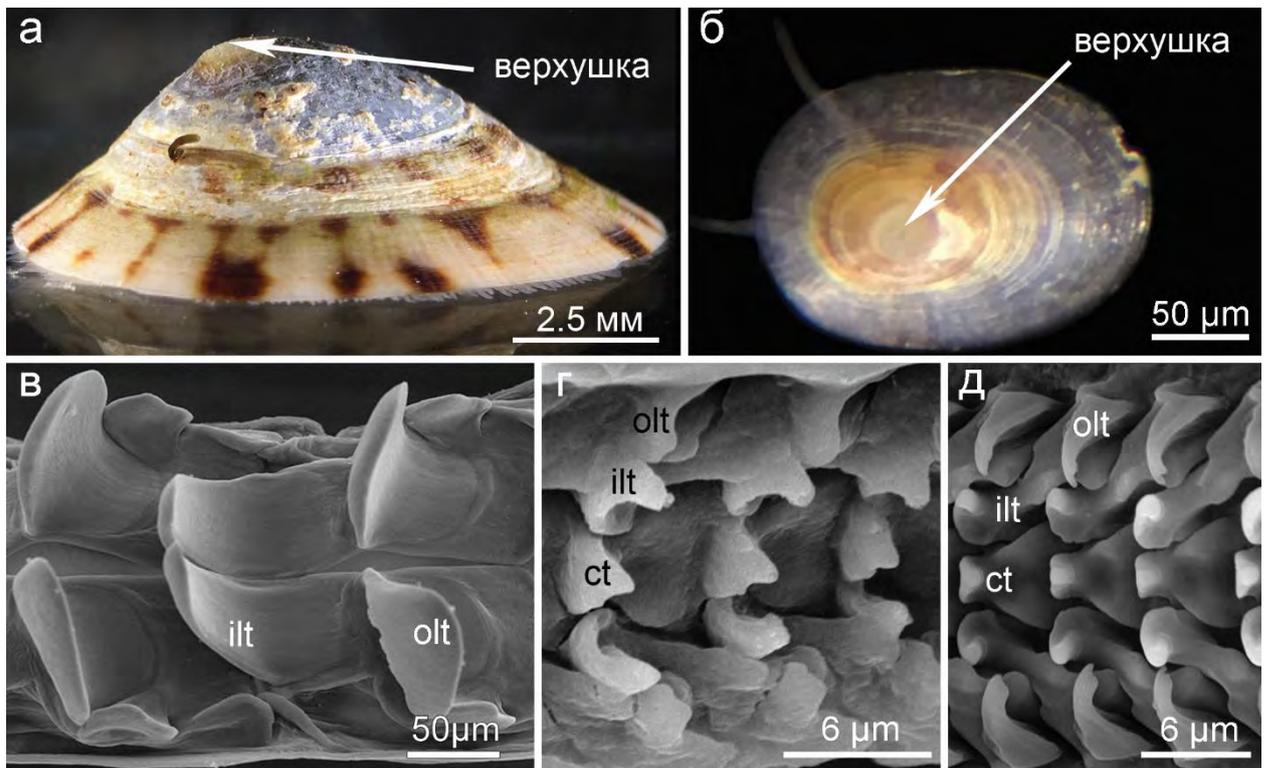


Рисунок 4. *Testudinalia testudinalis*. а-б. Внешний вид сбоку на половозрелую особь (а) и вид сверху на ювенильную особь (б). в-д. Радула взрослой особи (в), ювенильной особи, 27 дней после оплодотворения (г) и ювенильной особи, 52 дня после оплодотворения (д). **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *ilt* – внутренний латеральный зуб, *olt* – внешний латеральный зуб.

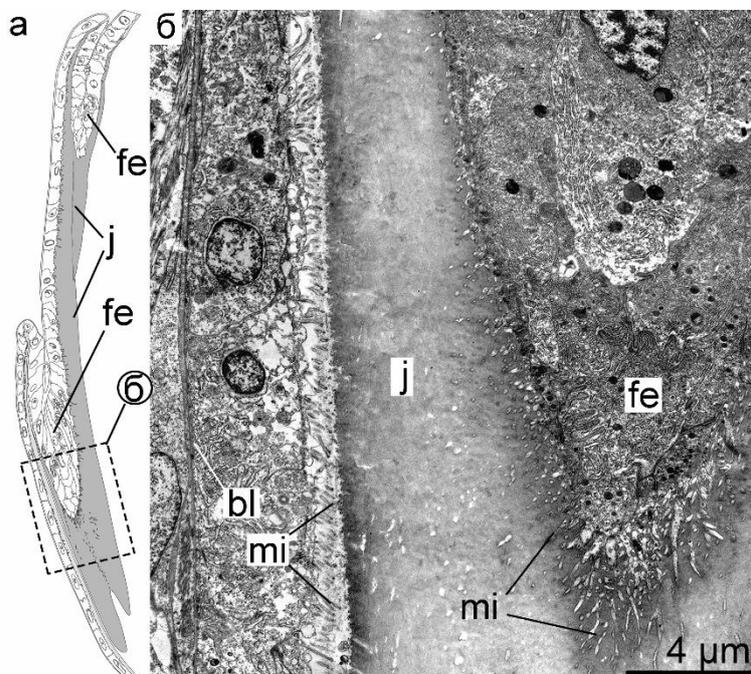


Рисунок 3. Челюсть *Testudinalia testudinalis*. а. Схема продольного среза через фронтальный край. б. Складка гнатозэпителия, ТЕМ. **Обозначения:** *bl* – базальная пластинка, *fe* – складка буккального эпителия, *j* – челюсть, *mi* – микровилли.

было изучено 30 взрослых особей и 195 личинок *T. testudinalis* на разных стадиях развития. Материалом для изучения строения челюстей пателлогастропод послужили 35 особей семи видов из Японского и Белого морей. Глоточное

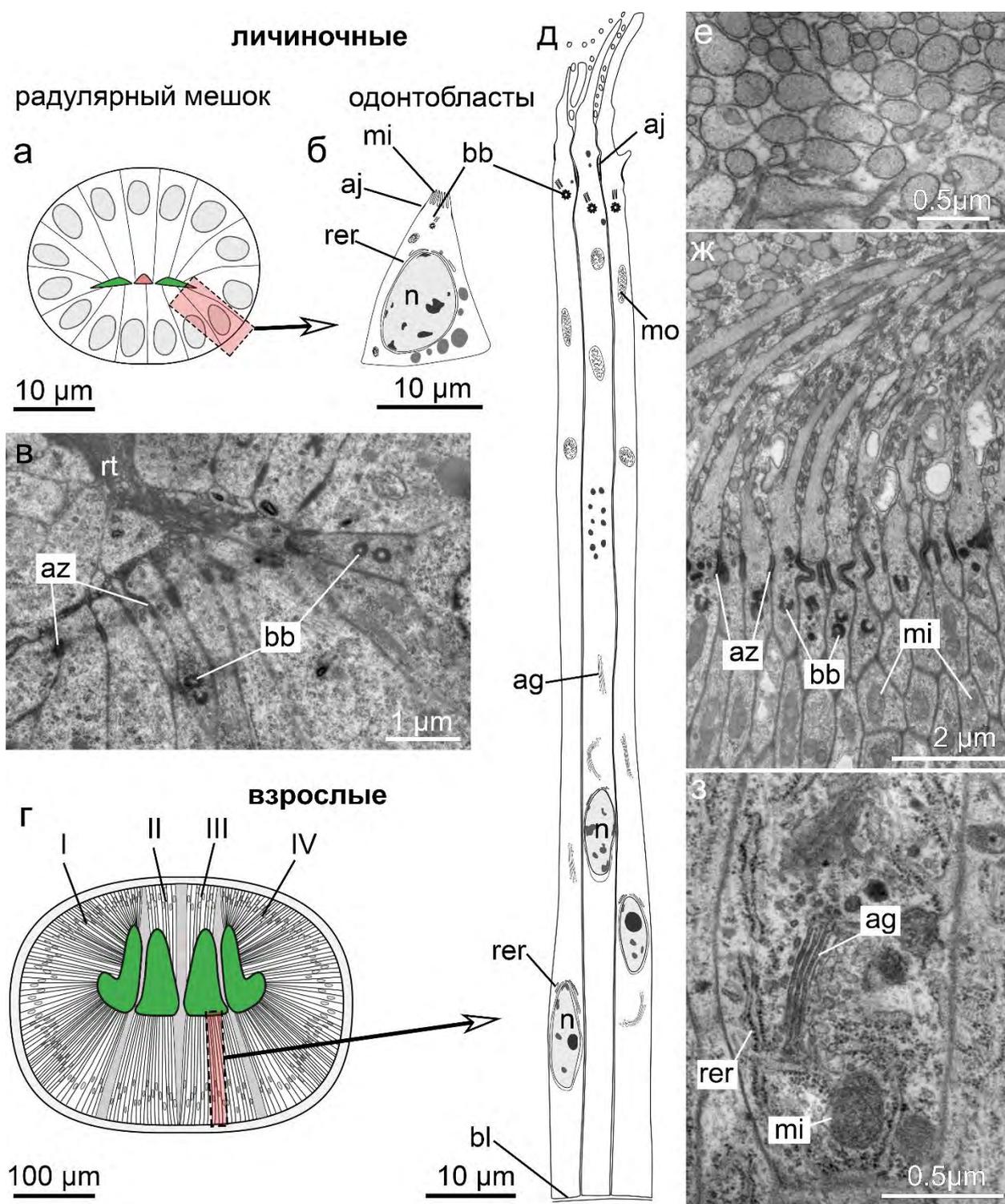


Рисунок 5. Строение одонтобластов ювенильных (**а-в**) и взрослых особей (**г-з**) *Testudinalia testudinalis*. Схема поперечного среза мешка ювенильных особей (**а**), одонтобласта (**б**), апикальная часть одонтобластов, ТЕМ (**в**). Схема поперечного среза радулярного мешка взрослой особи (**г**); одонтобласта (**д**). **е-з.** Ультраструктура зрелого зуба: новый зуб (**е**), апикальная часть (**ж**) и средняя часть одонтобласта (**з**). Латеральные зубы покрашены зеленым цветом, центральный – розовым. **Обозначения:** *ag* – аппарат Гольджи, *aj* – адгезивный контакт, *az* – зона адгезивных контактов, *bb* – базальные тельца, *bl* – базальная пластинка, *mi* – микровиллы, *mo* – митохондрия, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rt* – зуб радулы.

вооружение всех изученных видов, как и других пателлогастропод, представлено непарной дорсо-латеральной челюстной пластинкой и докоглоссной минерализованной соединениями железа и кремния радулой. Челюсть располагается напротив рабочего края радулы, защищая выстилку буккальной полости от воздействия твёрдой радулы и участвуя в соскрёбывании обрастаний с камней. Впервые получены данные по ультратонкому строению челюстей (Рисунок 4), согласно которым челюстная пластинка однородная и возобновляется в течение всей жизни моллюска благодаря микровиллярной активности гнатобластов. Челюсть синтезируется складкой эпителия снаружи (фронтальный край) или внутри (латеральные крылья). Зона формирования радулы располагается в слепом конце радулярного мешка, который укреплен дополнительной поддерживающей структурой — разрастанием соединительнотканной оболочки радулярного мешка. Одонтобласты (Рисунок 5) собраны в группы, соответствующие количеству зубов в поперечном ряду. Отличительной чертой одонтобластов пателлогастропод является необычно вытянутая, практически нитевидная форма. Количество таких клеток, синтезирующих один зуб, достигает тысячи. При формировании зуба отмечены два типа секреции: апокриновый и микровиллярный. В раннем онтогенезе радула закладывается на стадии активно плавающего лецитотрофного преторсионного велигера. Конфигурация личиночной радулы сильно отличается от взрослой: три, затем пять зубов в поперечном ряду — до оседания и 4 видоизменённых зуба — во взрослом состоянии. Личиночный радулярный мешок представлен однородными некрупными вытянутыми клетками.

Строение и развитие пищедобывательного аппарата Vetigastropoda.

