

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Михлина Анна Леонидовна

**Морфология и функциональный анализ пищедобывательного
аппарата голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia)**

03.02.04 — зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА — 2020

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель — ***Ворцenneва Елена Владимировна,***
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты — ***Винарский Максим Викторович,***
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский
государственный университет,
профессор, заведующий лабораторией
макроэкологии и биогеографии
беспозвоночных

— ***Наумов Андрей Донатович,***
доктор биологических наук,
Беломорская биологическая станция
ФГБУН Зоологического института РАН,
главный научный сотрудник

— ***Дгебуадзе Полина Юрьевна,***
кандидат биологических наук,
лаборатория поведения низших
позвоночных ФГБУН Института проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
РАН,
старший научный сотрудник

Защита диссертации состоится «__» _____ 20__ г. в __ часов на заседании диссертационного совета МГУ.03.07

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет МГУ, ауд. М-1.

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 ИАС «ИСТИНА»: <http://istina.msu.ru/dissertations/264931997/>

Автореферат разослан «__» _____ 20__ г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Голожаберные моллюски (Nudibranchia) – крупный отряд класса брюхоногих моллюсков (Gastropoda), включающий около 3000 видов (Wägele, Klussman-Kolb, 2005). Представители отряда отличаются широким распространением и большим биологическим разнообразием. В пределах Nudibranchia выделяют два подотряда (Doridina и Cladobranchia), среди которых наибольшим числом видов характеризуются: инфраотряд Doridoidei (в составе подотряда Doridina) и подотряд Cladobranchia (Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Wägele et al., 2013). Голожаберные моллюски являются важной частью донных сообществ и характеризуются широким спектром типов питания: от скребущего до сверлящего. В число объектов питания голожаберных моллюсков могут входить представители разных типов беспозвоночных животных, при этом выбор пищевых объектов зачастую видоспецифичен или специфичен для рода (Aboul-Ela, 1959; Göbeller, Klussman-Kolb, 2011). Согласно современным представлениям, эволюция пищедобывательного аппарата, включая буккальный комплекс органов, тесно связана с пищевой специализацией (Thompson, 1976; Cimino, Ghiselin, 1999; Göbeller, Klussman-Kolb, 2011). Несмотря на то, что описание морфологии буккального комплекса органов и типов питания Nudibranchia проводилось неоднократно (Graham, 1938; Young, 1969; Willows, 1978; Shaw, 1991; Gosliner, 1994), все они направлены на описание морфологии отдельных структур, с акцентом на общую морфологию буккального вооружения (радулы и челюстей) в таксономическом ключе (Wägele, 1989; Lima, Simone, 2015), или на функциональную морфологию отдельных структур пищедобывательного аппарата (Willows, 1978; Lambert, 1991; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991). Работ по функционированию буккального комплекса органов, как единой системы, практически нет, за исключением нескольких исследований (Morse, 1968; Crampton, 1977). Разнообразие биологии голожаберных моллюсков в сочетании с высокой пищевой специфичностью создало предпосылки для появления широкого спектра морфологии пищедобывательных аппаратов, а, следовательно, и механизмов питания. Определение эволюционных трендов преобразований буккального комплекса органов в зависимости от типа питания возможно при сочетании морфологических данных и достоверных филогенетических построений. Несмотря на большое количество работ, посвященных филогенетическим отношениям как различных семейств голожаберных моллюсков (Carmona et al., 2013; Ekimova et al., 2015; Shipman, Gosliner, 2015; Cella et al., 2016; Hallas, Gosliner, 2015; Pola et al., 2012; Martynov, Korshunova, 2015), так и

всей группы в целом (Wägele, Willan, 2000; Wägele et al., 2013; Goodheart et al., 2016; 2017), до сих пор слабо очерчены границы морфологической изменчивости буккального комплекса органов, и недостаточно прослежены пути эволюции пищедобывательного аппарата в пределах отряда голожаберных моллюсков в целом и его подотрядов в частности.

Цели и задачи работы. Целью работы является реконструкция путей эволюции пищедобывательного аппарата голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia) на основе оригинальных данных морфофункционального анализа буккального комплекса органов и типов питания ряда видов голожаберных моллюсков из подотрядов Doridina и Cladobanchia. Для достижения цели поставлены следующие задачи: 1) изучить общую и тонкую морфологию пищедобывательного аппарата у четырех видов голожаберных моллюсков с разными типами питания, относящихся к разным подотрядам: подотряду Cladobanchia (*Dendronotus frondosus* (Ascanius, 1878); *Coryphella verrucosa* (M. Sars, 1829), *Eubbranchus rupium* (Møller, 1842)) и подотряду Doridina (*Vayssiarea elegans* (Baba, 1930)); 2) провести прижизненные наблюдения за процессом питания моллюсков; 3) провести морфофункциональный анализ и предложить механизм функционирования пищедобывательного аппарата у представителей разных групп голожаберных моллюсков; 4) провести сравнительный анализ полученных данных и выдвинуть гипотезу о возможных путях морфологических преобразований пищедобывательного аппарата у голожаберных моллюсков с разными типами питания.

Научная новизна. Комплексное изучение морфологии пищедобывательного аппарата и прижизненные наблюдения за процессом питания представителей обоих подотрядов Nudibranchia позволило впервые описать возможный механизм функционирования пищедобывательного аппарата. В результате исследования были впервые выявлены сходные морфологические адаптации пищедобывательных аппаратов у моллюсков филогенетически далеких групп со схожим типом питания: появление специализированных мышц и желез, редукция или развитие опорных элементов радулярного аппарата, — что позволяет прояснить пути эволюции этих групп. Также впервые выдвинуты предположения о возможных путях морфологических преобразований пищедобывательных аппаратов голожаберных моллюсков в зависимости от спектра питания и общности происхождения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Работа содержит обширные морфологические данные, расширяющие представление об анатомии моллюсков, в частности об устройстве пищеварительной системы. Результаты исследования способствуют пониманию механизмов адаптации

моллюсков к различным типам питания. Полученные данные включены в программу спецкурсов для студентов-бакалавров и студентов-магистров кафедры зоологии беспозвоночных.

Методология и методы исследования. Методологической основой исследования стал анализ морфологических данных, а также результатов наблюдений за процессом питания *in vivo*. Для изучения расположения и закрепления буккального комплекса органов у крупных особей проводились анатомические вскрытия. Для изучения общей морфологии пищедобывательного аппарата и топологии входящих в него структур были созданы трехмерные реконструкции по серии полутонких срезов, а также применялся метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для изучения гистологического строения структур пищедобывательного аппарата на световом микроскопе были изготовлены серии полутонких срезов; для изучения тонкой морфологии пищедобывательного аппарата был применен метод трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ). Объекты были зафиксированы для каждого метода исследования согласно стандартным протоколам. Перед фиксацией все особи были расслаблены раствором $MgCl_2$, разбавленным морской водой в соотношении 1:1.

