

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Михлина Анна Леонидовна

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

Специальность 03.02.04 — зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
к.б.н., с.н.с. Ворцепнева Елена Владимировна

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | | |
|-------|---|----|
| 1 | ВВЕДЕНИЕ..... | 6 |
| 1.1 | Актуальность темы и степень разработанности | 6 |
| 1.2 | Цель..... | 8 |
| 1.3 | Задачи | 8 |
| 1.4 | Научная новизна..... | 9 |
| 1.5 | Теоретическая и практическая значимость | 9 |
| 1.6 | Методология и методы исследования | 10 |
| 1.7 | Положения, выносимые на защиту | 11 |
| 1.8 | Степень достоверности и апробация результатов | 12 |
| 1.9 | Структура и объем работы | 16 |
| 1.10 | Благодарности..... | 17 |
| 2 | ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ..... | 19 |
| 2.1 | Биология и объекты питания голожаберных моллюсков | 19 |
| 2.2 | Биология питания изучаемых видов голожаберных моллюсков | 20 |
| 2.3 | Строение пищеварительной системы голожаберных моллюсков..... | 21 |
| 2.4 | Буккальный эпителий и железы буккальной полости | 23 |
| 2.5 | Буккальная мускулатура..... | 24 |
| 2.6 | Челюсти | 26 |
| 2.7 | Радулярный аппарат..... | 28 |
| 2.7.1 | Морфология радулы и радулярного влагалища | 28 |
| 2.7.2 | Морфология одонтофора | 33 |
| 2.7.3 | Функционирование радулы и одонтофора..... | 34 |
| 2.8 | Типы питания голожаберных моллюсков..... | 35 |
| 2.8.1 | Скребущий тип питания | 35 |

| | | |
|-------|--|----|
| 2.8.2 | Сосуший тип питания | 36 |
| 2.8.3 | Заглатывающий тип питания..... | 37 |
| 2.8.4 | Выскребывающий тип питания..... | 37 |
| 2.8.5 | Питание путем резкого захвата объекта | 38 |
| 2.8.6 | Сверлящий тип питания..... | 39 |
| 3 | МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ | 43 |
| 3.1 | Материал | 43 |
| 3.2 | Методы исследований..... | 43 |
| 3.2.1 | Морфологические исследования | 44 |
| 3.2.2 | Анатомическое вскрытие..... | 45 |
| 3.2.3 | Сканирующая электронная микроскопия | 46 |
| 3.2.4 | Световая микроскопия, изготовление серийных полутонких срезов | 46 |
| 3.2.5 | Трансмиссионная электронная микроскопия | 47 |
| 3.2.6 | Трехмерная реконструкция по сериям полутонких срезов | 48 |
| 3.2.7 | Съемка процесса питания <i>in vivo</i> | 49 |
| 3.3 | Терминология | 50 |
| 4 | РЕЗУЛЬТАТЫ | 51 |
| 4.1 | Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата <i>Dendronotus frondosus</i> | 51 |
| 4.1.1 | Общая морфология пищедобывательного аппарата..... | 51 |
| 4.1.2 | Буккальная полость | 51 |
| 4.1.3 | Мускулатура буккального комплекса органов..... | 52 |
| 4.1.4 | Челюсти | 54 |
| 4.1.5 | Радулярный аппарат | 54 |

| | | |
|-------|---|----|
| 4.2 | Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата <i>Coryphella verrucosa</i> | 55 |
| 4.2.1 | Общая морфология..... | 55 |
| 4.2.2 | Буккальная полость | 56 |
| 4.2.3 | Мускулатура буккального комплекса органов..... | 57 |
| 4.2.4 | Челюсти | 58 |
| 4.2.5 | Радулярный аппарат..... | 59 |
| 4.3 | Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата <i>Eubbranchus rupium</i> | 60 |
| 4.3.1 | Общая морфология пищедобывательного аппарата..... | 60 |
| 4.3.2 | Буккальная полость | 61 |
| 4.3.3 | Мускулатура буккального комплекса органов..... | 61 |
| 4.3.4 | Челюсти | 63 |
| 4.3.5 | Радулярный аппарат..... | 64 |
| 4.4 | Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата <i>Vayssierea elegans</i> | 64 |
| 4.4.1 | Общая морфология пищедобывательного аппарата..... | 64 |
| 4.4.2 | Буккальная полость | 65 |
| 4.4.3 | Мускулатура буккального комплекса органов..... | 66 |
| 4.4.4 | Радулярный аппарат..... | 67 |
| 4.5 | Наблюдения за живыми моллюсками <i>in vivo</i> | 69 |
| 4.5.1 | Питание <i>Dendronotus frondosus</i> | 69 |
| 4.5.2 | Питание <i>Coryphella verrucosa</i> | 69 |
| 4.5.3 | Питание <i>Eubbranchus rupium</i> | 70 |
| 5 | ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ | 71 |
| 5.1 | Описание механизмов питания..... | 71 |

| | | |
|-------|---|-----|
| 5.1.1 | Механизм питания <i>Dendronotus frondosus</i> | 72 |
| 5.1.2 | Механизм питания <i>Coryphella verrucosa</i> | 73 |
| 5.1.3 | Механизм питания <i>Eubranchius rufum</i> | 75 |
| 5.1.4 | Механизм питания <i>Vayssierea elegans</i> | 76 |
| 5.2 | Функции эпителиев ротовой трубки и буккальной полости | 79 |
| 5.3 | Функции буккальной мускулатуры | 80 |
| 5.4 | Функции челюстей | 83 |
| 5.5 | Функции радулярного аппарата..... | 86 |
| 6 | ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 90 |
| | Выводы | 92 |
| 7 | СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ | 94 |
| | ПРИЛОЖЕНИЕ I | 115 |
| | ПРИЛОЖЕНИЕ II | 166 |

1 ВВЕДЕНИЕ

1.1 Актуальность темы и степень разработанности

Голожаберные моллюски (Nudibranchia) – крупный (около 3000 видов; Wägele, Klussman-Kolb, 2005) отряд класса брюхоногих моллюсков (Gastropoda). Представители отряда отличаются широким распространением и большим экологическим и биологическим разнообразием. На данный момент в пределах Nudibranchia выделяют два подотряда (Doridina и Cladobranchia), среди которых наибольшим разнообразием и числом видов характеризуются: инфраотряд Doridoidei (в составе подотряда Doridina) и подотряд Cladobranchia (Wägele, Willan, 2000; 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, — и разнообразием пищевых предпочтений. В число объектов питания голожаберных моллюсков могут входить губки, стрекающие, моллюски, мшанки, ракообразные и асцидии. При этом для голожаберных моллюсков выбор пищевых объектов зачастую видоспецифичен или специфичен для рода (Aboul-Ela, 1959; McBeth, 1971; Göbeller, Klussman-Kolb, 2011). Согласно современным представлениям, эволюция пищедобывательного аппарата Nudibranchia (в т.ч. буккального комплекса органов) тесно связана с пищевой специализацией (Thompson, 1976; Cimino, Ghiselin, 1999; Wägele, 2004; Burghardt et al., 2008; Göbeller, Klussman-Kolb, 2011). Несмотря на большое количество работ, посвященных филогенетическим отношениям как различных семейств голожаберных моллюсков (Aeolidiidae (Carmona et al., 2013), Dendronotidae (Ekimova et al., 2015), Dotidae (Shipman, Gosliner, 2015), Fionidae (Cella et al., 2016); Onchidorididae (Hallas, Gosliner, 2015), Polyceridae (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, следовательно, недостаточно прослежены пути эволюции

пищедобывательного аппарата в пределах отряда голожаберных моллюсков в целом и его подотрядов в частности.