В этой главе впервые приведены данные по морфологии, возобновлению и закладке в раннем онтогенезе глоточного вооружения ветигастропод. Были выбраны представители из двух семейств: Fissurellidae (*Puncturella noachina* (40 половозрелых особей и 78 личинок)) и Margaritidae (*Margarites helycinus* (45 половозрелых особей)). Глоточное вооружение изученных видов характерно для большинства ветигастропод и представлено рипидоглоссной

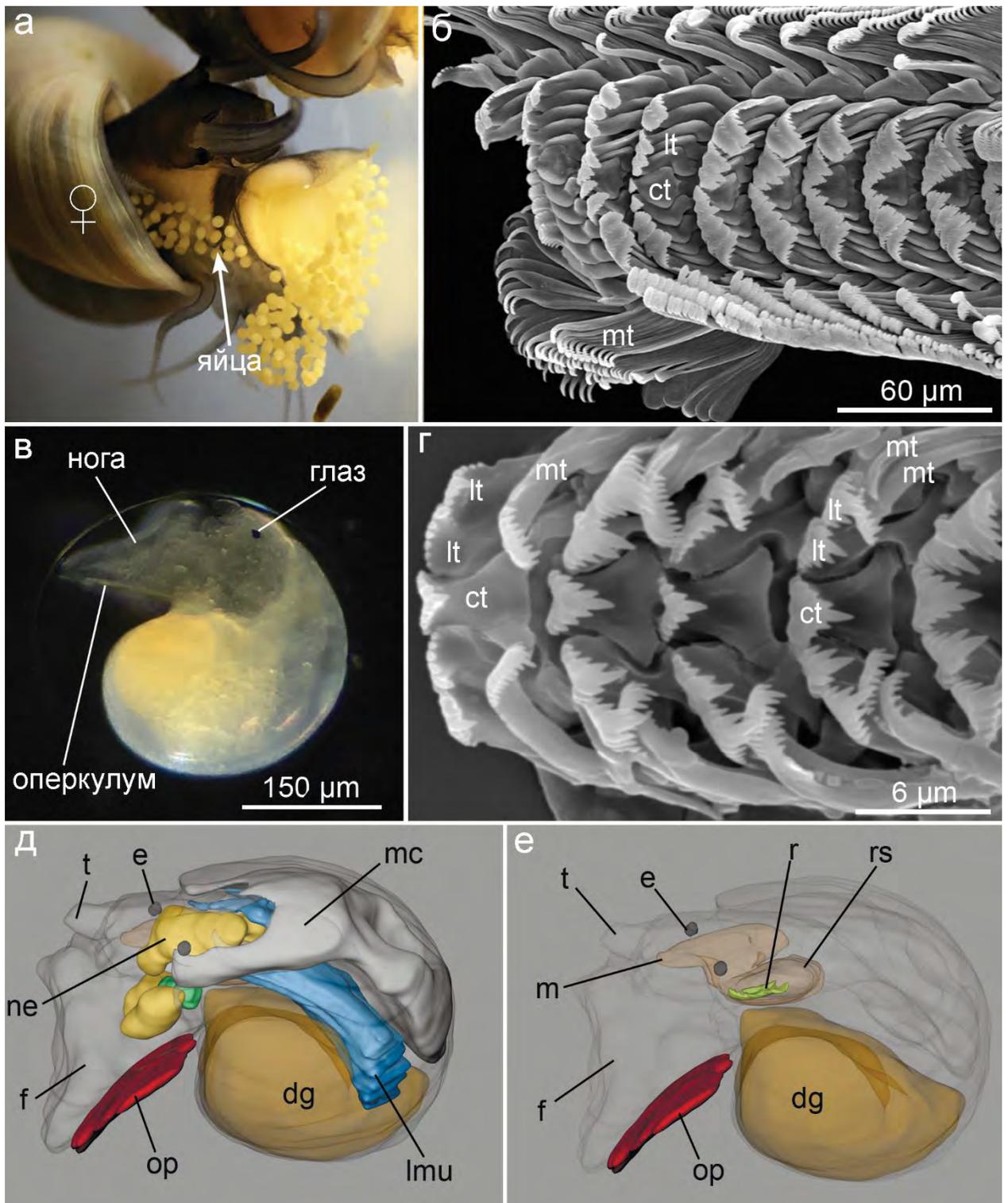


Рисунок 6. *Margarites helicinus*. **а.** Вымётывание оплодотворенных яиц. **б.** Общий вид радулы на рабочем крае, СЭМ. **в.** Поздний велигер перед выходом из кладки, трехмерная модель той же стадии (д-е). **г.** Рабочий край ювенильной радулы. **Обозначения:** *ct* – центральный зуб, *dg* – пищеварительная железа, *e* – глаз, *f* – нога, *lmu* – ларвальные мышцы, *m* – рот, *ne* – нервная система, *r* – радула, *rs* – радулярный мешок, *t* – щупальца.

радулой (Рисунок 6) и парными челюстными пластинками с многочисленными родлетами (палочками) по рабочему краю. В рипидоглоссной радуле содержится большое количество зубов в поперечном ряду, многочисленные маргинальные зубы отличаются от латеральных крайне вытянутой формой. Исследования ультратонкого строения показали, что челюсти ветигастропод неоднородные и состоят из двух слоёв; родлеты располагаются не только на апикальном крае, но и на большей части челюсти — они составляют нижний слой, который покрыт верхним гомогенным слоем. Для каждой такой челюсти характерны две зоны формирования: верхний гомогенный слой синтезируется гнатоэпителием, расположенным в базальной части челюсти; нижний слой с родлетами синтезируется гнатобластами в средней части челюсти. Оба слоя челюсти нарастают в течение всей жизни моллюска, возобновляя челюстную пластинку на рабочем крае по мере её истирания. Согласно ультраструктурным данным один родлет синтезируется одним гнатобластом. Гнатобласт может синтезировать не один, а множество родлетов, что обеспечивается периодической синтетической активностью гнатобласта, при которой фаза активного синтеза сменяется фазой покоя. Такой же тип секреции характерен для одонтобластов. Зона формирования радулы имеет характерное разделение на две части («рога») (Рисунок 7). Такое разделение усиливается дополнительной поддерживающей соединительнотканной структурой. Одонтобласты зубов центрального поля располагаются на перемычке этих частей, а одонтобласты маргинальных зубов — в «рогах». Вытянутые одонтобласты зубов центрального поля собраны в группы, количество клеток на один зуб достигает сотен. Уникальные черты одонтобластов маргинальных зубов — кубическая форма и потеря связи с базальной пластинкой — позволяют одонтобластам выстроиться вдоль длинного маргинального зуба, расположенного практически вертикально в зоне формирования. Такая компоновка одонтобластов позволяет увеличить площадь синтетической активности и синтезировать одновременно до 40 зубов в одном «роге». Мембранобласты практически неотличимы от одонтобластов центрального поля. В эмбриогенезе радула закладывается на

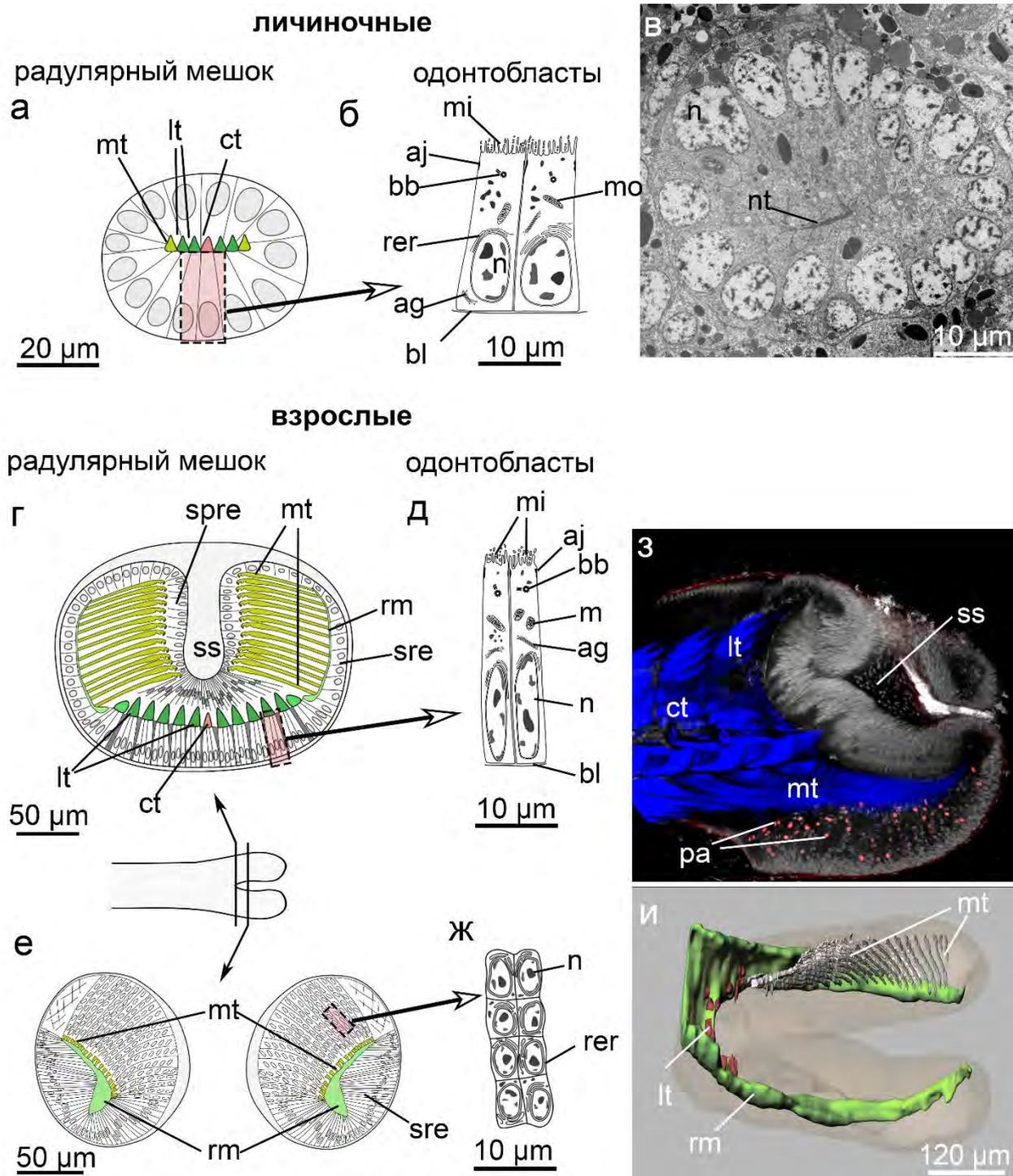


Рисунок 7. Строение одонтобластов ювенильных (**а-в**) и взрослых особей (**г-и**) *Margarites helicinus*. Схема поперечного среза мешка ювенильных особей (**а**), одонтобластов (**б**), поперечный срез радулярного мешка, ТЕМ (**в**). Схема поперечного среза радулярного мешка через зону формирования центрального и латерального зубов (**г**) и одонтобласта из этой части (**д**). Схема формирования маргинальных зубов (**е**) и одонтобластов из этой части (**ж**). **з.** Зоны формирования радулы, КЛСМ. **и.** Трёхмерная модель зоны формирования. **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, *pa* – зона пролиферации, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rt* – зуб радулы, *spre* – супрадулярный эпителий, *sre* – субрадулярный эпителий, *ss* – поддерживающая структура радулярного мешка.

стадии раннего постторсионного велигера. Личиночная радула состоит из семи зубов в поперечном ряду (центральный, по два латеральных и одному маргинальному с каждой стороны от центрального), по размерам не сильно отличающихся друг от друга (Рисунок 7). В онтогенезе количество зубов увеличивается, а маргинальные зубы вытягиваются. Личиночный радулярный мешок представлен однородными некрупными вытянутыми клетками.

Строение пищедобывательного аппарата Neritimorpha. В этой главе приведены данные по гистогенезу радулы неритиморф. Материал этой группы труднодоступен, поэтому в работе уделялось внимание зоне формирования радулы *Nerita litterata* из Новой Каледонии, изученной по 4-м экземплярам.