Перед проведением наблюдений за процессом питания *in vivo* моллюсков содержали в проточном морском аквариуме при 4°C в течение 48 или 24 часов без пищи. Затем моллюсков подсаживали в аквариум к гидроидным полипам. Процесс питания фотографировали с помощью фотокамеры с макрообъективом или снимали на видео. Из полученных снимков монтировали видео с частотой 25 кадров в секунду.

Положения, выносимые на защиту:

1) Типы питания голожаберных моллюсков. На основе данных морфофункционального анализа и прижизненных наблюдений за процессом питания, а также литературных данных было показано наличие одинаковых основных стадий процесса питания у голожаберных моллюсков из разных подотрядов, но с одинаковым типом питания (например, скребущим или сверлящим). При этом в механизме функционирования пищедобывательного аппарата у представителей разных подотрядов, обладающих одинаковым типом питания (например, сверлящим), могут наблюдаться существенные различия. Для вида *Coryphella verrucosa* был описан новый для голожаберных моллюсков тип питания — всасывающе-измельчающий.

2) Строение пищедобывательного аппарата голожаберных моллюсков. Выявлены два принципиальных плана строения пищедобывательного аппарата Nudibranchia. Для голожаберных моллюсков инфраотряда Doridoidei (подотряд Doridina) характерны: буккальная мускулатура,

состоящая из тонких и многочисленных мышечных пучков; отсутствие парных челюстей с жевательными отростками; наличие широкой радулы с редуцированным центральным зубом и крепкими и крупными латеральными зубами. Для голожаберных моллюсков подотряда Cladobranchia характерны: буккальная мускулатура, состоящая из крупных немногочисленных мышечных пучков; парные, шлемовидные челюстные пластинки с хорошо развитыми жевательными отростками; обычно узкая радула с сильным центральным зубом и в той или иной мере редуцированными латеральными зубами. Общий план строения пищедобывательного аппарата, характерный для надсемейства: расположение, количество и размер мышечных пучков, степень развитости челюстей и план строения радулы, — в целом сохраняется при различиях в типах питания.

3) Функциональные изменения строения пищедобывательного аппарата. Впервые были определены основные признаки, морфология которых варьирует в зависимости от типа питания. К ним относятся: строение жевательных отростков челюстей, детали строения радулярного аппарата (увеличение относительного размера зубов радулы, редукция отдельных зубов, образование дополнительных групп зубов и т.п.) и модификация структур для выполнения специализированных функций (например, формирование помпы на основе буккальной мускулатуры, а на основе ротовых желез — специфической железы, растворяющей известковые стенки) являются адаптивными и специфичными для разных типов питания. Функциональные изменения морфологии буккального комплекса органов возникают на базе плана строения, общего для филогенетически близких видов моллюсков.

Апробация работы. Основные результаты данной работы были доложены и обсуждены на следующих конференциях:

- 1) XXI Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2014" (Москва, Россия, 7-11 апреля 2014 г.);
- 2) 3rd International Congress on Invertebrate Morphology (Берлин, Германия, 3-7 августа 2014 г.);
- 3) XXII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2015" (Москва, Россия, 13-17 апреля 2015 г.);
- 4) 4th International workshop on Opisthobranchs (Порту, Португалия, 13-15 июля 2015 г.);
- 5) XXIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2015" (Москва, Россия, 11-15 апреля 2016 г.);
- 6) World Congress of Malacology 2016 (Пенанг, Малайзия, 18-24 июля 2016 г.);

- 7) III Всероссийская конференция с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (Санкт-Петербург, Россия, 26-28 сентября 2016 г.);
- 8) 4th International Congress on Invertebrate Morphology (Москва, Россия, 18-23 августа 2017 г.);
- 9) XIII Всероссийская конференция "Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря" (Санкт-Петербург, Россия, 17-20 октября 2017 г.);
- 10) V International Heterobranch Workshop (Фремантл, Австралия, 2-5 сентября 2018 г.);
- 11) Международная конференция в честь 80-летия Беломорской биологической станции МГУ «Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах» (Москва, Россия, 19-20 ноября 2018 г.);
- 12) Юбилейная конференция в честь 160-тилетия кафедры зоологии беспозвоночных «ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ – НОВЫЙ ВЕК» (Москва, Россия, 19-21 декабря 2018 г.);
- 13) International Seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks (Владивосток, Россия, 26-27 сентября 2019 г.);
- 14) Всероссийская научная конференция с международным участием МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ МАЛАКОФАУНЫ: (Борок, 14-18 октября 2019 г.).

Публикации. По материалам работы опубликовано 19 печатных работ, из них 3 статьи – в научных журналах, рекомендованных ВАК РФ, и 16 статей — в материалах международных и всероссийских конференций.

Структура диссертации. Текст работы изложен на 168 страницах и состоит из введения, четырех глав: обзор литературы, материалы и методы, результаты, обсуждение результатов, — заключения, списка литературы и приложения. Приложение I включает 51 иллюстрацию, Приложение II содержит 1 таблицу. Список литературы включает 192 источника, из которых 9 представлены русскоязычными источниками, а 183 — на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает свою самую искреннюю благодарность и глубокую признательность Е.В. Ворцепневой — руководителю, которая в ходе работы мудро направляла, помогала решать самые сложные вопросы, обучала тонкостям работы с материалом, а также поддерживала во всех начинаниях. Искреннюю благодарность автор выражает д.б.н. проф. А.Б. Цетлину за ценные советы во время работы и правильные вопросы во время

обсуждений, которые позволяли взглянуть на полученные результаты с новой стороны, подчеркнуть достоинства работы и выявить недочеты в изложении. Автор глубоко признателен И.А. Екимовой за всестороннюю моральную поддержку, ценные советы, связанные с вопросами филогении и систематики, а также за продуктивное обсуждение различных этапов работы. Глубокую признательность выражает автор д.б.н. Ю.И. Кантору за советы и замечания, а также методические секреты, позволившие украсить и дополнить результаты работы новой и важной информацией. Автор выражает благодарность д.б.н., проф. РАН Е.Н. Темеревой за взятый на себя труд по рецензированию текста, а также за методические рекомендации, ценные замечания при подготовке рукописи, позволившие улучшить оригинальный текст. Автор глубоко признателен безвременно ушедшей к.б.н. А.Р. Косьян за рецензирование первого варианта текста, а также за ценные комментарии по структуре работы. Автор благодарит д.б.н. Н.М. Бисерову, к.б.н. И.А. Косевича, к.б.н. А.И. Лаврова, Б.В. Осадченко и А.Ю. Фрих-Хар за ценные советы по различным методам микроскопии; к.б.н. М.В. Вильданову и к.б.н. А.С. Гаранину за консультацию по вопросам ультратонкого строения. Автор выражает благодарность к.б.н. А.А. Прудковскому и К.А. Дауманн за помощь в проведении фотосъемки процесса питания голожаберных моллюсков. Искреннюю благодарность автор выражает водолазам Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова: А.А. Семенову, М.В. Семеновой, Ф.В. Большакову, Д.А. Озерову, А.В. Макарову, Т.И. Антохиной, а также В.А. Чаве не только за предоставление материала, но также и обучение тонкостям водолазного дела и моральную поддержку в процессе обучения. Автор благодарит заведующего межкафедральной лабораторией электронной микроскопии Биологического факультета МГУ Г.Н. Давидовича, ведущего инженера А.Г. Богданова и инженеров МЛЭМ, сотрудников Центра микроскопии Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова, сотрудников Центра коллективного пользования электронной микроскопии ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина, а также сотрудников Центра коллективного пользования электронной микроскопии ИБМ ДВО РАН за предоставление возможности работы на трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах и конфокальном лазерном сканирующем микроскопе, а также за техническое обеспечение работы. Искреннюю благодарность автор выражает сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ, сотрудникам Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова, своим коллегам и друзьям за всестороннюю поддержку и ценные советы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Введение