Разнообразие биологии голожаберных моллюсков в сочетании с высокой пищевой специфичностью создало предпосылки для появления широкого спектра морфологии пищедобывательных аппаратов, а, следовательно, и механизмов питания. Пищедобывательный аппарат начинается ротовым отверстием, состоит из ротовой трубки и буккального комплекса органов, включающего радулярный аппарат, челюсти и буккальную мускулатуру. Несмотря на то, что описание морфологии буккального комплекса органов и типов питания Nudibranchia проводилось неоднократно (Graham, 1938; Baba, 1963; 1965; Young, 1969a; 1969b; Robilliard, 1970; Crampton, 1977; Hughes, 1979; Nybakken, McDonald, 1981; Willows, 1978; García, García-Gómez, 1990; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Lambert, 1991; Shaw, 1991; Gosliner, 1994), все они направлены на описание морфологии отдельных структур. При этом внимание во многих работах акцентируется на общей морфологии буккального вооружения (радулы и челюстей) в таксономическом ключе (Wägele, 1989; Wägele, Willan, 1994; Schrödl, Wägele, 2001; Fahey, Valdés, 2005; Fischer, van der Velde, Roubos, 2006; Lima, Simone, 2015), а данные по функционированию разрознены. Чаще всего работы по функциональной морфологии пищедобывательного аппарата голожаберных моллюсков посвящены или работе буккальной мускулатуры (Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979), или функционированию радулы (Lambert, 1991), или корреляции строения буккального вооружения со строением объекта питания (Nybakken, McDonald, 1981; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991). Работ по функционированию буккального комплекса органов как единой системы практически нет, за исключением нескольких исследований (Morse, 1968; Crampton, 1977). Также нет общей картины основных трендов эволюционных преобразований буккального комплекса органов в зависимости от типа питания. Комплексный подход к изучению функционирования пищедобывательного аппарата, включающий исследование морфологии и ультратонкого строения мускулатуры и глоточного вооружения, как единого целого, с одной стороны, и визуализацию процесса питания, анализ особенностей морфологии объекта питания — с другой стороны, станет основой для выявления путей эволюции пищедобывательного аппарата голожаберных моллюсков.

Анализ строения и функционирования буккального комплекса органов с последующим определением типа питания, а также сопоставление полученных данных с современными эволюционными построениями на основе методов молекулярной филогении позволит составить общую и ясную картину путей формирования адаптаций у голожаберных моллюсков к различным пищевым объектам. Также на примере изучения буккального комплекса органов голожаберных моллюсков можно приблизиться к пониманию того, какие детали строения коррелируют с общностью происхождения, а какие — с функцией (в данном случае, способом питания).

1.2 Цель

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 Cladobranchia.

1.3 Задачи

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 Cladobranchia (*Dendronotus frondosus* (Ascanius, 1878); *Coryphella verrucosa* (M. Sars, 1829), *Eubranchus rupium* (Møller, 1842)) и подотряду Doridina (*Vayssierea elegans* (Baba, 1930));
2. провести прижизненные наблюдения за процессом питания моллюсков;

3. провести морфофункциональный анализ и предложить механизм функционирования пищеводобывательного аппарата у представителей разных групп голожаберных моллюсков;

4. провести сравнительный анализ полученных данных и выдвинуть гипотезу о возможных путях морфологических преобразований пищеводобывательного аппарата у голожаберных моллюсков с разными типами питания.

1.4 Научная новизна

Комплексное изучение морфологии пищеводобывательного аппарата и прижизненные наблюдения за процессом питания представителей обоих подотрядов Nudibranchia позволило впервые описать возможный механизм функционирования пищеводобывательного аппарата.

В результате исследования были впервые выявлены сходные морфологические адаптации пищеводобывательных 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 пищеводобывательного аппаратов голожаберных моллюсков в зависимости от спектра питания и общности происхождения.

1.5 Теоретическая и практическая значимость

Результаты работы могут быть использованы в дальнейшем сравнительном анализе для прояснения путей эволюции пищеводобывательного аппарата у Nudibranchia. 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.

1.6 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 0,1М или 0,25М 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.

1.7 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 рахидальным 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 рахидальным 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.

1.8 Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов, полученных в диссертационной работе, обеспечивается корректным использованием современных методов исследования.

При проведении экспериментов и фотосъемки *in vivo* живые моллюски содержались в оптимальных условиях. При фиксации и подготовке образцов для гистологических и ультраструктурных исследований были использованы корректные протоколы, как широко используемые в мировой практике при исследовании голожаберных моллюсков, так и разработанные на основании предварительных исследований. При проведении гистологических и ультраструктурных исследований была использована достаточная выборка организмов. Фотоизображения и микрофотографии, полученные в ходе исследований, подвергались лишь незначительной корректировке яркости и контрастности, затрагивающей все пиксели изображений.

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 (Фремонтл, 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-летия 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 МАЛАКОФАУН: (Борок, 14-18 октября 2019 г.).

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:

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.

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.

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.

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 МАЛАКОФАУН: 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.

1.9 Структура и объем работы

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.

1.10 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 к.б.н. 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.

2 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1 Биология и объекты питания голожаберных моллюсков

Голожаберные моллюски (Nudibranchia) — крупный отряд брюхоногих моллюсков, входящих в разнообразный подкласс Heterobranchia. Представители этого отряда, в основном — морские моллюски, достоверно известно о существовании двух солоноватоводных видов: *Tenellia adspersa* (Nordmann, 1845) и *Bohuslania matsmichaeli* Korshunova, Lundin, Malmberg, Picton & Martynov, 2018 (Gray, 1869; Rudman, Willan, 1998; Korshunova et al., 2018). Голожаберные моллюски встречаются во всех широтах, достигая наибольшего таксономического разнообразия в тропических и субтропических морях (Gosliner, Draheim, 1996). Это преимущественно бентосные моллюски, являющиеся важной частью донных сообществ обрастателей (Rudman, Willan, 1998), однако некоторые представители освоили другие местообитания от планктонных (*Glaucus atlanticus* Forster, 1777) (Valdés, Angulo Campillo, 2004) до интерстициальных (*Pseudovermis* sp.) (Kowalevsky, 1901). Голожаберные моллюски в своем большинстве являются хищниками, при этом высокое видовое разнообразие представителей этой группы, возможно, вызвано их специализацией к самым различными объектам питания от губок до асцидий (Göbeller, Klussman-Kolb, 2011). Спектр питания моллюсков подотряда Doridina представлен различными группами организмов: губками, мшанками, асцидиями, усоногими рачками, а также другими голожаберными моллюсками (Pruvot-Fol, 1954; Aboul-Ela, 1959; Young, 1969a; McBeth, 1971; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Johnson, 1992; Nakano, Hirose, 2011). Представители подотряда Cladobranchia, за редким исключением, специализируются на питании стрекающими, причем крупные клады внутри подотряда специализируются на питании определенной группой стрекающих (Pruvot-Fol, 1954; Aboul-Ela, 1959; McBeth, 1971; Goodheart et al., 2017). Высокая адаптивная пластичность морфологии пищеводобывательного аппарата позволяет приспособиться к разным типам питания на разных пищевых объектах.