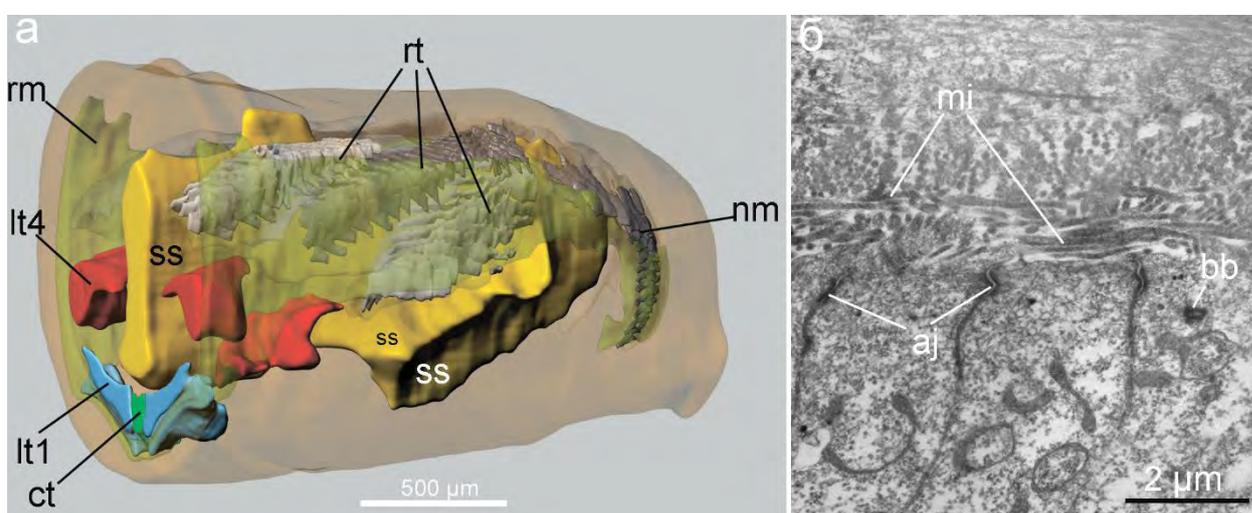


Рисунок 8. Трехмерная модель зоны формирования радулы *Nerita litterata* (а) и ультраструктура апикальной части одонтобласта, ТЕМ (б). **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *ct* – центральный зуб, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *nm* – формирующийся зуб, *rm* – радулярная мембрана, *rt* – зуб радулы, *ss* – опорная структура радулярного мешка.

Глоточное вооружение состоит только из радулы, челюсти отсутствуют. Радула неритиморф, так же как и ветигастропод, относится к рипидоглоссному типу, хотя имеет существенные отличия в организации зубов центрального поля. Впервые полученные данные по гистологии и ультратонкому строению зоны формирования радулы показали ряд особенностей её морфогенеза. Несмотря на то, что внешне зона формирования у *N. litterata* не имеет такого разделения на две части, какое было показано для радулярного мешка ветигастро-

под, зона синтеза маргинальных зубов на гистологическом уровне имеет схожую организацию. Многочисленные маргинальные зубы синтезируются в слепом конце радулярного мешка, разделённого на две половины внутренней вертикальной соединительнотканной перегородкой, которая заходит в зону формирования с дорсальной стороны радулярного мешка (Рисунок 8). Зубы центрального поля образуются в области слияния этих двух половин. На ультраструктурном уровне одонтобласты маргинальных зубов ветигастропод и неритиморф также схожи и формируют многорядный эпителий, увеличивая тем самым площадь синтетически активной поверхности, что позволяет синтезировать одновременно большое количество сильно вытянутых зубов.

Строение и развитие пищедобывательного аппарата Caenogastropoda. В основу этой главы легли результаты исследований двух групп подкласса ценогастропод (*Littorinimorpha* и *Neogastropoda*). Было исследовано 7 видов ***Littorinimorpha***, обитающих в окрестностях ББС МГУ. Наиболее детально был изучен вид с лецитотрофным развитием в кладке *Lacuna pallidula* (21 взрослая особь и 148 личинок) (Рисунок 9). Для выявления корреляции размера зубов радулы и строения одонтобластов были дополнительно изучены зоны формирования ещё 4-х видов (*Skeneopsis planorbis* (12 экз.), *Lacuna vincata* (5 экз.), *Littorina obtusata* (7 экз.), *Peringia ulvae* (6 экз.)). Формирование челюстей было изучено для одного вида (*S. planorbis*). Для сравнения закладки глоточного вооружения дополнительно были изучены взрослые особи и питающиеся велигеры двух видов с планктотрофным типом развития (*Littorina litorea* (7 велигеров) и *Velutina velutina* (7 велигеров и 5 взрослых)).

Глоточное вооружение всех изученных видов соответствует общему плану строения пищедобывательного аппарата ценогастропод и состоит из тенииоглосной радулы (7 зубов в поперечном ряду), отличающейся размером и морфологией зубов. *Skeneopsis planorbis*, *P. ulvae* и *V. velutina* имеют парные челюстные пластинки. Исследования ультратонкого строения зоны формиро-

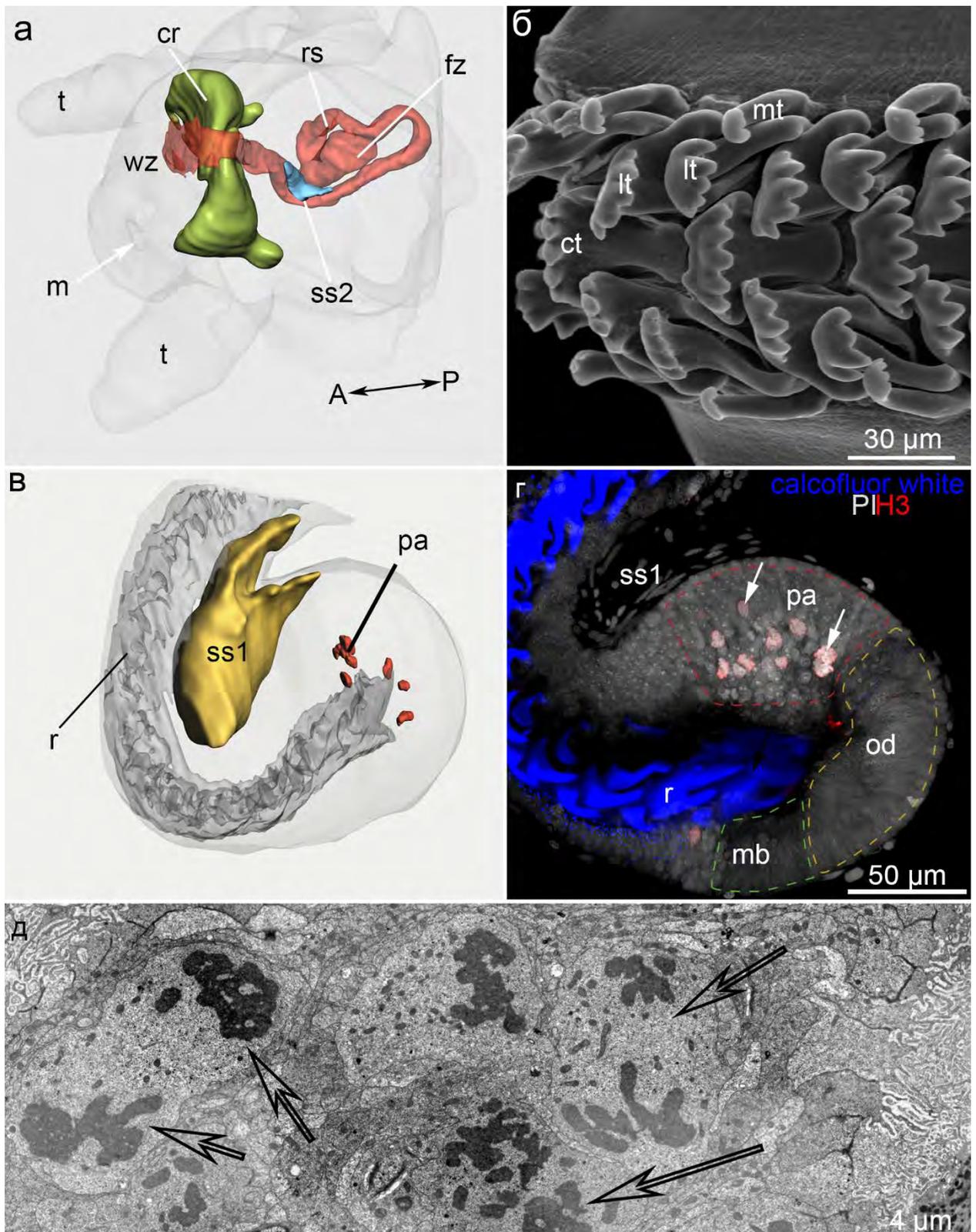


Рисунок 9. *Lacuna pallidula*. **а.** Трехмерная модель головного конца. **б.** Радула на рабочем крае, СЭМ. **в.** Трехмерная модель зоны формирования радулы. **г.** Зона формирования, КЛСМ. Синий – радула, белый – ядра, розовый – делящиеся ядра. **д.** Ультратонкое строение зоны пролиферации, ТЕМ. Деления обозначены стрелками. **Обозначения:** *cr* – хрящи одонтофора, *ct* – центральный зуб, *fz* – зона формирования зубов, *lt* – латеральный зуб, *m* – рот, *mb* – мембранобласты, *mt* – маргинальный зуб, *od* – одонтобласт, *pa* – зона пролиферации, *rs* – радулярный мешок, *ss 1* – опорная структура радулярного мешка, *ss 2* – опорная структура на загибе радулярного мешка, *t* – щупальца, *wz* – рабочий край радулы.

вания разных челюстей выявили черты сходства с составными челюстями ветигастропод. На переднем (рабочем) крае выступают родлеты, которые формируют внутренний слой челюстной пластинки, покрытый внешним гомогенным слоем. Один родлет формируется одним гнатобластом. Формирование радулы происходит в расширенном слепом конце радулярного мешка, укрепленного соединительнотканной опорной структурой. Одонтобласты *L. pallidula*, собранные в группы согласно количеству зубов в поперечном ряду, располагаются в терминальной части зоны формирования (Рисунок 9). Мембранобласты располагаются сразу за одонтобластами, что также является общей чертой, характерной для формирования радул всех типов. Мембранобласты *L. pallidula* отличаются по форме от одонтобластов, это менее вытянутые клетки с более прозрачной цитоплазмой. Зуб и мембрана формируются микровиллярной секрецией. В результате исследований зоны формирования некрупных видов (*S. planorbis* и *P. ulvae*) с мелкими зубами было показано, что количество и размер одонтобластов на один зуб увеличивается при увеличении размера зуба. Радула *L. pallidula* — вида, обладающего лецитотрофным развитием в кладке, закладывается на стадии постторсионного велигера. Личиночная радула содержит пять зубов, по морфологии очень похожих на зубы взрослой радулы. Очень быстро (за два-три ряда) личиночная радула приобретает полностью взрослую конфигурацию. При исследовании закладки радулы у двух видов с планктотрофными велигерами (*L. littorea* и *Velutina velutina*) было показано, что при полностью развитой пищеварительной системе и активном питании личинок радула у видов с более длинным периодом пребывания в планктоне закладывается позже.