Во Введении обоснована актуальность темы исследования, показана степень ее разработанности, а также поставлены цели и задачи настоящего исследования.

Глава 2. Обзор литературы

Глава состоит из восьми разделов, первые два раздела посвящены биологии питания голожаберных моллюсков в целом и биологии питания изучаемых видов в частности. В разделах с третьего по седьмой приведены сведения о строении пищеварительной системы голожаберных моллюсков, подробно рассмотрено общее и тонкое строение структур, входящих в пищедобывательный аппарат голожаберных моллюсков, а также содержатся данные по общей и тонкой морфологии структур пищедобывательного аппарата у других видов брюхоногих моллюсков. Последний раздел обзора литературы посвящен описанию типов питания, встречающихся у голожаберных моллюсков: скребущему, сосущему, заглатывающему, выскребывающему с использованием буккальной помпы, путем резкого захвата объекта и сверлящему. В этом разделе также выделены основные особенности строения пищедобывательного аппарата у голожаберных моллюсков с разными типами питания (Agersborg, 1923; Graham, 1938; McBeth, 1968; Young, 1969; Crampton, 1977; Carriker, Williams, 1978; Willows, 1978; Nybakken, McDonald, 1981; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Lambert, 1991; Shaw, 1991; Johnson, 1992, Nakano, Hirose, 2011). В заключении обзора литературы обосновывается необходимость применения комплексного подхода к изучению биологии питания голожаберных моллюсков для выявления путей формирования адаптаций к питанию разными объектами.

Глава 3. Материал и методы

Материал. В работе были использованы сто две особи голожаберных моллюсков четырех видов: 24 особи *Dendronotus frondosus*, 41 особь *Coryphella verrucosa*, 20 особей *Eubranchus rupium*, 17 особей *Vayssierea elegans*. Моллюски были собраны в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского Государственного Университета (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*) и морской биологической станции «Восток» Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (*V. elegans*) в летние месяцы 2012-2020 гг. Сбор и подъем материала проводился с помощью

легководолазного метода лично автором исследования, а также водолазами Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова.

Методы. *Морфологические исследования.* В исследовании был применен широкий спектр морфологических методов. Анатомические вскрытия крупных особей *Coryphella verrucosa* применялись для изучения расположения и закрепления буккального комплекса органов. Для изучения общей морфологии пищедобывательного аппарата и топологии входящих в него структур были созданы трехмерные реконструкции по серии полутонких срезов, а также применялся метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *Eubranchus rupium*, *Vayssierea elegans*). Для изучения гистологического строения структур пищедобывательного аппарата на световом микроскопе были изготовлены серии полутонких срезов (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*, *V. elegans*); для изучения тонкой морфологии пищедобывательного аппарата был применен метод трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*, *V. elegans*). Объекты были зафиксированы для каждого метода исследования согласно стандартным протоколам. Перед фиксацией все особи были расслаблены 0,1М (беломорские виды) или 0,25М (дальневосточный вид) раствором $MgCl_2$, разбавленным морской водой в соотношении 1:1.

Съемка процесса питания in vivo. Моллюсков видов *Dendronotus frondosus*, *Eubranchus rupium* и *Coryphella verrucosa* содержали в проточном морском аквариуме при 4°C в течение 48 (*D. frondosus*, *C. verrucosa*) или 24 часов (*E. rupium*) без пищи. Затем моллюсков подсаживали в аквариум к гидроидным полипам. Процесс питания фотографировали с помощью фотокамеры с макрообъективом или снимали на видео. Из полученных снимков монтировали видео с частотой 25 кадров в секунду.

Глава 4. Результаты

В главе приведено подробное описание морфологии пищедобывательного аппарата четырех изучаемых видов моллюсков (Рис. 1—4), а также приведены данные наблюдений за процессом питания.

Морфология пищедобывательного аппарата. Общий план строения пищедобывательного аппарата у исследованных видов схож: ротовое отверстие ведет в ротовую трубку, которая затем продолжается в буккальную полость. От дорсальной стенки буккальной полости отходит пищевод, с вентральной стороны располагается радулярный аппарат. Буккальный комплекс органов представлен мускулатурой и буккальным вооружением.

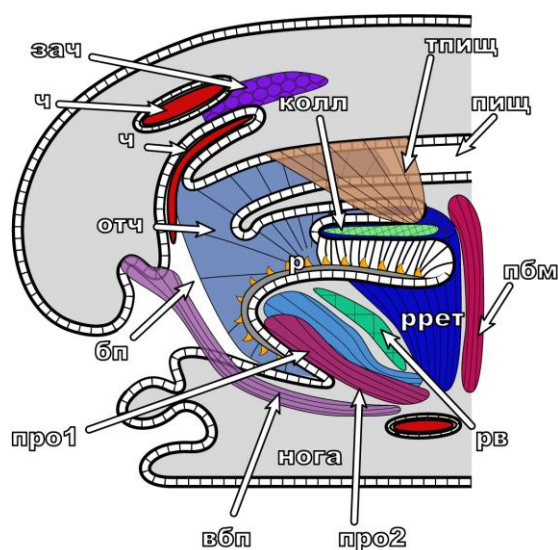
В ротовой трубке и буккальной полости обнаруживаются одноклеточные и многоклеточные субэпидермальные железы, которые хорошо развиты у *Vayssierea elegans*.