2.2 Биология питания изучаемых видов голожаберных моллюсков

Так как морфология пищеводобывательного аппарата зависит от не только от объекта питания, но и от того, каким образом ест моллюск, то при интерпретации полученных морфологических данных необходимо учитывать биологию питания. Поэтому ниже приведены особенности биологии изучаемых видов.

Моллюсков вида *Dendronotus frondosus* часто можно встретить в Северной Атлантике и Пацифике, а также в Белом, Баренцевом и Карском морях на глубинах от 1,5 до 15-20 м на колониях гидроидных полипов рода *Obelia*, которыми они, предположительно питаются (Голиков, 1987; Мартынов, Коршунова, 2011; Lambert, 1991; Ekimova et al., 2019). По другим данным, эти моллюски питаются не самими гидроидами *Obelia*, а обрастателями колоний, включающими диатомовые водоросли и более мелких гидроидных полипов (Ekimova et al., 2019).

Coryphella verrucosa — амфибореальный вид моллюсков, встречающийся в т.ч. в арктических морях — можно обнаружить от зоны нижней литорали (около 1,5-2 м глубины) до 30 метров глубины. Объектом питания *C. verrucosa* являются гидроидные полипы различных видов, относящиеся как к Anthoathecata (например, *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786) или *Clava multicornis* (Forsskål, 1775)), так и к Leptothecata (например, *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859)). Моллюски поедают гидранта целиком, вместе с гидротеккой (при ее наличии) (Голиков, 1987; Мартынов, Коршунова, 2011).

Eubranthus rupium, имеющий амфибореальное распространение, часто встречается на колониях гидроидного полипа рода *Obelia* (Leptothecata) в нижней литорали-верхней сублиторали (от 1,5 до 5-7 м глубины), питается непосредственно гидрантами, оставляя гидротекку нетронутой (Мартынов, Коршунова, 2011; Young, 1969a; 1969b; Behrens, 2004; Chichvarkhin, 2016). Моллюски этого вида предположительно обладают сверлящим типом питания, так же, как и представители другого вида этого же рода — *E. exiguus* (Мартынов, Коршунова, 2011; Lambert, 1991).

Моллюски вида *Vayssierea elegans* в Японском море встречаются на небольших глубинах (до 10 метров) и приурочены к сообществам многощетинковых червей сем. Serpulidae и Spirorbidae, в известковых трубках которых моллюски сверлят отверстие,

через которое затем извлекают червя (Мартынов, Коршунова, 2011; Baba, 1930; 1931; 1937; Chichvarkhin, 2016).

2.3 Строение пищеварительной системы голожаберных моллюсков

Пищеварительная система голожаберных моллюсков состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Начинается она ротовым отверстием, расположенным на переднем конце тела, ведущим в ротовую трубку, которая может быть длинной или короткой. Ротовая трубка переходит в буккальную полость, располагающуюся в толще буккального комплекса органов — одного из основных компонентов пищедобывательного аппарата голожаберных моллюсков. За буккальной полостью следует дорсально расположенный пищевод, открывающийся в желудок. В полость желудка открываются протоки пищеварительной железы. Для голожаберных моллюсков подотряда Doridina характерно наличие единой, не разделенной на отдельные ветви пищеварительной железы — гологепатическое строение, в то время как у голожаберных моллюсков подотряда Cladobranchia пищеварительная железа разделена на отдельные ветви, заходящие в дорсальные выросты стенки тела — цераты. Такое строение пищеварительной железы называется кладогепатическим (Bergh, 1906; Rudman, Willan, 1998) (Приложение I, Рис. 1). За желудком следует кишка: у представителей подотряда Doridina — прямая, открывающаяся дорсально сзади или сбоку справа анальным отверстием; у представителей Cladobranchia — короткая, открывающаяся анальным отверстием справа в середине тела или ближе к дорсальной стороне (Bergh, 1906; Gosliner, 1994; Rudman, Willan, 1998).

К пищедобывательному аппарату относятся структуры, входящие в передний отдел пищеварительной системы: рот и окружающие его губы, а также буккальный комплекс органов.

Основными составляющими буккального комплекса органов являются:

- буккальная мускулатура, внешняя и внутренняя,

- железы (слюнные, ротовые, одноклеточные субэпидермальные железы и т.п.)
- буккальное вооружение, включающее:
 - челюсти;
 - радулярный аппарат, состоящий из радулы, мускулатуры радулярного аппарата и одонтофора (Gosliner, 1994) (Приложение I, Рис. 2).

В целом, строение буккального комплекса органов голожаберных моллюсков соответствует общему плану строения буккального комплекса органов остальных *Gastropoda*, однако присутствует ряд отличий: например, многоклеточные ротовые железы, расположенные по бокам от ротовой трубки, являются структурой, характерной только для представителей подкласса *Heterobranchia*, к которому относятся голожаберные моллюски (Gosliner, 1994; Voltzow, 1994; Luchtel et al., 1997).

Буккальный комплекс органов выстлан однослойным эпителием эктодермального происхождения, который может образовывать у некоторых представителей отряда *Doridina* фарингеальные мешки (Gosliner, 1994).

Буккальный эпителий у различных представителей брюхоногих моллюсков также может образовывать различные выросты, например, буккальные конусы у *Clionidae* (Lalli, 1970), складки, как у *Pilsbryspira flucki* (A.P. Brown & Pilsbry, 1913), *Vexitomina coxi* (Angas, 1867) (Kantor et al., 1997). Фарингеальные мешки, как у *Doridina*, встречаются также у некоторых моллюсков надотряда *Sacoglossa* (Gosliner, 1994).

Стенки пищевода могут иногда формировать латеральные карманы, выстланные железистым эпителием, который секретирует слизь, облегчающую прохождение пищи (Fretter, Graham, 1962).