Чтобы определить степень изменчивости зоны формирования при разных конфигурациях радулы **Neogastropoda**, впервые было изучено на ультраструктурном уровне глоточное вооружение трёх тропических видов группы Conoidea с разным набором зубов. В основу работы легли данные по строению зоны формирования *Clavus maestratii* (Drilliidae, 6 экз.), *Lophiotoma acuta* (Turridae, 10 экз.) и *Conus pulicarius* (Conidae, 6 экз.). Закладка радулы в

раннем онтогенезе была изучена для *Buccinum undatum* (Buccinidae, 9 личинок и 9 половозрелых особей). Для того чтобы проверить, закладывается ли радула в эмбриогенезе тех гастропод, у которых во взрослом состоянии она отсутствует, было изучено развитие безрадульной неогастроподы *Admete viridula* (Cancellariidae, 28 личинок и 5 взрослых). Глоточное вооружение Neogastropoda состоит в основном из радулы, модифицированные челюсти могут возникать у представителей с высокой пищевой специализацией. Впервые для неогастропод были получены данные по ультратонкому строению токсоглосной радулы, которые показали общие паттерны для всех коноидей вне зависимости от типа радулы. Положение одонтобластов, образующих маргинальные зубы, вне зависимости от морфологии зубов и количества их в ряду, одинаковое. Для маргинальных зубов всех трёх видов характерно дорсо-латеральное расположение групп одонтобластов, которые вытягиваются вдоль радулярного мешка таким образом, что формирующийся зуб расположен не вертикально, как у большинства гастропод, а горизонтально или под небольшим углом. Такое положение зуба и одонтобластов отличается от того, что наблюдалось при формировании зубов тениоглосной и докоглосной радул, а также стеноглосной радулы *Buccinum undatum*, и вероятнее всего, связано с удлинением и увеличением размера маргинальных зубов. Две группы одонтобластов, каждая из которых образует соответствующий маргинальный зуб, разделены соединительнотканной складкой, как это показано для неритиморф. Размер и форма одонтобластов, синтезирующих маргинальный зуб, сходны у всех трёх исследованных видов Conoidea. Мембранобласты располагаются сразу за одонтобластами и плохо отличаются от них даже на ультраструктурном уровне, что также было отмечено для ветигастропод. Новый зуб может формироваться микровиллями или мерокриновой секрецией. Отличие типа секреции может быть связано с разными этапами синтеза зуба или разными фазами синтетической активности одонтобласта. В результате работы было исследовано развитие глоточного вооружения двух видов неогастропод с лецитотроф-

ным развитием в кладке. Радула *Vuccinum undatum* закладывается в буккальной массе хобота на стадии позднего велигера. Хобот, как и у других видов неогастропод, развивается из вентральной инвагинации вентральной стенки личиночной передней кишки. Личиночная радула имеет взрослую конфигурацию и состоит из трёх зубов, которые отличаются уменьшенным размером и отсутствием хорошо выраженных зубчиков. Выстилка личиночного радулярного мешка представлена слабо дифференцированными небольшими клетками, как и у других гастропод. Второй изученный вид — безрадульный моллюск *Admete viridula*, который имеет очень длинный хобот, а из глоточного вооружения — только челюсть, слившуюся в апикальной части в трубочку. Вероятнее всего *A. viridula* питается жидкими или полужидкими тканями других животных, а челюсть служит для прокалывания мягких тканей.

Полученные результаты показали, что хобот развивается из вентральной инвагинации личиночной передней кишки, так же как и у других неогастропод. При этом радула не закладывается в эмбриогенезе *A. viridula*, что может являться ярким свидетельством гетерохронии.

Строение и развитие пищедобывательного аппарата Heterobranhia.

В этой главе впервые приведены данные по формированию и эмбриогенезу глоточного вооружения гетеробранхий для пяти видов голожаберных моллюсков (*Nudibranchia* (*Coryphella verrucosa* (5 взрослых), *Eubranchus rupium* (15 личинок и 6 взрослых), *Dendronotus frondosus* (5 взрослых), *Vayssierea elegans* (4 взрослых), *Cadlina laevis* (11 особей)), двух видов Pteropoda (*Clione limacina* (7 личинок и 17 взрослых) (Рисунок 10), *Limacina helicina* (6 личинок и 8 взрослых)) и одного вида Sacoglossa (*Limapontia senestra* (18 личинок и 17 взрослых)). Изучение глоточного вооружения разных видов показали следующие черты: 1) челюсти голожаберных моллюсков могут развиваться не только дорсо-латерально, но и вентро-латерально. Такое положение ранее не было описано для гастропод и может свидетельствовать в пользу высокой потенции буккального эпителия к формированию твёрдых хи-

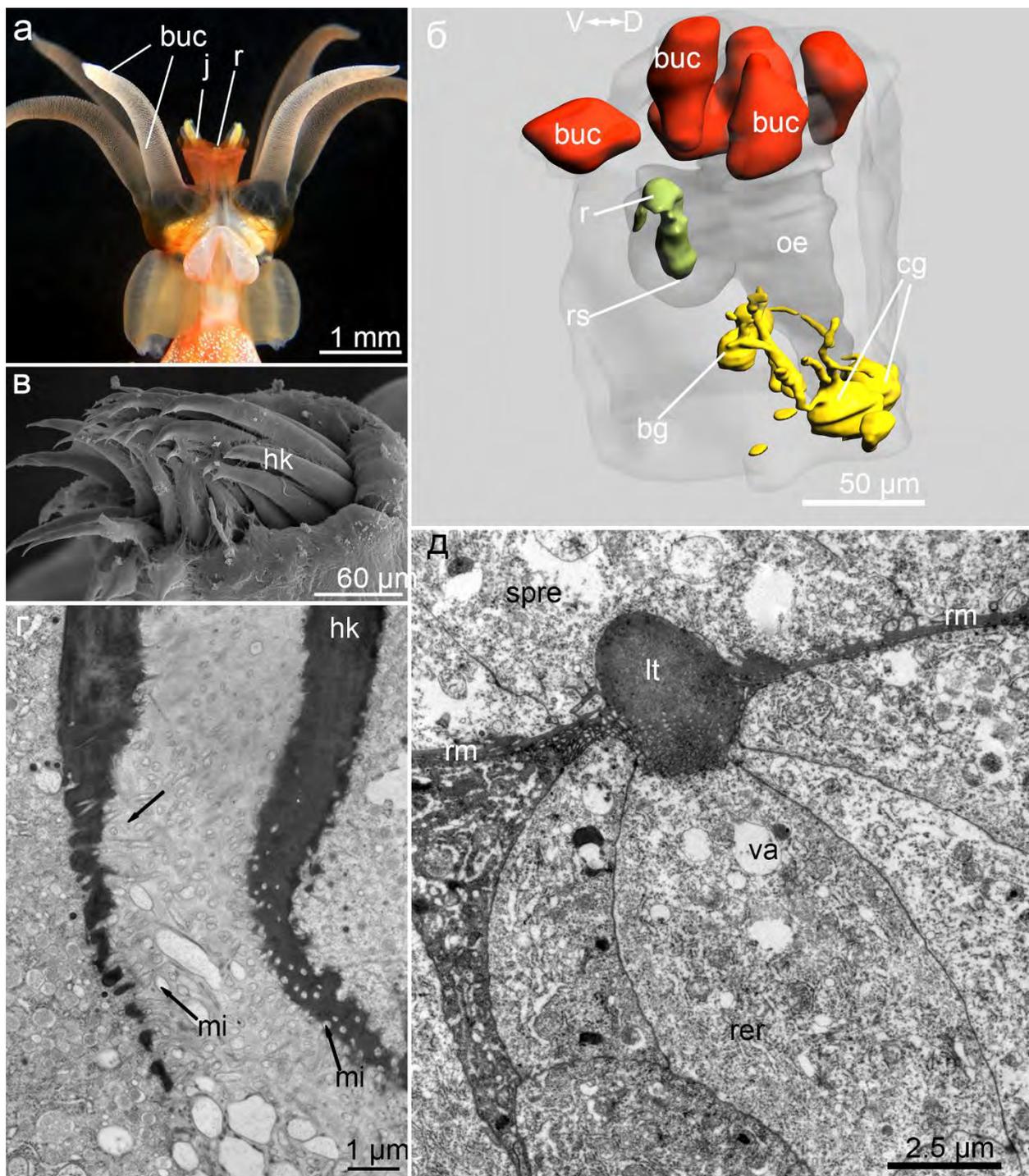


Рисунок 10. *Clione limacina*. **а.** Внешний вид с вывернутой глоткой. **б.** Трехмерная модель головного конца. **в.** Крючья, СЭМ. **г.** Продольный срез через основание крюка, ТЕМ. **д.** Срез через формирующийся зуб радулы. **Обозначения:** *bg* – буккальный ганглий, *buc* – буккальный конус, *cg* – церебральный ганглий, *hk* – крюк, *j* – челюсть, *lt* – латеральный зуб, *mi* – микровилли, *oe* – пищевод, *r* – радула, *rer* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *rm* – радулярная мембрана, *rs* – радулярный мешок, *spre* – супрарадулярный эпителий, *va* – вакуоль.

тинизированных структур по всему периметру буккальной полости, что объясняет большое разнообразие челюстных структур; 2) простые гомогенные челюстные пластинки формируются так же, как и челюсти пателлогастропод — складками гнатоэпителия. При формировании составных челюстей наблюдаются те же механизмы, что и при формировании челюстей вети- и ценогастропод. Один дискретный элемент челюсти синтезируется одной клеткой, способной к чередованию фаз покоя и активного синтеза. Таким образом, формирование челюстей гетеробранхий может быть описано двумя механизмами — постоянной и периодической секрецией; 3) основные принципы организации радулярного мешка, описанные для других гастропод, сохраняются в подклассе *Heterobranchia*, однако ультраструктурные исследования зоны формирования свидетельствуют о процессах олигомеризации, выраженных в уменьшении количества (до 1-15) одонтобластов, синтезирующих один зуб, и относительном увеличении размера клеток; 4) мембранобласты по форме и строению слабо отличаются от одонтобластов; 5) радулярный аппарат закладывается на стадии велигера, когда личинка только готовится к оседанию или выходу из кладки. Личиночная радула, так же как и у других гастропод, за исключением пателлогастропод, соответствует конфигурации взрослой радулы. Челюсти закладываются в постэмбриональном периоде; 6) личиночный радулярный мешок состоит из слабо дифференцированных клеток, как и у других изученных видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие и основные паттерны формирования радулы *Gastropoda*. В настоящей работе сформулированы гипотезы эволюционных трансформаций пищедобывательного аппарата гастропод, основанные не только на общей морфологии радулы, но и на полученных новых данных по гистогенезу радулы и челюстей, также приняты во внимание данные по формированию радулы в эмбриогенезе и раннем онтогенезе.