Буккальная мускулатура у представителей подотряда Cladobranchia (*D. frondosus*, *Coryphella verrucosa* и *Eubbranchus rupium*) представлена в основном крупными косо исчерченными мышцами. У *D. frondosus* и *E. rupium* присутствует внешняя и внутренняя буккальная мускулатура; у *C. verrucosa* представлена только внутренняя буккальная мускулатура, внешняя буккальная мускулатура заменяется соединительнотканными волокнами. Буккальная мускулатура *V. elegans* (подотряд Doridina) представлена как внешними, так и внутренними гладкими мышцами. Мышечные пучки тонкие, имеют сложную форму. Особенностью пищедобывательного аппарата *V. elegans* является наличие крупной мышцы с чередующимися кольцевыми и радиальными волокнами, окружающей буккальную полость (буккального сфинктера).

Буккальное вооружение *D. frondosus*, *C. verrucosa* и *E. rupium* (подотряд Cladobranchia) представлено парными челюстными пластинками с жевательными отростками, строение которых может существенно отличаться, и радулой с хорошо развитым центральным зубом. Радула *D. frondosus* полисериальная, в рабочей зоне зубы образуют подобие собирательного аппарата. В радулярном аппарате также присутствуют опорные элементы радулы — радулярный валик и соединительнотканый коллостиль. Радула *C. verrucosa* трисериальная. Центральный зуб мощный, латеральные зубы ножевидные. В одонтофоре присутствует радулярный валик. Радула *E. rupium* трисериальная, центральный зуб хорошо развит, латеральные зубы треугольные, с оттянутой верхушкой. В рабочей зоне радулы латеральные зубы плотно прижаты к радулярной мембране. Опорные элементы в радулярном аппарате отсутствуют. Буккальное вооружение *V. elegans* (подотряд Doridina) представлено только радулой. Радула полисериальная, центральный зуб редуцирован, латеральные зубы с крючковидными зубцами, маргинальные зубы в виде прямоугольных пластинок. В рабочей зоне радула выглядит как ряд острых крючьев. Опорные элементы в радулярном аппарате отсутствуют так же, как у *E. rupium*.

Процесс питания. *Dendronotus frondosus* во время процесса питания собирает обрастателей колонии гидроидных полипов. Радула совершает скребущее движение. *Coryphella verrucosa* питается гидроидными полипами различных видов. В процессе питания *C. verrucosa* происходит заглатывание или засасывание гидроидного полипа в буккальную полость, остается только

А



Б

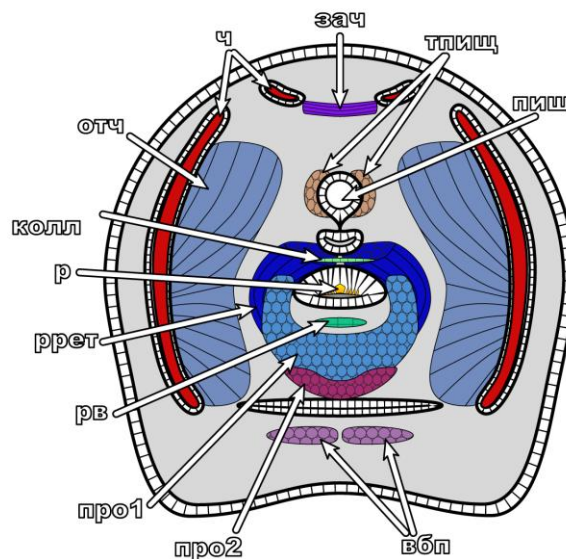


Рисунок 1. Схема строения буккального комплекса органов *Dendronotus frondosus*. А — сагиттальный срез в медиальной плоскости; Б — поперечный срез. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллестиль; отч — открыватель челюстей; пбм — внешняя буккальная мышца; про1 — протрактор одонтофора 1; про2 — протрактор одонтофора 2; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; ч — челюсть.

обрубков стебелька. *Eubbranchus rupium* питается гидроидными полипами *Obelia longissima* (Pallas, 1766) и *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758). Моллюск просверливает отверстие в ножке гидранта под гидротекой (частью перисарка, покрывающей зооида). Затем моллюск высасывает содержимое гидротеки, оставляя ее пустой, а ее стенки — нетронутыми.

Глава 5. Обсуждение результатов

Описание механизмов питания. На основе морфологических данных и прижизненных наблюдений, были подробно описаны механизмы питания изученных видов. В отличие от других представителей рода *Dendronotus*, обладающих типом питания путем резкого захвата (Shaw, 1991), моллюски вида *D. frondosus* обладают скребущим типом питания, механизм питания схож с механизмом, описанным для представителей подотряда Doridina со скребущим типом питания (Young, 1969). Для *Coryphella verrucosa* характерен всасывающе-измельчающий тип питания, при котором гидрант всасывается в буккальную полость за счет отрицательного давления, возникающего при сокращении всех трех групп внутренней буккальной мускулатуры. При этом жевательные отростки челюстей не перекусывают