2.4 Буккальный эпителий и железы буккальной полости

Буккальная полость у голожаберных моллюсков обычно выстлана однослойным эпителием. Эпителий ротовой трубки и буккальной полости покрыт тонким слоем кутикулы (Wägele, 1991; Kolb, 1998; Schulze, Wägele, 1998; Schrödl, Wägele, 2001; Burghardt, Wägele, 2004). У голожаберных моллюсков в передней части буккального комплекса органов в районе ротовой трубки могут присутствовать ротовые железы, представленные или скоплениями железистых клеток, или компактными железами с протоком, впадающим в ротовую трубку. Ротовые железы предположительно секретируют нейтральные или имеющие кислую реакцию мукополисахариды (Wägele, 1991; Kolb, 1998; Schulze, Wägele, 1998; Schrödl, Wägele, 2001). Другой тип желез, встречающийся в переднем отделе пищеварительной системы — слюнные железы — обычно расположены позади глотки или у ее заднего конца недалеко от места выхода пищевода из буккального комплекса органов, и их протоки открываются в буккальную полость со спинной стороны (García, García-Gómez, 1990; Wägele, 1991; Gosliner, 1994; Kolb, 1998; Schulze, Wägele, 1998; Schrödl, Wägele, 2001). Наличие или отсутствие ротовых и слюнных желез, а также степень их развития, общая форма и гистологическое строение являются признаком, важным при составлении таксономических описаний вида (García, García-Gómez, 1990; Wägele, 1991; Kolb, 1998; Schulze, Wägele, 1998; Schrödl, Wägele, 2001; Burghardt, Wägele, 2004; Kiko et al., 2008).

Тонкая морфология эпителиев буккального комплекса органов была изучена для одного вида голожаберных моллюсков — *Ziminella salmonacea* (Couthouy, 1838) (Hughes, 1979). Ротовая трубка и буккальная полость у моллюска этого вида выстланы кубическим эпителием с центрально расположенными ядрами. Во всех клетках присутствуют развитый аппарат Гольджи, митохондрии и шероховатый ЭПР. Эпителий подстилается снизу базальной мембраной, сверху покрыт волокнистой кутикулой. Клетки эпителия соединяются между собой септированными контактами и содержат сложную систему тонофиламентов, присоединенных к полудесмосомам и ямкам на внутренней стороне

кутикулы, и связывающих кутикулу с внутренней буккальной мускулатурой (Hughes, 1979).

У представителей других групп брюхоногих моллюсков тонкая морфология буккального эпителия и пищевода изучена подробнее, чем у голожаберных моллюсков.

У моллюсков подкласса Heterobranchia передний отдел пищевода может быть выстлан микровиллярным эпителием с ресничками, как у *Leucophytia bidentata* (Montagu, 1808) (надотряд Eupulmonata) (Morton, 1955) и *Plakobranchus ocellatus* van Hasselt, 1824 (надотряд Sacoglossa) (Hirose, 2005) или без ресничек, как у *Aplysia depilans* Gmelin, 1791 (отряд Aplysiida) (Lobo-da-Cunha, Batista-Pinto, 2005). На разных участках пищевода его выстилка может меняться. Так, например, у *Bulla striata* Bruguière, 1792 (отряд Cephalaspidea) треть отдела покрыта ресничным эпителием, а остальные две трети – эпителием с микровиллями, покрытым микровиллярной кутикулой (Lobo-da-Cunha et al., 2010). Апикальная часть клеток эпителия может быть сильно вакуолизирована. Основным канал и карманы пищевода гистологически различаются: субэпидермальные железистые клетки обнаруживаются только в стенках основного канала, но отсутствуют в карманах пищевода. Тела этих клеток погружены в соединительную ткань, а длинная и тонкая шейка железистой клетки проходит между клетками эпителия и открывается в буккальную полость (Bush, 1989; Lobo-da-Cunha, Batista-Pinto, 2005). В карманах пищевода могут присутствовать железистые клетки неправильной формы. Апикальная поверхность этих клеток несет микровилли и покрыта гликокаликсом (Bush, 1989). Под базальной мембраной эпителия стенок пищевода могут располагаться многочисленные мышечные фибриллы (Morton, 1955; Smith, 1967; Hughes, 1979; Bush, 1989).

2.5 Буккальная мускулатура

Мускулатуру буккального комплекса органов голожаберных моллюсков можно разделить на внешнюю и внутреннюю (Gosliner, 1994) (Приложение I, Рис. 2). В первую группу входят мышцы, соединяющие стенку тела и стенку буккального комплекса

органов. Вторая группа мышц представлена мускулатурой буккального вооружения, а также мышцами, соединяющими между собой структуры буккального комплекса органов.

Функционально в буккальной мускулатуре можно выделить буккальные протракторы и ретракторы, протракторы и ретракторы радулы и одонтофора, буккальные тензоры, а также различные мышцы, манипулирующие формой структур буккального комплекса органов (Gosliner, 1994). У представителей подотряда Doridina буккальная мускулатура может образовывать специализированную структуру для всасывания пищи в буккальную полость — буккальную помпу (Gosliner, 1994; Wägele, Willan, 1999).

У брюхоногих моллюсков, имеющих раковину, часто мускулатура буккального комплекса органов может включать ветви колюмеллярного мускула или соединяться с ним (Kantor, Taylor, 1994; Taylor et al., 1994), во многих случаях строго отделить буккальную мускулатуру от мускулатуры, соединяющей стенки тела со стенками пищевода невозможно (Graham, 1964, 1973; Fretter, 1965; Morse, 1984; Smith, 1988).

В зависимости от того, как функционирует радулярный аппарат моллюска, число мышечных пучков может увеличиваться или уменьшаться (Иванов, 1990). Специализированные структуры, служащие для всасывания пищи в буккальную полость, имеются также у некоторых представителей надотряда Sacoglossa (Heterobranchia: Euopisthobranchia) (Gosliner, 1994).

Изучение тонкого строения буккальной мускулатуры для голожаберных моллюсков не проводилось. Однако для других видов брюхоногих: *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (Hygrophyla), *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758 (Neogastropoda) и *Phorcus lineatus* (da Costa, 1778) (Vetigastropoda: Trochida) была показана косая (Plesch, 1977) или двойная косая (спиральная) исчерченность (Fänge, Matisson, 1958; Nisbet, 1973). Для буккальной мускулатуры *Lepetella sierrai* Dantart & Luque, 1994 (Vetigastropoda: Lepetellida) была описана поперечнополосатая исчерченность (Judge, Haszprunar, 2014).

2.6 Челюсти

Одной из важных структур в буккальном комплексе органов являются челюсти. Это кутикулярные образования, расположенные в передней части буккальной полости дорсально, латерально или дорсо-латерально. У голожаберных моллюсков, относящихся к подотряду *Cladobranchia*, а также у представителей надсем. *Bathydoridoidea*, челюсти — это парные пластинки с жевательным краем или отростком. Среди *Nudibranchia* прослеживается зависимость между наличием или отсутствием одного или нескольких рядов зубчиков на жевательном крае или отростке и принадлежностью моллюска к определенному семейству или надсемейству (Gosliner, 1994; Wägele, Willan, 1999). У представителей инфраотряда *Doridoidei* челюстей обычно нет, однако у моллюсков семейств *Chromodoridae*, *Discodorididae*, *Dorididae*, *Hexabanchidae* и *Polyceridae*, согласно литературным данным, имеются развитые в той или иной мере т.н. «челюсти», состоящие из отдельных элементов (сем. *Chromodorididae* и *Discodorididae*), или представляющие собой цельную пластинку (сем. *Polyceridae*, *Dorididae* и *Hexabanchidae*). Эти челюсти являются утолщением кутикулы дорсальной стороны губы и могут быть армированы хитиновыми палочками – родлетами (Мартынов, Коршунова, 2011; Young, 1969a; Wägele, 1989; Gosliner, 1994; Schrödl, Millen, 2001; Wägele, Cervera, 2001; Valdés, 2002) (Приложение I, Рис. 3).