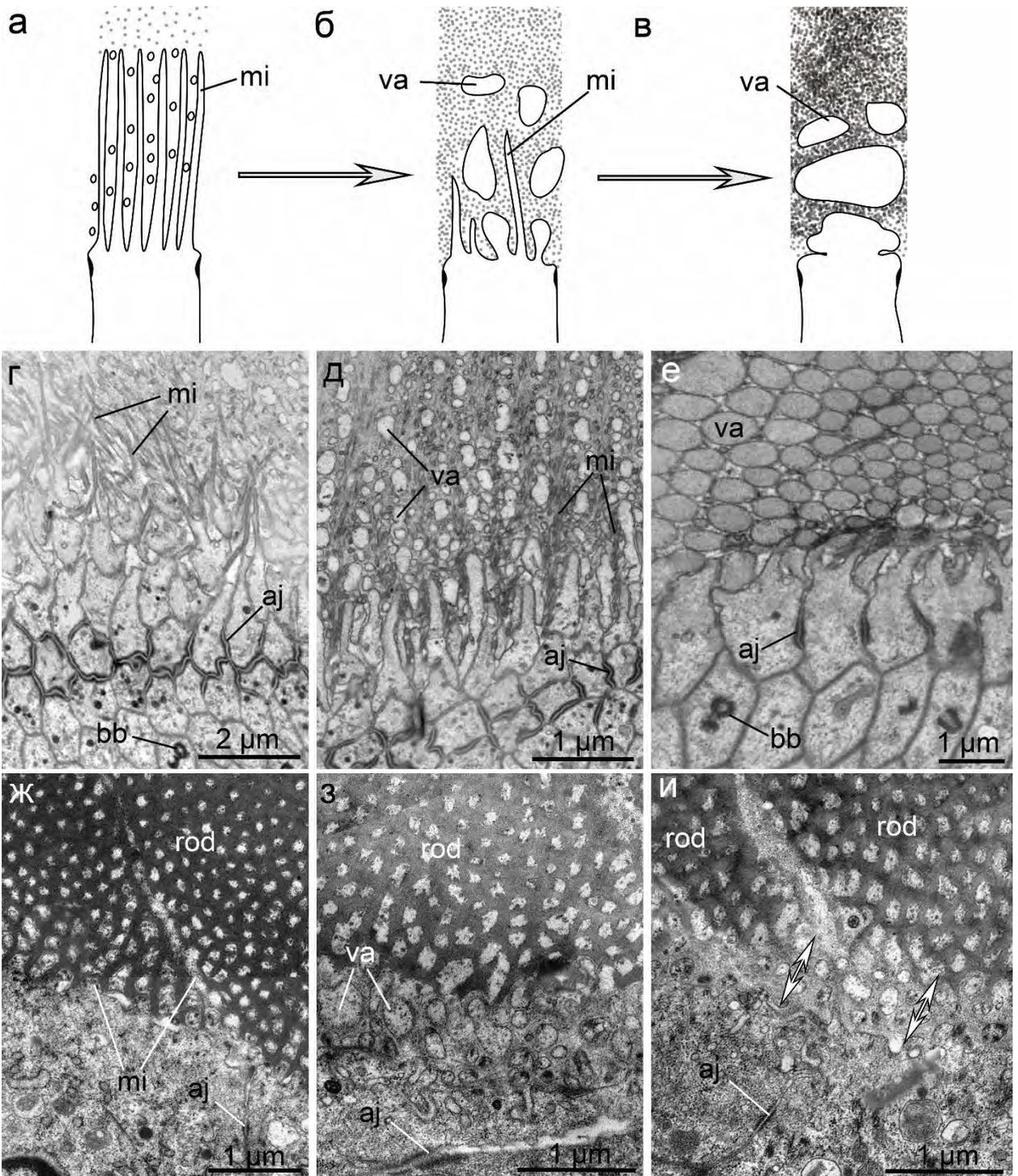


Рисунок 11. Схема механизма периодического синтеза (а-в), характерного для радулы (г-е) и челюстей (ж-и). Апикальная часть одонтобластов *Testudinalia testudinalis* и гнатобластов *Puncturella noachina*, ТЕМ. Стрелками на рисунке (и) обозначено отхождение родлета от клетки. **Обозначения:** *aj* – адгезивный контакт, *bb* – базальные тельца, *mi* – микровилли, *rod* – родлеты, *va* – вакуоль.

Основными особенностями зоны формирования радулы гастропод являются: 1) способность одонтобластов к формированию новых рядов зубов в течение всей жизни. Поскольку ряды зубов радулы сериальные, то одонтобласты проходят чередующиеся фазы активного синтеза и покоя (Рисунок 11), одни и

те же одонтобласты способны производить не один ряд зубов. Такой синтез можно назвать периодическим; 2) постоянный синтез радулярной мембраны — в отличие от радулы, она образуется перманентно; 3) поддержание клеточного гомеостаза в радулярном мешке. Для этого используются два механизма: миграция нижнего и верхнего эпителия и апоптоз. За пополнение новыми

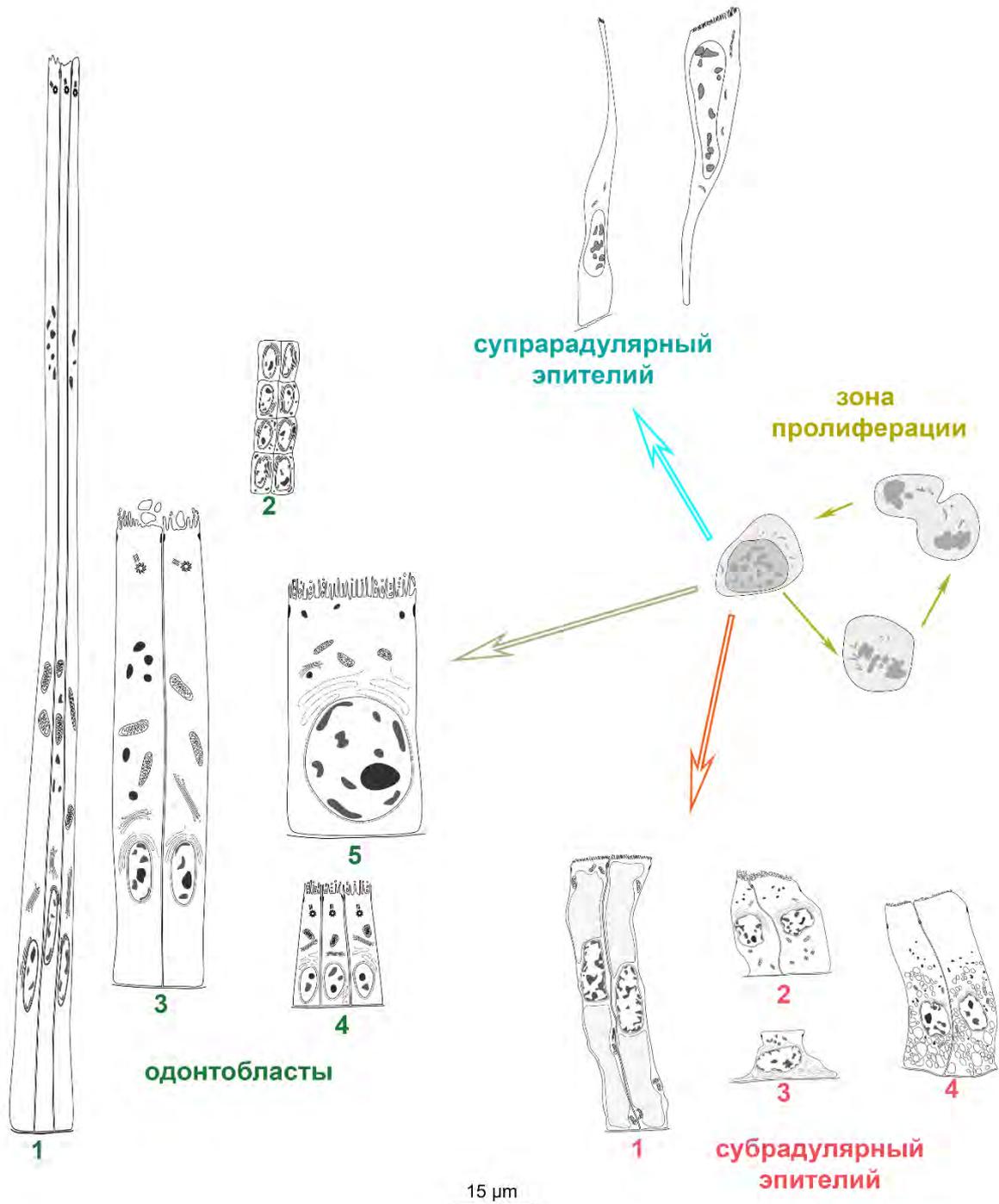


Рисунок 12. Схематическое изображение вариантов клеточной дифференцировки эпителия в зоне формирования. Одонтобласты: 1 – *Nerita litterata*, 2 – *Puncturella noachina*, 3 – *Lacuna pallidula*, 4 – *Skeneopsis planorbis*, 5 – *Dendronotus frondosus*. Субрадулярный эпителий: 1 – *Clavus maestratii*, 2, 4 – *Puncturella noachina*, 3 – *Lacuna pallidula*.

клетками отвечает зона пролиферации, клетки которой, вероятно, дают начало всем типам клеток радулярного мешка (Рисунок 12). Зона пролиферации располагается у всех гастропод в латеральных частях зоны формирования радулы в супрарадулярном (верхнем) эпителии (Рисунок 9).

Впервые было показано, что морфология радулы накладывает отпечаток на строение зоны формирования и на её гистологические особенности. В зависимости от типа радулы зона формирования может быть овальной (например, у докоглоссной и тениоглоссной радул) или расщеплённой на две части — внешне (у рипидоглоссной радулы) или внутренне (как у рипидоглоссной радулы неритиморф). Ключевую роль в трёхмерной организации радулярного мешка играет соединительнотканная оболочка, которая может разрастаться специфично для определённого типа радулы.

На клеточном уровне основными параметрами при сравнении морфогенеза разных радул оказались особенности строения одонтобластов (Рисунок 12, 13). Несмотря на высокую морфологическую изменчивость радулы, размер и форма одонтобластов демонстрируют филогенетический сигнал на уровне подклассов. Зуб докоглоссной радулы *Patellogastropoda* синтезируется тысячами очень узких и очень удлинённых одонтобластов. В центральном поле рипидоглоссной радулы ветигастропод и неритиморф, а также в различных радулах ценогастропод зубы образованы цилиндрическими одонтобластами, образующими группы из сотен клеток, синтезирующих один зуб. Наконец, зуб у гетеробранхий синтезируется относительно крупными немногочисленными одонтобластами. Сильно удлинённые маргинальные зубы рипидоглоссной радулы ветигастропод и неритиморф синтезируются группами одонтобластов, расположенных вдоль зуба в виде многорядного эпителия (Рисунок 13). Поскольку эти два подкласса не являются близкородственными, то наиболее вероятно конвергентное происхождение многорядного эпителия, формирующего маргинальные зубы схожей морфологии. На примере ценогастропод и

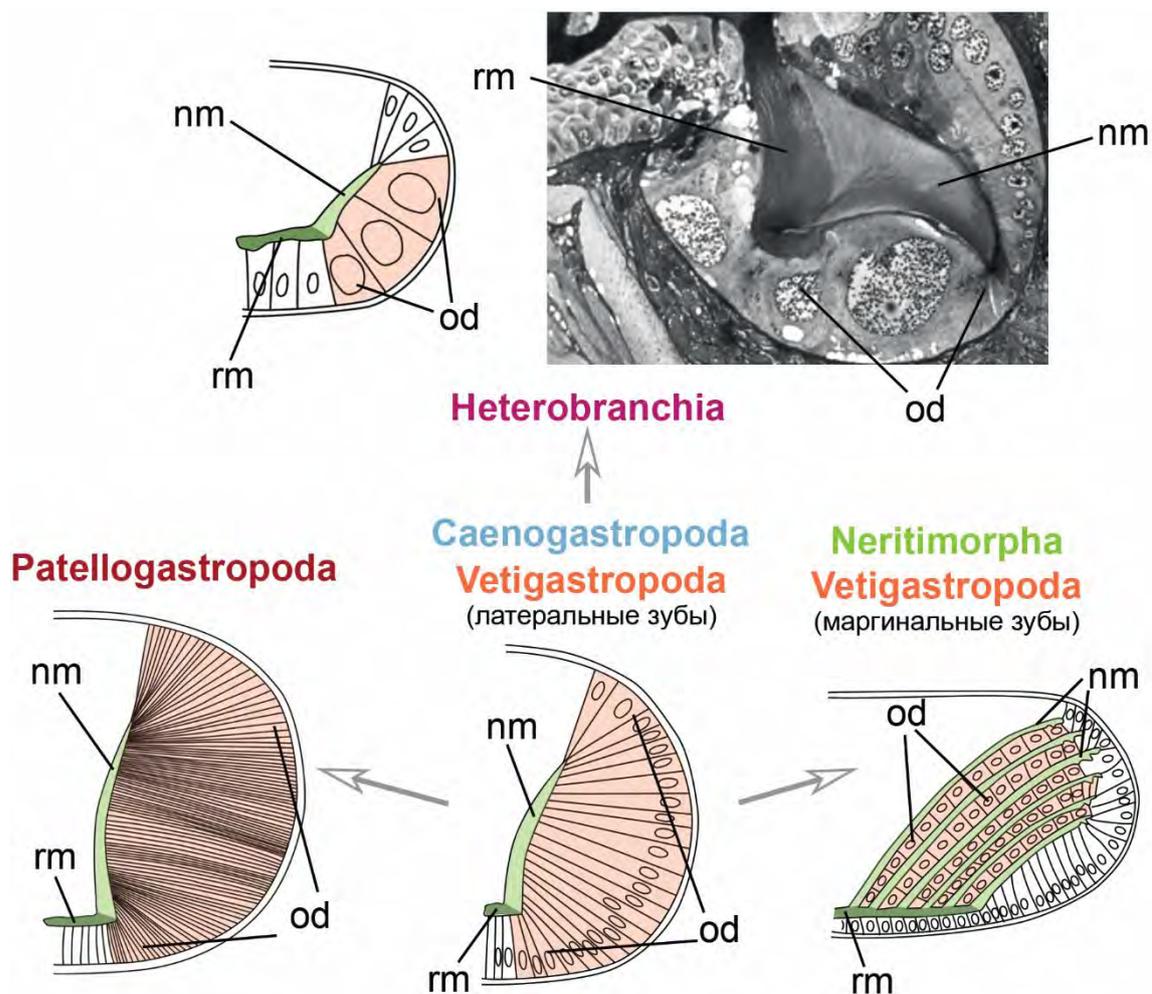


Рисунок 13. Конфигурация одонтобластов в радулярном мешке в разных группах брюхоногих моллюсков. Схему продольных срезов через зонц формирования радулы. **Обозначения:** *nm* – формирующийся зуб, *od* – одонтобласт, *rm* – радулярная мембрана.