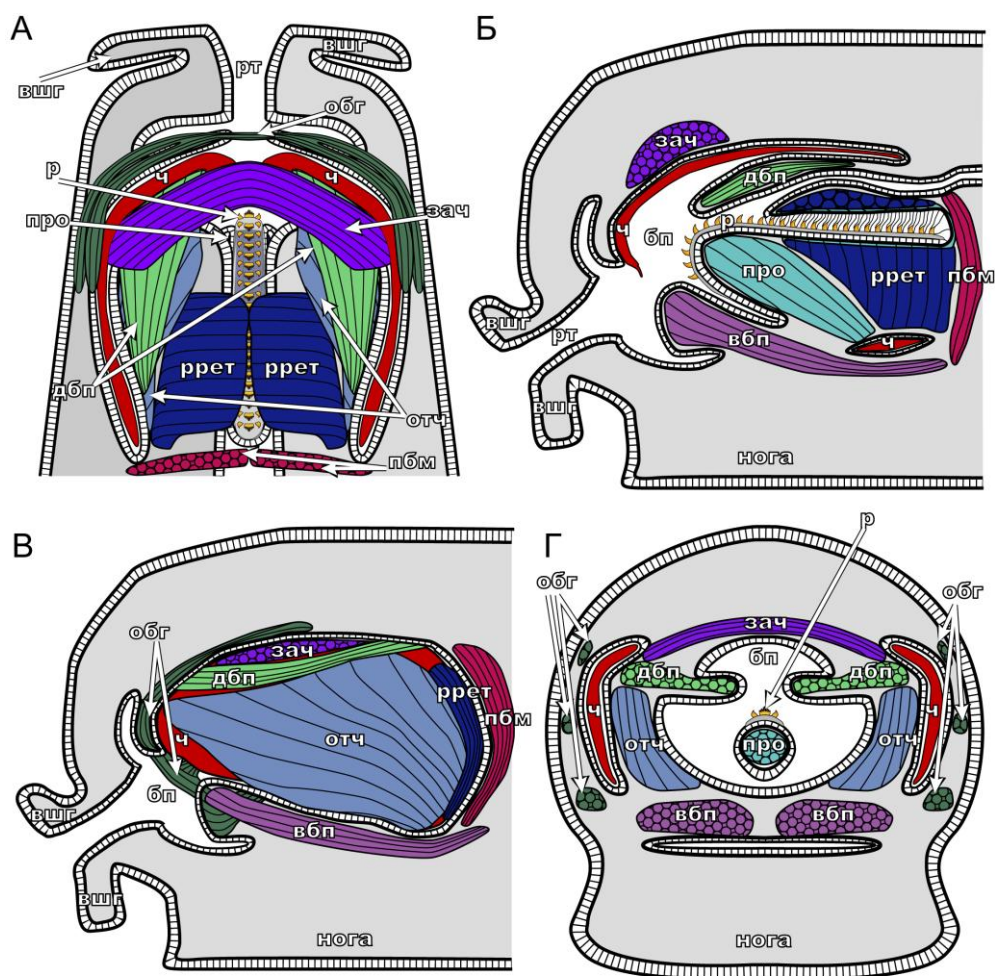


Рисунок 3. Схема строения буккального комплекса органов *Eubranchius ruriptum*. А — горизонтальный срез; Б — сагиттальный срез в медиальной плоскости; В — сагиттальный срез; Г — поперечный срез. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; вшг — внешние губы; дбп — дорсальный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; обг — открыватель буккальных губ; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; ч — челюсть.

служат в качестве укрепления радулярной ленты (Lambert, 1991; собств. данные). *V. elegans*, в свою очередь проделывает отверстие в известковой трубке многощетинкового червя химическим способом, растворяя стенку с помощью секрета развитой ротовой железы. В радуле *V. elegans* центральный зуб отсутствует, захват пищи осуществляются латеральными зубами. К тому же, края отверстий, просверленных *E. exiguus* и *E. ruriptum* неровные, что может свидетельствовать о механическом способе сверления, а не химическом (Lambert, 1991; собств. данные).

Преобразования структур пищедобывательного аппарата в эволюционном и функциональном аспектах. Преобразование пищедобывательного аппарата в связи с приспособлением к определенному

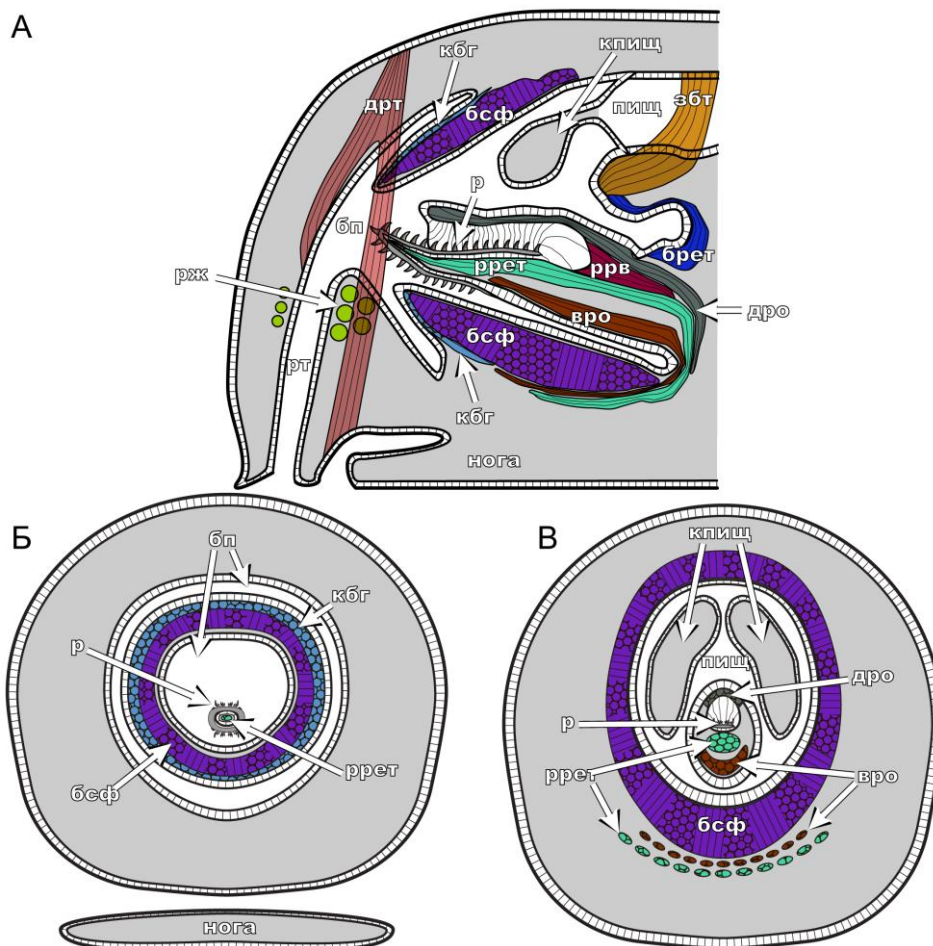


Рисунок 4. Схема строения буккального комплекса органов *Vayssierea elegans*. А — сагиттальный срез; Б — поперечный срез в передней части буккального комплекса органов; В — поперечный срез в средней части буккального комплекса органов. Обозначения: бп — буккальная полость; брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; кпищ — карман пищевода; пищ — пищевод; р — радула; рж — ротовая железа; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

типу питания связано со степенью развития субэпителиальных желез, морфологией мускулатуры буккального комплекса и глоточного вооружения. Субэпителиальные железы в буккальной полости и/или в полости латеральных карманов пищевода продуцируют слизь, облегчающую прохождение пищи по пищеварительному тракту и защищающую стенку буккальной полости (помимо кутикулы) от твердых частиц пищи (Carriker, 1946; Andrews, 1965; Rose, 1971; Gosliner, 1994; Wägele et al., 1999). Секрет субэпителиальных ротовых желез *Vayssierea elegans* (аналога сверлящего органа у сверлящих брюхоногих моллюсков отряда Caenogastropoda) может служить для растворения известковых трубок многощетинковых червей,