Морфология челюстей у других представителей класса *Gastropoda* также отличается большим разнообразием.

Челюсти могут быть представлены непарной или парной пластинкой. Представители подкласса *Patellogastropoda* характеризуются непарной челюстью, которую условно можно поделить на переднюю и заднюю части (Иванов, Старобогатов, 1990). У *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) в челюсти можно выделить передние и задние парные крылья, и центральную пластинку (Vortsepneva et al., 2013).

У представителей подклассов *Vetigastropoda* и *Caenogastropoda* челюсти представлены парой латеральных пластинок, которые могут соединяться дорсально сзади

или по медианной линии (Vortsepneva et al., 2014). Однако у многих представителей этих подклассов челюсти могут редуцироваться (Иванов, Старобогатов, 1990). Так, у моллюсков отряда Neogastropoda челюсти отсутствуют (Ponder, 1973), однако у *Urosalpinx cinerea* (Say, 1822), имеется дорсальный клювообразный склерит, напоминающий челюсть (Carriker, 1943), а у *Drupa ricinus* (Linnaeus, 1758) и *Tenguella granulata* (Duclos, 1832) помимо него есть вентральная челюсть (Wu, 1965). Особого внимания заслуживает трубковидная челюсть представителей сем. Cancellariidae (Neogastropoda) и свернутая в трубку челюсть представителей сем. Volutomitridae (Neogastropoda) (Harasewych, Petit, 1986; Kantor, Harasewych, 1992).

Брюхоногие моллюски семейства Cocculinidae (Gastropoda: Neomphaliones) имеют рудиментарную непарную челюстную пластинку, расположенную на дорсальной стороне (Haszprunar, 1987).

Возможно, стилеты моллюсков сем. Pyramidellidae (Heterobranchia) являются производными челюстей (Иванов, Старобогатов, 1990; Gosliner, 1994). Крючья *Clione limacina* (Phipps, 1774) по данным, полученным Ворцепневой и Цетлиным, скорее всего, не являются гомологами челюстного аппарата (Ворцепнева, Цетлин, 2014). У Eupulmonata челюсти представляют собой единую непарную пластинку или серию пластинок различной формы, расположенных медио-дорсально (Ponder, Lindberg, 1997; Barker, Efford, 2004).

Большая часть челюсти обычно окружена складкой буккального эпителия, однако, ее передний край свободный (Gosliner, 1994; Vortsepneva et al., 2013; 2014).

Челюсти брюхоногих моллюсков образуются за счет синтетической активности клеток гнатоэпителия — специализированного буккального эпителия, формирующего челюсти и состоящего из специализированных клеток — гнатобластов. Челюсти в общем случае представляют собой кутикулу, армированную хитиновыми палочками (родлетами) различной формы в поперечном сечении: многоугольной, треугольной или неправильной (Gosliner, 1994; Vortsepneva et al., 2013; 2014).

Для голожаберного моллюска *Ziminella salmonacea* было показано расположение зоны роста на заднем конце челюсти. Новый материал челюсти, располагающийся вплотную к зоне роста, по данным трансмиссионной электронной микроскопии имеет более светлую окраску, чем зрелая челюсть. Это связано с тем, что родлеты расположены неупорядоченно в зоне роста, и организованы в ряды в основной челюсти (Hughes, 1979). Расположение зоны роста на заднем конце челюсти также было описано для брюхоногого моллюска вида *Puncturella noachina* (Linnaeus, 1771) (Vetigastropoda), в то время как зона роста челюсти у моллюска вида *T. testudinalis* (Patellogastropoda) расположена в передней и средней частях (Vortsepneva et al., 2013; 2014). Челюсть *T. testudinalis* представляет собой два слоя кутикулы: апикального, с многочисленными электронноплотными везикулами, и электронноплотного гомогенного базального (Vortsepneva et al., 2013).

2.7 Радулярный аппарат

Общая морфология радулярного аппарата довольно хорошо описана, поскольку количество хрящей одонтофора, строение мускулатуры и радулы являются таксономическими признаками (Runham, 1963; Runham, Isarankura, 1966; Isarankura, Runham, 1968; Padilla et al., 1996; Katsuno, Sasaki, 2008). Радулярный аппарат чаще всего расположен вентрально в буккальной полости.

В радулярном аппарате можно выделить две основные структуры: радулу с радулярным влагалищем и одонтофор (Иванов, 1990).

2.7.1 Морфология радулы и радулярного влагалища

Радула – структура эктодермального происхождения, лента хитиновых зубов, прикрепленных базальной частью к радулярной мембране (Voltzow, 1994). Часто основание зуба может быть утоплено в радулярную мембрану. Зубы радулы

организованы в поперечные ряды, внутри ряда, согласно расположению, выделяют центральный зуб, латеральные, расположенные по бокам от центрального, и маргинальные зубы, располагающиеся с краю от латеральных. Зубы разных типов отличаются друг от друга по форме, размеру, наличию или отсутствию зубчиков и другим признакам (Иванов, 1990; Старобогатов, 1990). Однако в поперечном ряду не всегда присутствует полный набор зубов (Gosliner, 1994; Voltzow, 1994). Часто центральный зуб называют рахидальным (Старобогатов, 1990; Gosliner, 1994; Voltzow, 1994). По количеству зубов в поперечном ряду у голожаберных моллюсков выделяют унисериальные (1 зуб в поперечном ряду), трисериальные (три зуба в поперечном ряду) и полисериальные (более 3 зубов в поперечном ряду) радулы (Nybakken, McDonald, 1981).

Морфология радулы может сильно меняться в зависимости от способа питания. Например, у голожаберных моллюсков-дорид со скребущим типом питания радула широкая и разделена на две половины продольным углублением, что позволяет соскребать, отрывать и захватывать кусочки пищи – губки (Young, 1969a). Схожая морфология радулы встречается у представителя другого подотряда голожаберных моллюсков – Cladobranchia – *Tritonia tetraquetra* (Pallas, 1788), причем способ питания данного вида моллюсков не скребущий, а так называемый способ «резкого захвата пищи». Радула в данном случае также позволяет отрывать и захватывать кусочки пищи (Willows, 1978). Помимо этого, внутри одной группы брюхоногих моллюсков, даже внутри одного рода могут встретиться различные типы радулы, так как представители разных видов могут иметь разные объекты питания и способы добывания пищи (Екимова, Малахов, 2016; Ekimova et al., 2015). Также было выделено несколько основных тенденций в изменении морфологии радулы голожаберных моллюсков в связи с объектом питания (Nybakken, McDonald, 1981; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991):