гетеробранхий была выявлена корреляция между размером зуба и параметрами одонтобластов, синтезирующих этот зуб. Было показано, что одонтобласты уменьшаются в размере и/или количестве при относительном уменьшении размера зуба. Вероятно, при более тщательных исследованиях эта закономерность может быть прослежена в других группах.

Разнообразие и основные паттерны формирования челюстей Gastropoda. Несмотря на то, что челюсти не менее важны в функционировании пищедобывательного аппарата, механизмам их формирования и возобновления уделялось ещё меньше внимания, чем радуле. Подробных работ по формированию челюстей нет. Важным результатом настоящей работы является расширение понятия челюстей у гастропод. Челюсти могут занимать разное

положение в буккальной полости и представлять собой гомогенную или составную, парную или непарную пластинку. Благодаря ультраструктурным исследованиям челюстей можно сделать заключение, что локализация гнатоэпителия *Gastropoda* циркумбуккальная — другими словами, челюстные образования могут синтезироваться по всему периметру буккальной полости.

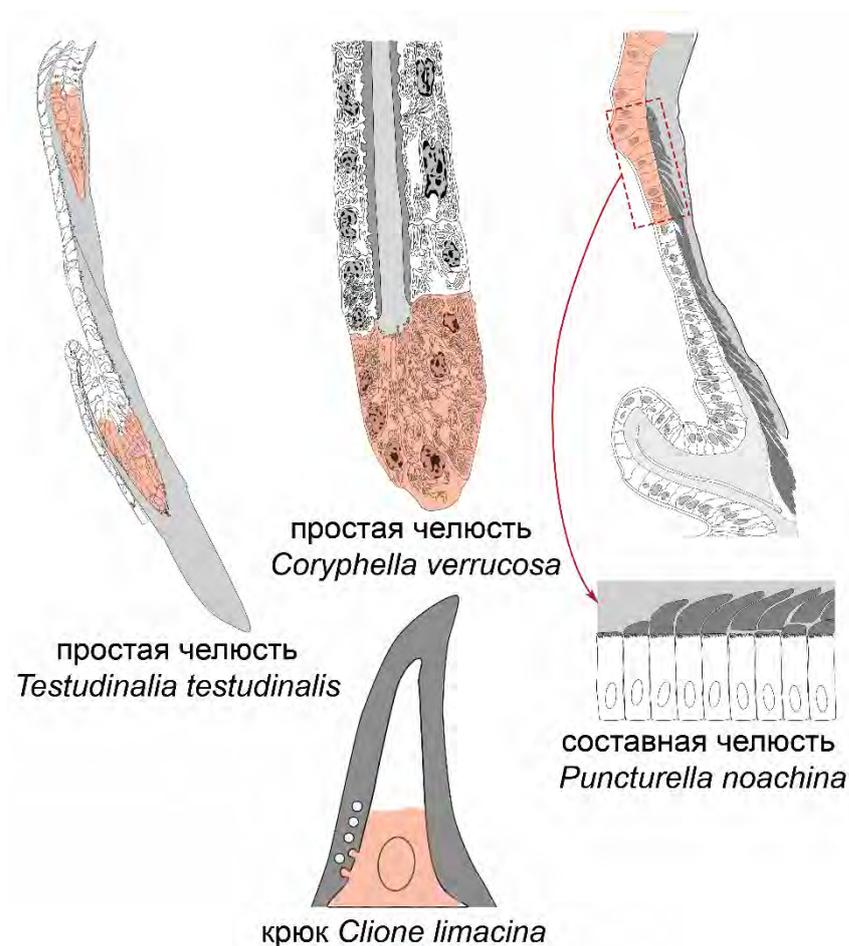


Рисунок 14. Схемы продольных срезов через челюсти разных гастропод. Цветом отмечены зоны гнатобластов.

характеристика гнатоэпителия — это развитый синтетический аппарат, отличающийся по своему ультраструктурному строению от одонто- и мембранобластов отсутствием базальных телец. Основной тип секреции — микровиллярный; 2) простая (однородная) челюсть формируется складкой гнатоэпителия в двух вариантах: с наружной стороны складки или внутри неё. Латеральные части челюсти, погружённые в эпителиальные складки (как латеральные крылья челюсти *Testudinalia* и *Coryphella*) формируются на дне складки, то есть мате-

В этой работе впервые представлены данные по формированию и ультраструктурному строению челюстей и выявлены основные закономерности их роста и возобновления в разных подклассах гастропод (Рисунок 14): 1) все челюсти, вне зависимости от локализации и функции, синтезируются специализированным буккальным эпителием — гнатоэпителием. Основная характеристика гнатоэпителия — это развитый синтетический аппарат, отличающийся по своему ультраструктурному строению от одонто- и мембранобластов отсутствием базальных телец. Основной тип секреции — микровиллярный; 2) простая (однородная) челюсть формируется складкой гнатоэпителия в двух вариантах: с наружной стороны складки или внутри неё. Латеральные части челюсти, погружённые в эпителиальные складки (как латеральные крылья челюсти *Testudinalia* и *Coryphella*) формируются на дне складки, то есть мате-

риал челюсти ограничен эпителием с двух сторон. В этом варианте наращивание челюсти идёт от заднего конца к переднему, обращённому в буккальную полость. Центральная пластинка челюсти *Testudinalia* и жевательные отростки *Coryphella* также формируются складкой, но в этом случае челюсть окружает складку гнатоэпителия, и рост пластинки терминальный; 3) составная челюстная пластинка формируется отдельными клетками гнатоэпителия, при этом каждый гнатобласт формирует одну единицу челюсти (один родлет или зубчик). Таким образом, при синтезе челюстей, так же как и при синтезе радулы, сочетаются постоянный и периодический синтез.

Онтогенез глоточного вооружения *Gastropoda*. Сравнительно-морфологический анализ данных, полученных в результате изучения развития гастропод, позволил определить основные закономерности закладки глоточного вооружения на ранних этапах развития, а также направления клеточной дифференцировки в онтогенезе, и обсудить вероятные эволюционные трансформации в группе (Рисунок 15).

Глоточное вооружение гастропод закладывается в разное время: личиночную радулу можно обнаружить на стадии велигера, ещё до метаморфоза, а челюсти появляются после оседания или выхода ювенильных особей из кладки. Радула, в отличие от челюсти, — довольно сложная структура, для развития которой требуется больше времени, поэтому её закладка сдвигается на более ранние стадии развития. Поскольку велигеры брюхоногих моллюсков не используют глоточное вооружение в питании, то такой сдвиг закладки дефинитивной структуры на личиночные стадии можно назвать гетерохронией. Для всех изученных видов, кроме долгоплавающего планктотрофного велигера *Littorinimorpha Velutina velutina* и безрадульного хищного моллюска *Admete viridula*, была показана гетерохрония в закладке радулы.

Личиночные радулы состоят из одного, трёх, пяти или семи зубцов в поперечном ряду. У *Patellogastropoda* личиночная радула всех известных видов изначально содержит три зуба в ряду, которые трансформируются в раннем онтогенезе до взрослой радулы докоглоссного типа. Пателлогастроподы —

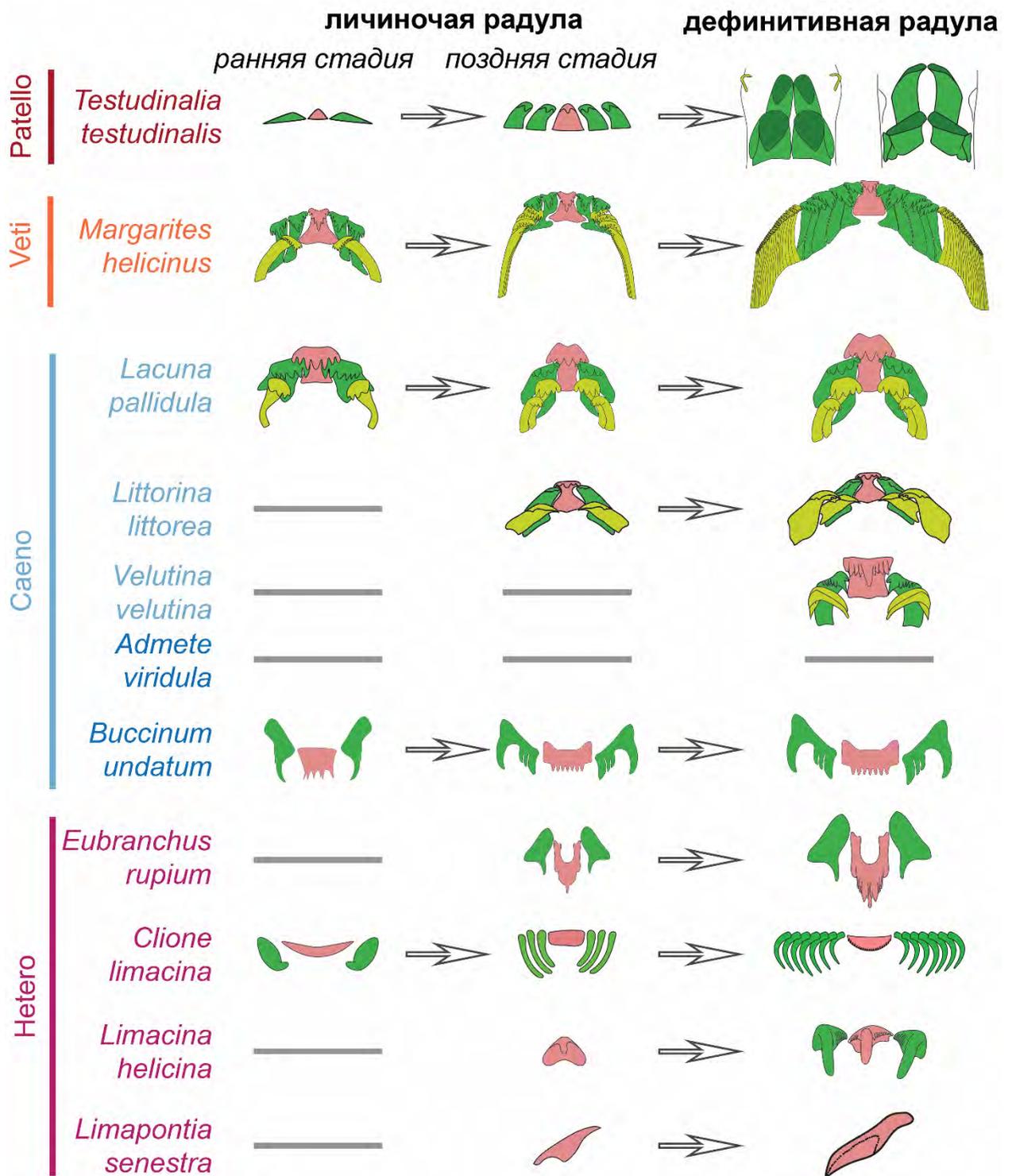


Рисунок 15. Онтогенетические изменения радулы в разных группах брюхоногих моллюсков. Прочерки означают отсутствие радулы на соответствующей стадии. Центральный зуб – красный, латеральные – зеленый, маргинальные – салатные.

это единственная группа, конфигурация личиночной радулы которой отчасти отражает анцестральное состояние, а именно наличие центрального зуба, редуцирующегося во взрослой радуле. Для всех других гастропод велигерная ра-

дула соответствует радуле взрослой особи. Ультраструктура личиночного радулярного мешка имеет схожие черты у всех личинок. Трансформация личиночной радулы во взрослую приводит к дифференцировке клеток радулярного мешка. Малоклеточное и единообразное строение личиночного радулярного мешка, при котором клетки ещё не прошли дифференцировку, характерно для всех изученных видов и объясняется, по всей видимости, личиночным состоянием, характерным для всех тканей на этапе раннего развития.