которыми моллюск питается. Локализация мускулатуры, количество и размер мышечных пучков, строение челюстей при их наличии, а также общий план строения радулы во многом определяется тем, к какой группе относится моллюск. При этом существуют различия в деталях строения структур буккального комплекса органов внутри одной систематической группы моллюсков из-за различий в типе питания, и конвергентные сходства между строением буккального комплекса органов моллюсков из разных групп, но со схожим типом питания. В буккальном комплексе органов представителей Cladobranchia (в том числе *Dendronotus frondosus*, *Coryphella verrucosa* и *Eubranchius rufum*) представлены в основном крупные мышечные пучки, в то время как у Doridina (куда относится *V. elegans*) буккальный комплекс органов содержит в основном многочисленные мелкие мышцы (за исключением буккального сфинктера) (Рис. 5, 6). Различия в строении буккального комплекса органов могут быть связаны с наличием крупных парных челюстей у Cladobranchia (которых обычно нет у Doridina), для оперирования которыми нужны большие мышцы (Graham, 1973) (Рис. 6). Другим фактором может быть олигомеризация радулы: крупные мышечные пучки наблюдаются у моллюсков с более узкой радулой и совершают более мощное движение с более сложной траекторией, в то время как мелкие мышцы чаще встречаются у моллюсков с широкой радулой, совершают простые и небольшие движения, осуществляя более точную манипуляцию. Радулы Cladobranchia обычно уже, чем радулы представителей Doridina, поэтому данный признак тоже может являться причиной уменьшения количества мышц и увеличения их размеров (Hancock, 1851; Baba, 1937; Crampton, 1977; Willows, 1978; Wägele, 1989; García, García-Gómez, 1990). В качестве адаптации для в пищедобывательном аппарате на базе существующих мышц могут развиваться специализированные мышечные структуры. Так, буккальный сфинктер, *V. elegans*, помогающий при извлечении червя через сделанное в трубке отверстие, по ультраструктуре напоминает мышцы для всасывания, найденные у представителей других надсемейств или отрядов брюхоногих моллюсков (Gascoigne, 1979; Jensen, 1991; 1993; Wägele et al., 1999).

Функцией челюстей *D. frondosus* является обеспечение целостности буккального комплекса органов и предотвращения выпадения пищи при глотании, а не перекусывании стебля жертвы, как характерно для других представителей рода с питанием путем резкого захвата. Челюсти *Coryphella verrucosa* выполняют те же функции, что и челюсти других Cladobranchia: защита от повреждающего действия радулы, удержание добычи жевательными отростками, крепление буккальной мускулатуры. Также

челюстные пластинки являются единственной опорой для мощной буккальной мускулатуры. Челюсти *Eubbranchus rupium* за счет формы зубчиков жевательных отростков помогают стабилизировать положение ротового отверстия и буккального комплекса органов относительно столона гидроидного полипа в процессе сверления.

Общий план строения радулярного аппарата устойчив в пределах крупной таксономической группы (например, уровня надсемейства), однако детали строения могут меняться в зависимости от способа питания. Помимо этого, у представителей Doridina радула имеет тенденцию к редукции центрального зуба и усилению латеральных, а у голожаберных моллюсков подотряда Cladobranchia радула имеет обычно хорошо развитый центральный зуб и в той или иной мере редуцированные латеральные зубы. (Старобогатов, 1990; Forrest, 1953; Young, 1969; Marsch, 1977; Wägele et al., 1999). Голожаберные моллюски с трисериальной радулой питаются непосредственно гидрантами или гонофорами гидроидных полипов, как это делают, например, *Coryphella verrucosa* (Nybakken, McDonald, 1981; наст. исследование), а голожаберные моллюски с унисериальной радулой протыкают перисарк колонии и всасывают клеточное содержимое — ценосарк, как, например, *Doto coronata* (Gmelin, 1781) (Nybakken, McDonald, 1981; Lambert, 1991). *Eubbranchus rupium* имеет трисериальную радулу, однако, в рабочей зоне радула этого вида предстает как унисериальная. Такая морфология радулы напоминает строение радулы *Volutomitra groenlandica* (Möller, 1842) и представителей семейства Cassidae, у которых центральные зубы протыкают стенку тела жертвы (Kantor, Harasewych, 1992; Barkalova et al., 2016). Для *E. rupium*, можно предположить схожий механизм функционирования радулы. Также важным является строение одонтофора, которое коррелирует со строением радулы: если радула состоит из большого количества поперечных рядов зубов (радулярная лента длинная) и/или радулярная лента широкая, в одонтофор будут входить жесткие опорные элементы: радулярные валики, как у *D. frondosus* и *C. verrucosa*. У некоторых голожаберных моллюсков, в том числе у изученных нами *V. elegans* и *E. rupium* опорные элементы одонтофора отсутствуют. Редукция опорных структур способствует увеличению подвижности радулы (Иванов, 1990; Morse, 1994; Katsuno, Sasaki, 2008). Радулярный аппарат *Vayssierea elegans* соответствует общему плану строения радулы надсемейства Polyceroidea (Baba, 1960; Osaña et al., 2004; Pola et al., 2003; 2008). Однако имеется ряд отличий, в том числе связанных с адаптацией к сверлящему типу питания: это олигомеризация радулы за счет уменьшения количества маргинальных зубов и наличие длинных крючковидных зубцов на зубах радулы.