- 1) широкие радулы (более 60 зубов в поперечном ряду) встречаются у голожаберных моллюсков, питающихся губками (за редким исключением);
- 2) у голожаберных моллюсков, питающихся горгонариями, морскими перьями и альционариями радула очень широкая (более 80 зубов в поперечном ряду) и поделена продольным углублением на две половины;

- 3) голожаберные моллюски, питающиеся одиночными шестилучевыми кораллами, восьмилучевыми кораллами-представителями отряда *Stolonifera* и гидроидными полипами, а также мшанками и асцидиями обладают узкой радулой;
- 4) морфология зубов радулы голожаберных моллюсков зависит от жесткости покровов и толщины стенки тела объекта питания: у голожаберных моллюсков подотряда *Cladobranchia* широкие гребенчатые зубы радулы встречаются у видов, питающихся актиниями; у представителей подотряда *Doridina* моллюски, питающиеся известковыми губками имеют крючковидные, схожие по форме и размерам многочисленные зубы радулы, в то время как те виды, что питаются добычей с мясистыми стенками или толстыми известковыми (асцидии, мшанки, усконогие рачки), обладают радулой с хорошо развитыми латеральными зубами с широкими и крепкими основаниями и направленными перпендикулярно им зубцами.

Радулярное влагалище голожаберных моллюсков, в общем, не имеет принципиальных отличий по строению от такового у других брюхоногих моллюсков (Hughes, 1979). Оно представляет собой вентральный дивертикул буккального полости, выстланный однослойным эпителием, который далеко простирается по направлению к заднему концу. Формирование новых зубов радулы и радулярной мембраны происходит в задней части радулярного влагалища. Радула располагается между плотно прилегающими друг к другу суб- и супрарадулярными эпителиями. Субрадулярный эпителий простирается в буккальном пространстве вплоть до конца радулы и примыкает к эпителию ротового отверстия или к субрадулярному органу, отвечающему за деградацию зубов радулы. Супрарадулярный эпителий начинается в терминальной части радулярного влагалища и доходит до устья влагалища (Иванов, 1990; Hughes, 1979; Voltzow, 1994). Суб- и супрарадулярный эпителии постоянно возобновляются в течение всей жизни моллюска. Их клетки пролиферируют в терминальной части влагалища и мигрируют по направлению ко рту. Вблизи устья или под передним концом радулы большая часть клеток отмирает (Peters, 1979; Mischor, Märkel, 1984). Радулярное влагалище обычно свернуто в U-образную трубку, внутрь которой может вдаваться

соединительнотканый тяж — коллостиль. Функция коллостиля, вероятнее всего, состоит в препятствии сминанию зоны образования радулы при ее движении. У представителей надотрядов Eupulmonata и Hygrophyla (подкласс Heterobranchia) коллостиль возникает в результате деградации и выселения клеток супрарадулярного эпителия в зоне его контакта с эпителием пищевода (Иванов, 1990; Mackenstedt, Märkel, 1987).

Тонкое строение радулярного аппарата в контексте формирования радулы было подробно изучено для брюхоногих моллюсков подклассов Patellogastropoda (*Patella caerulea* Linnaeus, 1758; *Testudinalia testudinalis*) (Peters, 1979; Vortsepneva, Tzetlin, 2019), Caenogastropoda (*Pomacea bridgesii* (Reeve, 1856)) (Mischor, Märkel, 1984), включая Neogastropoda (Vortsepneva et al., 2019) и Heterobranchia (Nudibranchia: *Ziminella salmonacea*; Eupulmonata: *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758); Hygrophyla: *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818), *Lymnaea stagnalis*) (Wiesel, Peters, 1978; Hughes, 1979; Mackenstedt, Märkel, 1987).

Молодые зубы голожаберного моллюска *Z. salmonacea* на ультраструктурном уровне состоят из двух слабо различимых зон: апикальной и базальной, различающихся по направлению хитиновых волокон. По мере созревания зуба, его матрикс становится более электронноплотным (Hughes, 1979). Апикальная и базальная зоны схожи с описанными для представителей надотрядов Eupulmonata и Hygrophyla (Heterobranchia) вершиной и базальной пластинкой радулярного зуба соответственно (Mackenstedt, Märkel, 1987).

Радулярная мембрана голожаберных моллюсков представляет собой тяжи электронноплотных волокон, расположенных вдоль радулярной ленты внутри гомогенного электронноплотного экстраклеточного матрикса. Подобное строение было показано для *Z. salmonacea* (Hughes, 1979).

Радулярную мембрану формируют специализированные клетки влагалища — мембранобласты, зубы формируются одонтобластами. Ультратонкое строение одонтобластов и мембранобластов показано для нескольких видов, относящихся к Patellogastropoda (*P. caerulea*) (Peters, 1979), Caenogastropoda (*P. bridgesii*) (Mischor, Märkel, 1984) и Eupulmonata и Hygrophyla (*B. glabrata*, *L. stagnalis*, *C. nemoralis*) (Wiesel,

Peters, 1978; Mackenstedt, Märkel, 1987). Тонкое строение одонтобластов также было изучено для Neogastropoda (*Conus pulicarius* Hwass in Bruguière, 1792), мембранобласты у данного вида отсутствуют, так как нет общей радулярной мембраны (Vortsepneva et al., 2019).

Одонтобласты моллюсков-представителей подкласса Heterobranchia: *Ziminella salmonacea* (Heterobranchia: Nudibranchia), *Cepaea nemoralis* (Heterobranchia: Eupulmonata) и *Lymnaea stagnalis* (Heterobranchia: Hygrophyla), а также представителей отряда Cephalaspidea, отличаются по морфологии от одонтобластов Patello- и Caenogastropoda, и представляют собой довольно крупные клетки (Pruvot-Fol, 1954; Hughes, 1969; Mackenstedt, Märkel, 1987; Ponder, Lindberg, 1997). У *C. nemoralis* и *L. stagnalis* это — сильно вакуолизированные клетки с везикулярными ядрами (Mackenstedt, Märkel, 1987). Они собраны в многочисленные группы из небольшого количества клеток (порядка 10-15 клеток на группу) (Kerth, Krause, 1969, Wiesel, Peters, 1978). Каждый новый продольный ряд зубов секретируется новой группой одонтобластов, возникающей сбоку от существующей. Группы клеток не разделены вставочными клетками. Каждой группе одонтобластов (куспидобластов (Pruvot-Fol, 1926, цит. по Carriker, Bilstad, 1946)) соответствует мембранобласт и клетка базальной пластинки (плакобласт (Pruvot-Fol, 1926, цит. по Carriker, Bilstad, 1946)), которой нет у Caenogastropoda. В процессе роста происходит увеличение зубов не за счет увеличения числа клеток, как у Caenogastropoda, а за счет увеличения размеров одонтобластов и их ядер. У представителей Eupulmonata и Hygrophyla в ходе экспериментов с введением радиоактивной метки не обнаружено митозов в зоне одонтобластов, то есть одонтобласты, скорее всего, сохраняются в течение всей жизни (Kerth, Krause, 1969; Wiesel, Peters, 1978; Mackenstedt, Märkel, 1987). Однако по краям пояса одонтобластов Макенштедт и Меркель обнаружили электронноплотные клетки с большим количеством митохондрий и проявляющие секреторную активность. Эти клетки были интерпретированы авторами как «пре-одонтобласты», которые затем могут дифференцироваться в одонтобласты, мембранобласты и клетки базальной пластинки (Mackenstedt, Märkel, 1987).