Эволюция глоточного вооружения в группе *Gastropoda*. Благодаря молекулярным исследованиям макрофилогенетические отношения брюхоногих моллюсков практически устоялись. Исключением являются *Patellogastropoda*, занимающие то базальное положение в классе *Gastropoda*, то сестринское по отношению к *Vetigastropoda*. Особенности морфологии глоточного вооружения пателлогастропод (непарная челюсть и докоглосная, или стереоглосная, радула) стали одной из причин обособленности группы от других гастропод. Поскольку стереоглосная радула, согласно литературным данным, характерна для всех других классов моллюсков, включая реликтовых *Monoplacophora*, то такое состояние радулы считается базальным для всех гастропод. Однако возможен другой сценарий, предложенный в настоящей работе, при котором стереоглосность пателлогастропод вторична и приобретена в связи с переходом к жизни и питанию на твёрдых субстратах. Такой переход послужил причиной возникновения длинной минерализованной радулы. Ключевым моментом в эволюции глоточного вооружения пателлогастропод — минерализация радулы, которая привела к потере флексиглосности (гибкости) радулярной мембраны и сужению поперечного ряда за счёт редукции зубов в нём и вытягивания его вдоль радулы (Рисунок 16). Косвенно о вторичности стереоглосного состояния радулы пателлогастропод свидетельствуют такие факты, как специализация одонтобластов и уникальная среди моллюсков минерализация гётитом (Liddiard et al., 2004; Rinkevich, 1993). Непарная челюстная пластинка пателлогастропод на клеточном уровне мало отличается от однородных челюстей у других гастропод. По внешней морфологии челюсть

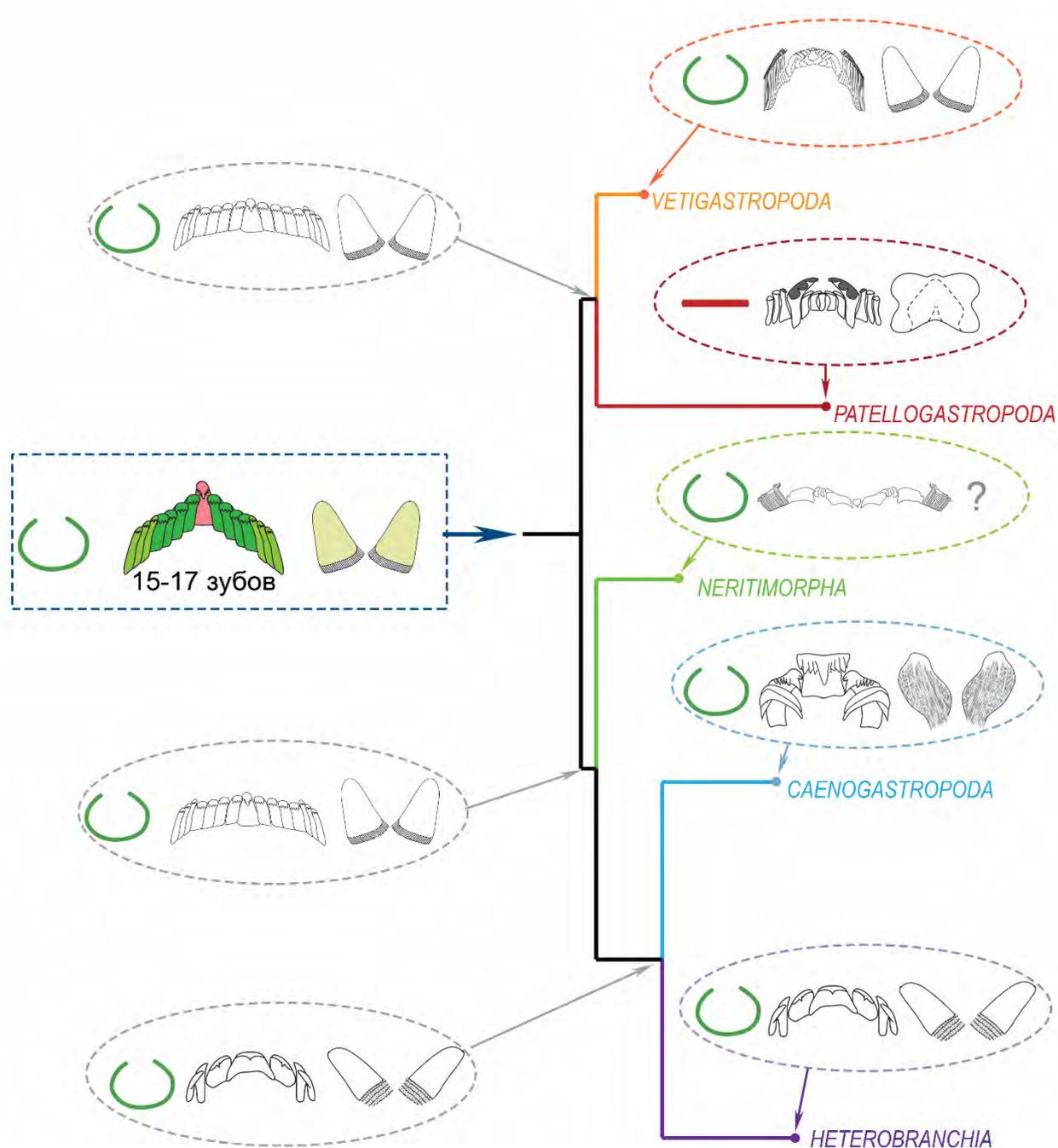


Рисунок 16. Реконструкция предкового состояния глоточного вооружения Gastropoda. Филогенетическое дерево из статьи Cunha, Giribet, 2019. Зеленый полукруг – символ флексиглосной радулы, красный отрезок – стереоглоссой. Знак «?» означает отсутствие точных данных по наличию челюстей в подклассе Neritimorpha.

представляет собой структуру, состоящую из двух симметричных половин. Учитывая, что парные латеральные или дорсо-латеральные челюсти других гастропод часто имеют кутикулярное соединение по средней линии, наиболее вероятным кажется сценарий слияния изначально парных дорсо-латеральных

простых челюстей пателлогастропод в единую пластинку для защиты буккального эпителия от воздействия твёрдых зубов радулы. Таким образом, глоточное вооружение пателлогастропод возникло вторично.

Рипидоглоссная радула *Vetigastropoda* с большим количеством зубов некоторыми авторами также определялась как базальная для всех гастропод, кроме *Patellogastropoda*. Действительно, рипидоглоссная радула с многочисленными мягкими маргинальными зубами и парные челюсти с родлетами на рабочем крае идеально приспособлены для детритофагии. Однако изучение формирования ультраструктуры рипидоглоссной радулы показало глубокие трансформации одонтобластов, синтезирующих маргинальные зубы: от групп вытянутых клеток в составе однослойного эпителия до кубических клеток, формирующих многорядный эпителий. Формирование такого эпителия — вторичная черта, возникшая в результате необходимости увеличения площади синтетической поверхности в связи с увеличением числа и размера маргинальных зубов.

Наиболее вероятным базальным типом гистогенеза является синтез одного зуба средним количеством слабодифференцированных клеток, какой характерен для центрального поля радулы ветигастропод и для зубов тениоглоссной радулы ценогастропод.

В палеонтологической летописи, к несчастью, не сохранились элементы глоточного вооружения ранних гастропод, поэтому реконструкция анцестрального состояния пищедобывательного аппарата может быть основана только на данных по морфологии современных видов, что делает её недостаточно доказательной. Тем не менее, понимание гистогенеза и закладки глоточного вооружения в онтогенезе позволяет уточнить основные положения и более точно предсказать направления эволюции. Базовым типом питания гастропод считается неизбирательная микрофагия или детритофагия. Принимая во внимание то, что у большинства моллюсков, включая реликтовых моноплакофор, радула содержит относительно небольшое количество зубов, можно предположить, что анцестральным состоянием радулы гастропод также будет

радула с 11-17-ю зубами в каждом поперечном ряду. Радула флексиглосного типа со слабодифференцированными латеральными и маргинальными зубами (Рисунок 16).

Ситуация с челюстями оказалась непростой. Более обычным для представителей разных подклассов является парная челюсть с родлетами, наиболее приспособленная для базового типа питания. Такая челюсть наиболее вероятно, является анцестральным состоянием для гастропод. Тем не менее можно отметить высокую пластичность морфологии челюстей в классе *Gastropoda* и сохранение способности к формированию челюсти по всему периметру буккальной полости.

Анцестральное состояние пищедобывательного аппарата моллюсков. Согласно последним гипотезам (Ponder et al., 2021) анцестральным состоянием глоточного вооружения моллюсков является однородная дорсальная челюсть, вероятно с латеральными утолщениями, как у *Monoplacophora* и *Patellogastropoda*, и стереоглоссная радула, подобная *Patellogastropoda*, *Polyplocophora* или *Monoplacophora*. Поскольку данные по ультратонкому строению зоны формирования, да и радулы в целом, для большинства классов, кроме *Gastropoda*, практически отсутствуют, то применять признак флексиглосности только исходя из общей морфологии радулярного аппарата не корректно. Наши предварительные данные по строению радулы хитонов показали, что их радула относится, скорее, к флексиглосному типу, что ставит под сомнение этот критерий при реконструкции анцестрального состояния радулы и требует уточнения состояния этого признака в разных классах моллюсков.

Также было показано, что челюсти могут располагаться по всему периметру буккальной полости моллюсков, включая вентральное расположение, как у *Gastropoda* и *Cephalopoda*. Поэтому вполне вероятно, что анцестральным состоянием всего типа *Mollusca* была не дорсо-латеральная одиночная челюстная пластинка моноплакофор, как предполагалось ранее, а хитинизированное утолщение по всему периметру буккальной полости с возможным формированием отдельных зубцов и утолщений в разных местах.

Челюсти трохофорных животных. Возникновение вентрального глоточного вооружения у трохофорных животных — нередкое явление, особенно ярко представленное у Annelida. Челюсти аннелид, так же как и радула моллюсков, располагаются в вентральном фарингальном органе (по сути, это карманы выстилки ротовой полости) и представляют собой модифицированные кутикулярные производные. Формирование челюстей происходит благодаря микровиллярной секреции подлежащих клеток гнатоэпителия. Челюсти Phyllodocida и многих Eunicida глубоко пронизаны живыми микровиллями гнатобластов на протяжении всего периода жизни, что говорит о перманентном росте и возобновлении челюсти (Tzetlin, Purschke 2005). Для верхнечелюстного аппарата у Dorvilleidae характерны гнатобласты, практически лишённые микровиллей, что свидетельствует об остановке роста челюсти. В некоторых случаях у видов с этим типом челюстей происходит их регулярная смена (Purschke, 1987; Paxton, 2004). Вентральное положение челюсти, сериальность и микровиллярный рост, а также смена челюстей в онтогенезе — всё это в общих чертах напоминает формирование и возобновление радулы гастропод. Однако в основе формирования радулы лежит принципиально новый механизм образования сериальных структур, который подразумевает формирование многих зубов одними и теми же клетками путём включения-выключения секреторной активности. Челюсти же аннелид не так часто меняются, но в случае смены новые челюстные элементы синтезируются новыми, соседними группами гнатобластов. Это принципиальное отличие делает радулу уникальной по отношению к глоточному вооружению других трохофорных животных структурой и отчасти обеспечивает существующее разнообразие пищевых стратегий и эволюционный успех моллюсков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе работы данные существенно расширили наши представления о морфогенезе глоточного вооружения моллюсков, что позволило выявить основные закономерности формирования радулы и челюстей. Радула

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

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

ВЫВОДЫ

1. Формирование челюстей и радулы Gastropoda имеет общие черты на клеточном уровне и может быть описано как сочетание непрерывной (синтез радулярной мембраны и простой челюсти) и периодической (синтез зубов радулы и родлетов челюстей) секреции. Периодический тип секреции, при котором происходит смена периода активного синтеза периодом покоя одонтобластов, обеспечивает формирование сериальных зубов и является новоприобретённым для моллюсков.