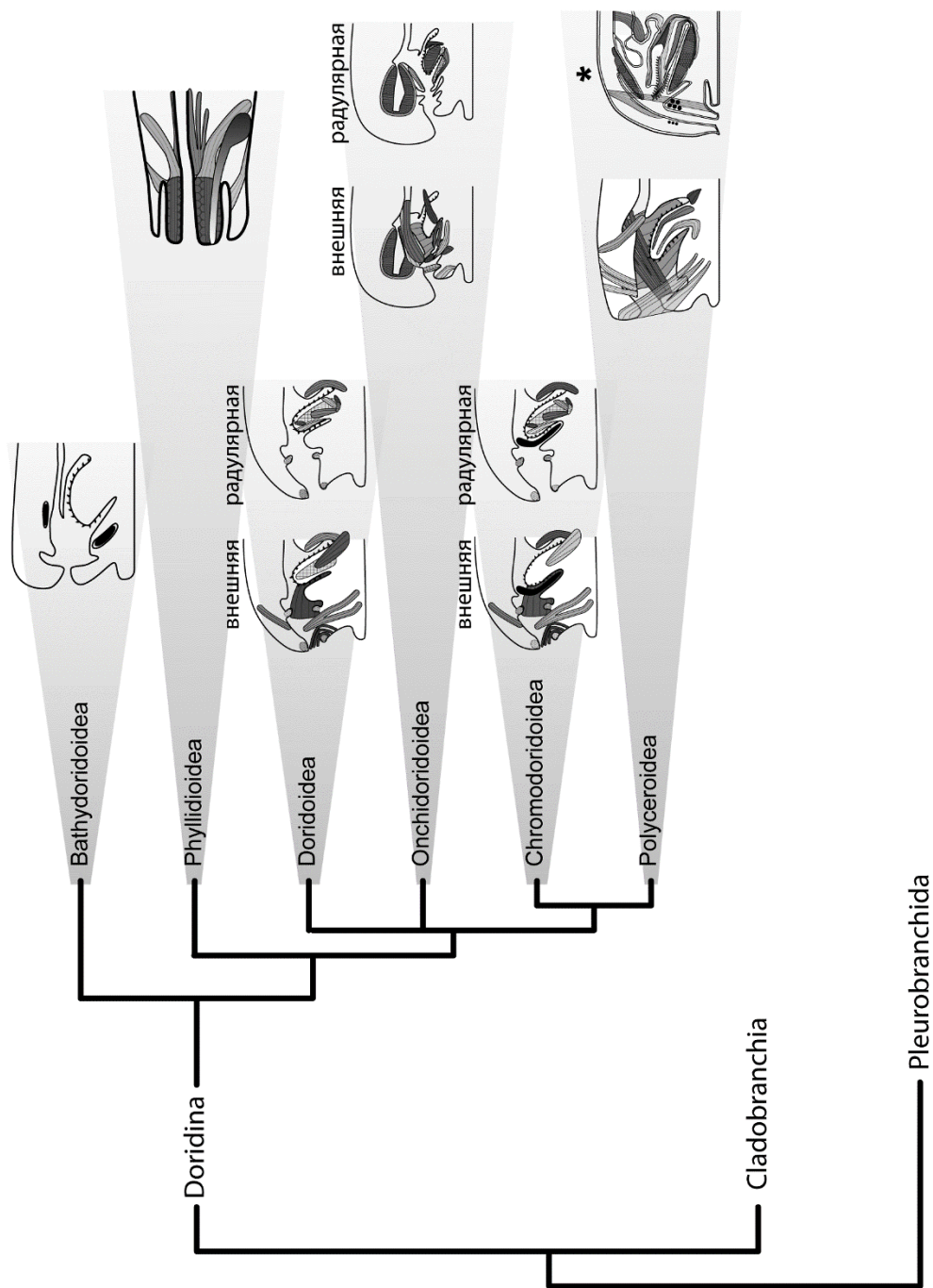


Рисунок 5. Планы строения пищеводных аппаратов у головоногих моллюсков подотряда Doridina. Астерисками отмечены планы строения, выявленные в данной работе. Филогения по: Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Mahguib, Valdés, 2015; Goodheart et al., 2017; Hallas et al., 2017; WoRMS, 2019, с изменениями. Анатомия по: Hancock, Embleton, 1852; Baba, 1937; Young, 1969a; Crampton, 1977; Wägele, 1989, с изменениями; наст. исследование.

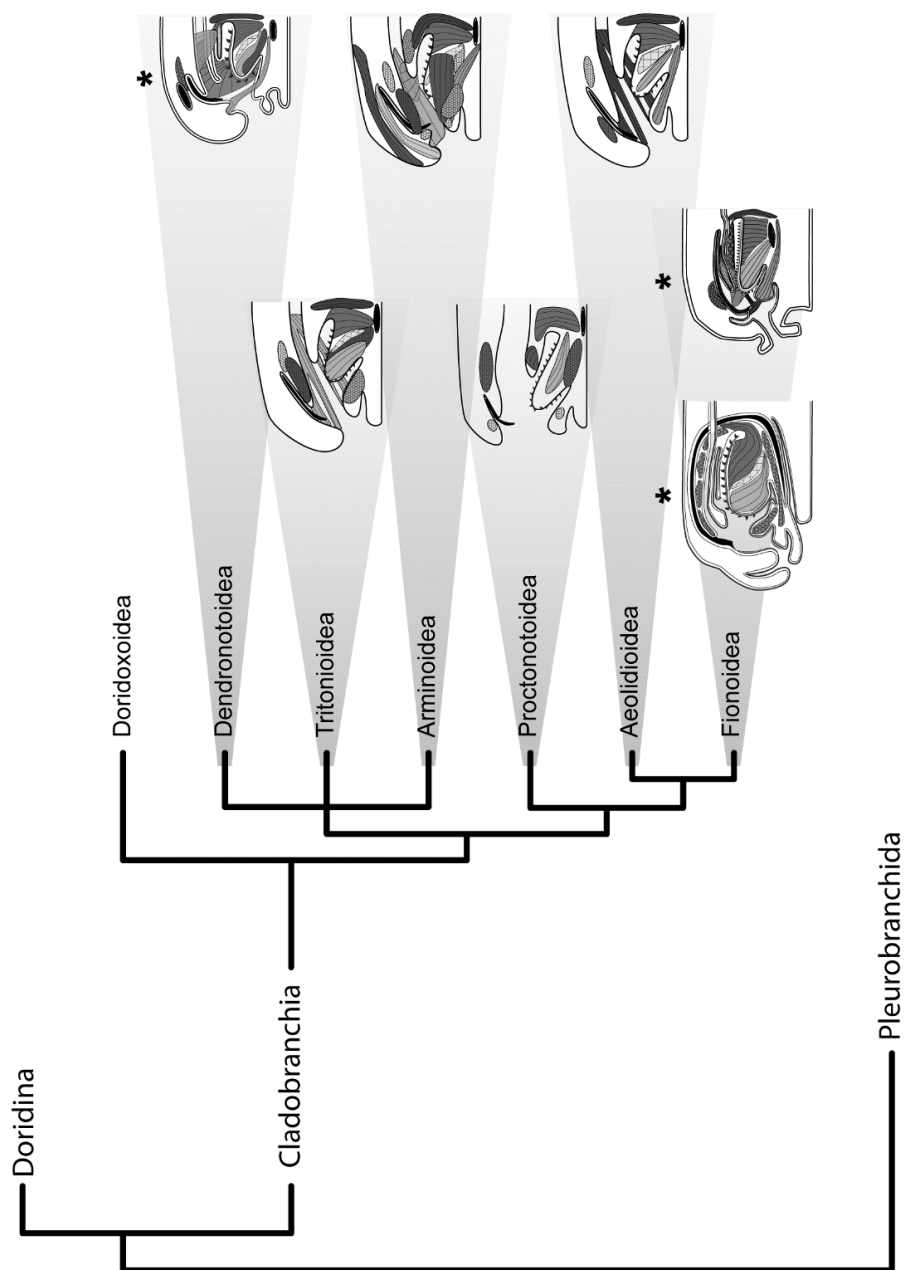


Рисунок 6. Планы строения пищедобывательных аппаратов у голожаберных моллюсков подотряда Cladobranchia. Астерисками отмечены планы строения, выявленные в данной работе. Филогения по: Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Mahguib, Valdés, 2015; Goodheart et al., 2017; Hallas et al., 2017; WoRMS, 2019, с изменениями. Анатомия по: Hancock, Embleton, 1845; Hancock, 1851; Willows, 1978; García, García-Gómez, 1990, с изменениями; наст. исследование.