Одонтобласты Patello-, Caeno- и Neogastropoda отличаются по морфологии от одонтобластов, описанных у различных представителей подкласса Heterobranchia. Они располагаются в дистальной части радулярного влагалища, собраны в валики, число которых равно количеству продольных рядов зубов, валики отделяются друг от друга вставочными клетками или складками (Peters, 1979; Kerth, 1983; Mischor, Märkel, 1984; Vortsepneva, Tzetlin, 2019; Vortsepneva et al., 2019). К каждой группе одонтобластов, кроме той, что формирует центральный зуб, примыкает один или несколько мембранобластов (Peters, 1979; Kerth, 1983; Mischor, Märkel, 1984). Одонтобласты представляют собой очень высокие, узкие клетки, подстланные базальной мембраной и соединенные с ней контактами, напоминающими полудесмосомы (Peters, 1979; Mischor, Märkel, 1984; Vortsepneva et al., 2019). В области под ядром находится зона автофагии, которая обычно содержит осмиофильные гранулы, также в базальной части клетки расположено большое число митохондрий. Одонтобласты имеют хорошо развитый базальный лабиринт — инвагинации участка плазмалеммы, прилегающего к базальной мембране. Выше зоны расположения ядра одонтобласты соединены поясом десмосом и септированными контактами. Дистальные части клеток несут плотно расположенные микровилли, которые образуют плотные пучки, которые проникают довольно глубоко в зуб. Длина этого пучка зависит от стадии формирования зуба. По мере роста микровилли растворяются, но их остатки можно увидеть еще в третьем ряде зубов (Mischor, Märkel, 1984). Согласно исследованиям, проведенным на *P. bridgesii*, встречается и другой тип одонтобластов, которые обычно расположены на границе валика одонтобластов. Одонтобласты второго типа имеют большую электронную плотность, чем одонтобласты первого типа (Mischor, Märkel, 1984).

2.7.2 Морфология одонтофора

Одонтофор — опорный орган, несущий радулу, своеобразный «скелет» радулярного аппарата. Одонтофор состоит из хрящей, соединительной ткани и мускулатуры, координированная работа которых приводит к движению радулы вперед-назад и

повороту вокруг поперечной оси. Форма одонтофора и количество хрящей определяют форму радулярной ленты: сворачивается ли она в желоб или сгибается по какому-либо числу продольных сгибов (Иванов, 1990; Старобогатов, 1990). В разных подклассах брюхоногих моллюсков число хрящей одонтофора, их положение, а также гистологическое строение хрящей сильно различается и может являться важным таксономическим признаком (Кантор, Сысоев, 1990; Taylor et al., 1994; Kantor et al., 1997; Ponder, Lindberg, 1997; Neß et al., 2008; Katsuno, Sasaki, 2008). Однако, для голожаберных моллюсков и других представителей подкласса Heterobranchia в целом характерно замещение хрящей соединительной тканью или видоизмененными мышечными фибриллами (Katsuno, Sasaki, 2008; Hawe et al., 2013). У других представителей брюхоногих моллюсков хрящи одонтофора представлены экстраклеточным матриксом разной степени плотности и хрящевыми клетками (Katsuno, Sasaki, 2008). Передняя часть одонтофора образует кант перегиба, на котором располагается рабочая часть радулы (Иванов, 1990; Старобогатов, 1990).

Ультраструктура одонтофора была изучена у моллюска *Limax maximus* Linnaeus, 1758 (Heterobranchia: Eupulmonata). По данным световой и трансмиссионной электронной микроскопии, одонтофор заключен в тонкую соединительнотканную капсулу, основную ткань одонтофора составляют сильно измененные мышечные клетки различной формы, собранные в группы около разрозненных трабекул, составленных обычными мышечными клетками. Внеклеточный матрикс одонтофора неплотный и содержит гликоген и фибриллярные структуры. Хрящевой ткани в обычном ее понимании в одонтофоре обнаружено не было. В целом одонтофор представляет собой «миоцеллюлярный скелет» (Argaud, Bounoure, 1910; цит. по Curtis, Cowden, 1977) радулярного аппарата.

2.7.3 Функционирование радулы и одонтофора

Одним из важных вопросов для исследователей являлась пассивность или активность радулы во время питания: часть исследователей полагала, что радула

неподвижна относительно движущегося одонтофора (Cuvier, 1817, цит. по Huxley, 1853; Geddes, 1879; Wegmann, 1884, Simroth, 1901, цит. по Herrick, 1906), другие же считали, что радула движется по одонтофору, выступающего в качестве неподвижного блока, по которому движется радулярная лента (Huxley, 1853; Herrick, 1906). Однако более поздние исследования механизма функционирования радулярного аппарата показали, что и одонтофор, и радула могут активно двигаться в процессе питания независимо друг от друга (Smith, 1988; Guralnick, Smith, 1999). Большое внимание уделялось также изучению взаимодействия радулы с субстратом по видеозаписям или траекториям, оставляемым зубами на различных средах (Eigenbrodt, 1941; Morris, Hickman, 1981; Hickman, Morris, 1985; Scheel et al., 2020). Помимо этого, различными исследователями разрабатывалась модель функционирования радулы (Eigenbrodt, 1941; Morris, Hickman, 1981; Martín, Negrete, 2007; Krings et al., 2019).

2.8 Типы питания голожаберных моллюсков

У голожаберных моллюсков ранее были описаны шесть типов питания: 1) скребущий; 2) сосущий; 3) заглатывающий; 4) выскребывающий тип питания с использованием буккальной помпы; 5) питание путем резкого захвата (*lunge-feeding*) и 6) сверлящий (Milott, 1937; Graham, 1938; Miller, 1967; McBeth, 1968; Young, 1969a; 1969b; Robilliard, 1971; Crampton, 1977; Willows, 1978; Nybakken, McDonald, 1981; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Lambert, 1991; Shaw, 1991) (Приложение I, Рис. 4).

2.8.1 Скребущий тип питания

Скребущий тип питания представлен у большинства брюхоногих моллюсков и считается плезиоморфным среди представителей класса (Purchon, 1968; Ponder, Lindberg, 1997). У голожаберных моллюсков он распространен среди представителей надсемейств

Doridoidea и Polyceroidea (Doridina), а также встречается у некоторых представителей надсемейства Dendronotoidea (Cladobranchia). Процесс захвата пищи включает в себя 6 основных стадий: 1) открытие внешних и внутренних губ с выставлением наружу буккальных губ; 2) открытие буккальных губ; 3) протракция одонтофора и радулы; 4) скребущее движение радулы по субстрату (в данном случае пищевым объектом и субстратом являются чаще всего губки); 5) ретракция одонтофора и радулы и 6) закрытие буккальных губ (Milott, 1937; Young, 1969a). Стадии пицедобывательного процесса обеспечиваются координированной работой многочисленных мелких пучков внутренней и внешней буккальной мускулатуры. Обычно у таких моллюсков наблюдаются челюстеподобные образования в буккальной полости, защищающие ее стенки от повреждающего действия радулы. Радула довольно широкая, разделенная углублением на две половины, она активно участвует в измельчении губки и разрушении ее минерального скелета. Также хорошо развиты и валики одонтофора (Young, 1969a; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991).