2. Радула начинает закладываться у личинок гастропод, что можно рассматривать как гетерохронию, потому что на личиночной стадии она не функционирует. В каждом ряду формирующейся радулы закладывается небольшое число (3-7) слабо дифференцированных зубов, при этом один зуб формируется небольшим (5-10) числом клеток. Эти особенности являются следствием гетерохронии, то есть сдвига закладки радулы на ранние стадии развития.
3. Нефункциональная личиночная радула сразу закладывается с характерными особенностями того или иного типа организации, который соответствует взрослой радуле того же вида. Таким образом, в развитии радулы в большинстве случаев не происходит рекапитуляции анцестрального состояния. Черты рекапитуляции можно отметить только у *Patellogastropoda*, так как у них радула закладывается с центральным зубом (как у всех остальных гастропод), а впоследствии этот зуб редуцируется.
4. Анцестральный тип секреции зубов радулы состоит в формировании одного зуба несколькими сотнями унифицированных одонтобластов (как у *Caenogastropoda*). В пределах класса гастропод есть два основных направления эволюции механизма формирования зубов. Один из них — полимеризация одонтобластов до нескольких тысяч (как у *Patellogastropoda*), другой — олигомеризация одонтобластов вплоть до одного одонтобласта на зуб (как у некоторых *Heterobranchia*). Исходно зубы формируются однослойным эпителием, но у *Vetigastropoda* и *Neritimorpha* особенно удлинённые и многочисленные зубы формируются видоизменённым многорядным эпителием.
5. Сравнительно-морфологический анализ глоточного вооружения брюхоногих моллюсков позволяет предполагать, что анцестральным состоянием для *Gastropoda* является флексиглоссная радула, в которой в каждом поперечном ряду содержится 11-17 слабо дифференцированных зубов. Наличие парных латеральных челюстных пластинок можно рассматривать как анцестральную черту, с сохранением потенции к формированию челюстей по всему периметру выстилки буккальной полости.

Публикации по теме диссертации в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science и/или RSCI:

1. **Vortsepneva E.**, Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A. Morphology of the jaw apparatus in 8 species of Patellogastropoda (Mollusca, Gastropoda) with special reference to *Testudinalia tesulata* (Lottiidae) // *Zoomorphology*. — 2013. — Vol. 132. — P. 359–377. DOI 10.1007/s00435-013-0199-y. CiteScore 2.3
2. **Ворцепнева Е. В.**, Цетлин А. Б. Новые данные по тонкому строению крючьев *Clione limacina* (Gastropoda, Heterobranchia, Gymnosomata) и разнообразие челюстного аппарата Gastropoda // *Зоологический журнал*. — 2014. — Vol. 93. № 3. — P. 466–478. CiteScore 0.8.
3. **Vortsepneva E.**, Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A. Fine morphology of the jaw apparatus in one species of Fissurellidae (*Puncturella noachina*) // *Journal of Morphology*. — 2014. — Vol. 275. № 7. — P. 775–787. DOI 10.1002/jmor.20259. CiteScore 2.9.
4. Mikhlina A. L., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Functional morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (Opisthobranchia, Gastropoda) // *Invertebrate zoology*. — 2015. — Vol. 12. — № 2. — P. 175–196. DOI 10.15298/invert-zool.12.2.04. CiteScore 2.0.
5. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Budaeva N. Morphogenesis and fine structure of the developing jaws of *Mooreonuphis stigmatis* (Onuphidae, Annelida) // *Zoologischer Anzeiger*. — 2017. — Vol. 267. — P. 42–62. DOI 10.1016/j.jcz.2017.02.002. CiteScore 2.5.
6. Mikhlina A., Tzetlin A., **Vortsepneva E.** Renewal mechanisms of buccal armature in *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // *Zoomorphology*. — 2018. — Vol. 137. — № 1. — P. 31–50. DOI 10.1007/s00435-017-0370-y. CiteScore 2.3.
7. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. General morphology and ultrastructure of the radula of *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) (Patellogastropoda, Gastropoda) // *Journal of Morphology*. — 2019. — Vol. 280. № 11. — P. 1714–1733. DOI 10.1002/jmor.21063. CiteScore 2.9.
8. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Kantor Y. First ultrastructural study of the formation of the hypodermic radula teeth of *Conus* (Neogastropoda: Conidae) // *Journal of Molluscan Studies*. — 2019. — Vol. 85. № 2. — P. 184–196. DOI 10.1093/mollus/eyz010. CiteScore 2.3
9. Mikhlina A. L., Tzetlin A. B., Ekimova I. A., **Vortsepneva E. V.** Drilling in the dorid species *Vayssierea* cf. *elegans* (Gastropoda: Nudibranchia): functional and comparative morphological aspects // *Journal of Morphology*. — 2019. — Vol. 280. № 1. — P. 119–132. DOI 10.1002/jmor.20922. CiteScore 2.9.

10. **Vortsepneva E. V.** Radula morphology of *Clione limacina* (Phipps, 1774) (Gastropoda: Heterobranchia: Gymnosomata) // Invertebrate zoology. — 2020. — Vol. 17. № 3. — P. 291–309. DOI 0.15298/invertzool.17.3.06. CiteScore 2.0.
11. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. Radula formation in two species of Conoidea (Gastropoda) // Journal of Morphology. — 2020. — Vol. 281. — № 10. — P. 1328–1350. DOI 10.1002/jmor.21250. CiteScore 2.9.
12. Tzetlin A., Budaeva N., **Vortsepneva E.**, Helm C. New insights into the morphology and evolution of the ventral pharynx and jaws in Histriobdellidae (Eunicida) // Zoological Letters. — 2020. — Vol. 6. — № 1. — P. 1–19. DOI 10.1186/s40851-020-00168-2. CiteScore 5.4.
13. Mikhlina A., Ekimova I., **Vortsepneva E.** Functional morphology and post-larval development of the buccal complex in *Eubranchus rupium* (Nudibranchia: Aeolidida: Fionidae) // Zoology. — 2020. — Vol. 143. 125850. — P. 1–16. DOI 10.1016/j.zool.2020.125850. CiteScore 3.3.
14. **Vortsepneva E.**, Khramova Y. V., Nikishin D. A. Development of the limpet *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) (Patellogastropoda, Mollusca) from the White Sea, with special reference to the radula // Invertebrate Reproduction and Development. — 2020. — Vol. 64. — № 4. — P. 296–311. DOI 10.1080/07924259.2020.1821798. CiteScore 1.7.
15. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: formation and morphology of the radula in *Puncturella noachina* // Journal of Morphology. — 2021. — Vol. 282. — № 10. — P. 1523–1532. DOI 10.1002/jmor.21402. CiteScore 2.9.
16. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: formation and development in *Margarites helycinus* Phipps, 1774 (Trochoidea, Vetigastropoda) // Journal of Morphology. — 2021. — Vol. 282. — № 11. — P. 1683–1697. DOI 10.1002/jmor.21413. CiteScore 2.9.
17. **Vortsepneva E.**, Herbert D. G., Kantor Y. The rhipidoglossan radula: radular morphology and formation in *Nerita litterata* (Gmelin, 1791) (Neritimorpha, Neritidae) // Journal of Morphology. — 2022. — Vol. 283. — № 3. — P. 363–373. DOI 10.1002/jmor.21448. CiteScore 2.9.
18. Mikhlina A., Lisova E., **Vortsepneva E.** Formation of buccal armature of *Cadlina laevis* (Linnaeus, 1767) (Nudibranchia, Gastropoda) // Zoomorphology. — 2022. — Vol. 141. — № 3. — P. 245–261. DOI 10.1007/s00435-022-00576-2. CiteScore 2.3.
19. **Vortsepneva E.**, Mikhlina A., Kantor Y. Main patterns of radula formation and ontogeny in Gastropoda // Journal of Morphology. — 2023. — Vol. 284. — № 1. — P. 1–19 DOI 10.1002/jmor.21538. CiteScore 2.9.

Материалы конференций

20. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. — 2011. Ultrastructure of jaws in gastropods. Do the jaws of mollusks and polychaeta have similar structure? // 2nd International congress on Invertebrate morphology. Program and abstracts, — P. 148.
21. **Ворцепнева Е. В.**, Будаева Н. Е. Смена челюстного аппарата в онтогенезе *Mooreonuphis stigmatis* (Onuphidae, Polychaeta) // Материалы XII научной конференции "Морская биология, геология, океанология — междисциплинарные исследования на морских стационарах", посвящённой 75-летию ББС им. Н. А. Перцова, 27 февраля – 1 марта. Т-во научных изданий КМК Москва. — 2013. — P. 58–61.
22. **Vortsepneva E. V.**, Budaeva N. E. Jaw replacement in ontogeny of *Mooreonuphis stigmatis* (Polychaeta, Onuphidae) // XI International Polychaete Conference. Program and Abstract Handbook. jtpress Queensland. — 2013. — P. 126–126.
23. Mikhlina A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. General morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (M. Sars, 1829) (Gastropoda: Opisthobranchia) // 3rd International Congress on the Invertebrate Morphology. Program and Abstract Book. Berlin, Germany. — 2014. — P. 241.
24. **Vortsepneva E.**, Tzetlin A., Budaeva N. Do annelids molt? // 3rd International Congress on the Invertebrate Morphology. Program and Abstract Book. Berlin, Germany. — 2014. — P. 99.
25. Mikhlina A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Functional morphology of the food-obtaining apparatus of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // 5th International workshop on Opisthobranchs (13th-15th, July 2015, Porto — Portugal). Program and Abstract Book. — 2015. — P. 28.
26. Mikhlina A., **Vortsepneva E.**, Tzetlin A. Histological structure of the radular sheath of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // 5th International workshop on Opisthobranchs (13th-15th, July 2015, Porto — Portugal). Program and Abstract Book. — 2015. — P. 47–48.
27. **Ворцепнева Е. В.**, Михлина А. Л., Цетлин А. Б. Челюстные образования трохофорных животных // Школа для молодых специалистов и студентов «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. ЗИН РАН Санкт-Петербург. — 2016. — P. 28.
28. Mikhlina A., Ekimova I., **Vortsepneva E.** Morphofunctional analysis of the buccal complex in two species of nudibranch molluscs // Programme and Abstract Book of World Congress of Malacology 2016. Penang, Malaysia. — 2016. — P. 171.

29. **Vortsepneva E.**, Kantor Y., Mikhlina A., Tzetlin A. Radula of gastropoda: formation and renewal // The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4). Издательство "Перо". Москва. — 2017. — P. 257.
30. Ворцепнева Е. В. Загадки организации радулы у моллюсков-аплакофор // Зоология беспозвоночных — Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.). Москва. — 2018. — P. 32.
31. Mikhlina A., Ekimova I., Tzetlin A., **Vortsepneva E.** Ontogenetic development of the buccal musculature and armature in nudibranch mollusc *Eubranchus rupium* (Møller, 1842) // Marine biology, geology and oceanography — interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. KMK Scientific Press Moscow. — 2018. — P. 34–35.
32. **Vortsepneva E.** Development of *Testudinalia tessulata* in the White Sea // Marine biology, geology and oceanography — interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. KMK Scientific Press Moscow. — 2018. — P. 22–23.
33. **Ворцепнева Е. В.** Развитие *Testudinalia tessulata* (Mollusca, Gastropoda) в Белом море // Труды VII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)”. ООО "ПолиПРЕСС" Тверь. — 2019. — P. 79.
34. **Vortsepneva E.**, Kantor Y. Radula fine morphology of the Conoidea // Abstracts of the international seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks, September 26-27. Vladivostok, Russia. — 2019. — P. 75–76.
35. Tzetlin A., Budaeva N., **Vortsepneva E.**, Conrad H. *Histriobdella homari*, Histriobdellidae. Fine structure of ventral pharynx and jaws // Abstract book of XIII International Polychaete Conference. Long Beach, California, USA. — 2019. — P. 37.
36. **Vortsepneva E.**, Kantor Y. Rhipidoglossan radula of Gastropoda: morphology and formation // Book of abstracts. 9th European Congress of Malacological Societies, Prague 5-9 September. — 2021. — P. 37.
37. **Ворцепнева Е. В.**, Кантор Ю. И. Закономерности формирования глоточного вооружения брюхоногих моллюсков // XIV всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря». ЗИН РАН. 4-7 октября. — 2022. — P. 25.

Благодарности

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

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

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