ВЫВОДЫ

1. На основе данных прижизненных наблюдений и морфофункционального анализа, для четырех видов моллюсков впервые был подробно описан механизм питания:
 - 1.1. *Dendronotus frondosus* (Cladobranchia) обладает скребущим типом питания, который в целом схож с механизмом, описанным для представителей другого подотряда Doridina с таким же типом питания.
 - 1.2. Для вида *Coryphella verrucosa* (Cladobranchia) впервые для голожаберных моллюсков описан всасывающе-измельчающий механизм добывания пищи, при котором гидрант засасывается в буккальную полость благодаря созданию в ней отрицательного давления и измельчается в буккальной полости при помощи радулы.
 - 1.3. Сверлящий тип питания характерен для *Eubranchus rupium* (Cladobranchia) и *Vayssierea elegans* (Doridina), представителей обоих подотрядов голожаберных моллюсков, однако механизм функционирования пищедобывательного аппарата существенно отличается. *E. rupium* механически сверлит перисарк гидроидного полипа с помощью радулы, а *V. elegans* сверлит отверстие в известковой трубке червя химически с помощью секрета ротовой железы.
2. Было выявлено два принципиально различных плана строения пищедобывательного аппарата у голожаберных моллюсков. Представители инфраотряда Doridoidei (подотряд Doridina) обладают буккальной мускулатурой, состоящей в основном из тонких и многочисленных мышечных пучков; челюсти или отсутствуют, или представлены пластинками; радула обычно широкая с редуцированным центральным зубом и крепкими и крупными латеральными зубами. Голожаберные моллюски подотряда Cladobranchia обладают буккальной мускулатурой, состоящей из крупных немногочисленных мышечных пучков; челюстные пластинки парные, шлемовидные, с жевательными отростками; радула чаще узкая с сильным центральным зубом и в той или иной мере редуцированными (вплоть до полного исчезновения) латеральными зубами.
3. Различные типы питания голожаберных моллюсков реализуются за счет модификаций единого плана строения пищедобывательного аппарата. Эти модификации затрагивают характер глоточного вооружения включая опорные структуры одонтофора, радулу и челюсти, а также возникновение

4. специализированных структур – желез и мышц, обеспечивающих всасывание пищи.
5. Общий план строения пищедобывательного аппарата, характерный для надсемейства: расположение, количество и размер мышечных пучков, степень развитости челюстей и план строения радулы, сохраняется при различиях в типах питания (Рис. 5; 6).
6. При сохранении указанных выше базовых признаков строения пищедобывательного аппарата, характерных для каждого надсемейства, у моллюсков со схожим типом питания наблюдается сходство в строении радулярного аппарата и челюстей.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI WoS:

1. **Mikhlina A. L.**, Vortsepneva E. V., Tzetlin A. B. Functional morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (Opisthobranchia, Gastropoda) // Invertebrate Zoology. — 2015. — Vol. 12, N. 2. — P. 175–196. ИФ по РИНЦ: 0,355.
2. **Mikhlina A.**, Tzetlin A., Vortsepneva E. Renewal mechanisms of buccal armature in *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // Zoomorphology. — 2018. — Vol. 137, N. 1. — P. 31—50. ИФ по WoS: 1,143.
3. **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, N. 1. — P. 119—132. ИФ по WoS: 1,558.

Тезисы и материалы конференций:

4. 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. — С. 28–28.
5. **Михлина А. Л.** Строение буккального комплекса голожаберного моллюска *Flabellina verrucosa* (M.Sars, 1829) // XXI Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2014". 7-11 апреля / Под ред. И. Г. Стриж. — Т. 1 из Биология. — МАКС ПРЕСС Москва, 2014. — С. 130–131.
6. **Михлина А. Л.** Функциональная морфология буккального комплекса голожаберного моллюска *Flabellina verrucosa* (Opisthobranchia: Flabellinidae)

// XXII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2015" / Под ред. И. Г. Стриж. — Секция "Биология". — МАКС Пресс Москва, 2015. — С. 154–154.

7. **Михлина А. Л.** Морфофункциональный анализ пищедобывательного аппарата двух видов голожаберных моллюсков // XXIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных Ломоносов. — Т. 1 из Секция "Биология". — Москва: Москва, 2016. — С. 167.

8. **Михлина А. Л.,** Екимова И. А., Никитенко Е. Д., Цетлин А. Б., Ворцепнева Е. В. Буккальное вооружение голожаберных моллюсков: функциональный аспект // Зоология беспозвоночных — Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.) / Под ред. И. И. Гордеева. — Москва, 2018. — С. 88.

9. **Михлина А. Л.,** Екимова И. А., Цетлин А. Б., Ворцепнева Е. В. Буккальный комплекс органов голожаберных моллюсков: что в морфологии определяет функция, а что — систематическое положение? // МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ МАЛАКОФАУНЫ: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием [Борок, 14-18 октября 2019 г.] / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. — Ярославль: Филигрань, 2019. — С. 54.

10. Ekimova I., **Mikhlina A.,** Vortsepneva E. Feeding modes of *Dendronotus* species from the White sea with emphasis on the radular morphology // Portugala. — Vol. 17. — Abel Salazar Institute of Biomedical Science, University of Porto, Porto, Portugal, 2015. — P. 48–49.

11. **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. 241–241.

12. **Mikhlina A. L.,** Vortsepneva E. V., Tzetlin A. B. Functional morphology of the food-obtaining apparatus of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // Portugala. — Vol. 17. — Abel Salazar Institute of Biomedical Science, University of Porto, Porto, Portugal, 2015. — P. 28–28.

13. **Mikhlina A. L.,** Vortsepneva E. V., Tzetlin A. B. Histological structure of the radular sheath of *Flabellina verrucosa* (Nudibranchia: Aeolidida: Flabellinidae) // Portugala. — Vol. 17. — Abel Salazar Institute of Biomedical Science, University of Porto, Porto, Portugal, 2015. — P. 47–48.

14. **Mikhlina A. L.,** Ekimova I. A., Vortsepneva E. V. Morpho-functional analysis of the buccal complex in two species of nudibranch molluscs //

Programme, Abstract Book of World Congress of Malacology 2016. — Penang, Malaysia, 2016. — P. 171–171.

15. **Mikhlina A.**, Ekimova I., Vortsepneva E., Tzetlin A. These annoying neighbours: a comparative analysis of feeding apparatus in two drilling nudibranch species // The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4). — Издательство "Перо" Москва, 2017. — P. 229–229.

16. 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. 257–257.

17. **Mikhlina A. L.**, Ekimova I. A., Vortsepneva E. V., Tzetlin A. B. Animal machine: the buccal armature of nudibranchs and its relation to feeding preferences // Program for V International Heterobranch Workshop. — Fremantle, Australia, 2018. — P. 18–18.

18. **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. International conference. Abstracts / Ed. by E. V. Vortsepneva. — KMK Scientific Press Moscow, 2018. — P. 34–35.

19. **Mikhlina A.L.**, Ekimova I.A., Tzetlin A.B., Vortsepneva E.V. A tool equipment for a tiny driller: first look at the morphology of the buccal complex of *Doto coronata* // Abstracts of the International seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks, September 26-27, 2019, Vladivostok, Russia / Compiled by K.A. Lutaenko. — NSCMB FEB RAS and RFEMS, Vladivostok, Russia, 2019. — P. 46.