2.8.2 Сосуций тип питания

Сосуций тип питания описан для голожаберных моллюсков-представителей сем. Dendrodorididae (Nudibranchia: Doridina: Phyllidioidea). Отличительной особенностью является полное отсутствие радулы и одонтофора, вместо этих структур пицедобывательный аппарат этих моллюсков преобразован в хобот, напоминающий акрэмболический хобот Neogastropoda. Пищевым объектом для моллюсков сем. Dendrodorididae являются губки: предположительно сначала моллюски растворяют скелет губки при помощи секрета педальных желез, а затем всасывают губку внутрь (Young, 1969a). Работа такого буккального комплекса органов осуществляется многочисленными пучками внешней буккальной мускулатуры, причем внешние ретракторы «хобота» гомологичны внешним буккальным ретракторам дорид со скребущим типом питания (Young, 1969a). Типом питания, напоминающим сосуций, обладают также голожаберные моллюски-представители рода *Melibe* (Nudibranchia:

Cladobranchia: Dendronotoidea), однако, в отличие от моллюсков сем. Dendrodorididae, они питаются не губками, а маленькими планктонными организмами, облавливая пространство вокруг себя с помощью сильно разросшегося орального паруса — структуры, характерной для представителей надсем. Dendronotoidea и представляющей собой вырост передней части головы, прикрывающий рот сверху (Agersborg, 1921; 1923; Watson III, Trimarchi, 1992; Rudman, Willan, 1998). Пойманные в оральный парус планктонные организмы (веслоногие рачки, диатомовые водоросли) всасываются затем в буккальную полость. Радула и челюсти у *Melibe* отсутствуют (Agersborg, 1921; 1923; Watson III, Trimarchi, 1992).

2.8.3 Заглатывающий тип питания

Хищные голожаберные моллюски-дориды из рода *Gymnodoris* (Nudibranchia: Doridina: Polyceroidea) обладают заглатывающим типом питания. Их пищевыми объектами являются другие голожаберные моллюски и представители надотряда Sacoglossa (Heterobranchia: Panpulmonata). Мускулатура буккального комплекса органов *Gymnodoris* гомологична описанной для представителей инфраотряда Doridina со скребущим типом питания. Стадии пищедобывательного процесса схожи с описанными для моллюсков-соскребывателей с тем лишь отличием, что радула совершает не скребущее движение, а захват пищевого объекта (Young, 1969a; Johnson, 1992; Nakano, Hirose, 2011).

2.8.4 Выскребывающий тип питания

Голожаберные моллюски надсемейства Onchidoridoidea питаются усоногими рачками или мшанками. Тип питания для данной группы — выскребывающий с использованием буккальной помпы. Буккальная мускулатура этого вида моллюсков

гомологична описанной для дорид со скребущим типом питания, однако, у представителей Onchidoridoidea имеется мышечная структура, приспособленная для насасывания – буккальная помпа, резко отделяющаяся от всей остальной буккальной мускулатуры. Наличие буккальной помпы позволило развить особый тип питания, сочетающий в себе протыкающее и выскребывающее действие радулы, растворение твердых структур с помощью ротовых желез и насасывательное действие буккальной помпы. Данный тип питания является наиболее эффективным при разрушении створок известковых домиков усонюгих рачков или цистидов мшанок с помощью специальных желез, растворяющих известь, и выскребании добычи из твердых оболочек (McBeth, 1968; Crampton, 1977; Carriker, Williams, 1978; Nybakken, McDonald, 1981).

2.8.5 Питание путем резкого захвата объекта

Для двух видов голожаберных моллюсков из подотряда Cladobranchia: *Tritonia tetraquetra* (Tritonioidea) и *Dendronotus iris* J. G. Cooper, 1863 (Dendronotoidea) был подробно описан тип питания путем резкого захвата объекта (Willows, 1978; Nybakken, McDonald, 1981; Shaw, 1991). Эти виды моллюсков питаются стрекающими: *T. tetraquetra* питается восьмилучевыми кораллами – морскими перьями рода *Virgularia*, а *D. iris* – представителями цериантарий, которые резко сжимаются при опасности, поэтому захватывать объект питания нужно быстро. Для обоих видов строение буккального комплекса органов в общих чертах схоже с таковым, описанным для Cladobranchia: в наличии парные челюсти с жевательными отростками, и немногочисленные крупные пучки буккальной мускулатуры. Радула широкая, с продольным углублением, рахидальный зуб хорошо развит. Пищедобывательный процесс в общих чертах описывается следующим образом: вначале, моллюск, приблизившись к пищевому объекту, раскрывает рот и челюсти; радула с одонтофором выбрасывается наружу, и радула (или жевательные отростки челюстей) перекусывают стебель; затем происходит ретракция одонтофора, в результате чего часть откушенного стебля стрекающего оказывается в буккальной полости, где перетирается радулой; челюсти в этот момент

сомкнуты. После этого челюсти вновь открываются, часть стебля снова откусывается и затаскивается радулой и одонтофором внутрь буккальной полости, и там перетирается. Эти действия повторяются до полного потребления пищевого объекта (Willows, 1978; Nybakken, McDonald, 1981; Shaw, 1991).

Данный тип питания также был показан для голожаберных моллюсков *Aeolidiella alderi* (Cocks, 1852) (Cladobranchia: Aeolidioidea), *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) (Cladobranchia: Aeolidioidea) и *Facelina bostoniensis* (Couthouy, 1838) (Cladobranchia: Aeolidioidea), а также *Armina maculata* Rafinesque, 1814 (Cladobranchia: Arminoidea) и *Tritonia hombergii* Cuvier, 1803 (Cladobranchia: Tritonioidea), однако подробно по стадиям описан не был. Строение буккального комплекса органов так же, как и у двух предыдущих видов, типично для Cladobranchia (Graham, 1938; Bulloch, Dorsett, 1979; García, García-Gómez, 1990).

Предполагается, что голожаберные моллюски вида *Dendronotus frondosus* (Cladobranchia: Dendronotoidea) и близкие виды *Dendronotus venustus* MacFarland, 1966 и *Dendronotus primorjensis* Martynov, Sanamyan & Korshunova, 2015 обладают тем же типом питания, что и описанные выше виды, однако, недавние наблюдения за пищевым поведением *D. frondosus* в Белом море противоречат этим описаниям. С наибольшей вероятностью, данный вид не питается стрекающими, а соскребывает обрастания с колонии (Robilliard, 1970; Lambert, 1991; Ekimova et al., 2015; 2019).

2.8.6 Сверлящий тип питания

Для голожаберных моллюсков *Vayssierea elegans* (Nudibranchia: Doridina: Polyceroidea), *Doto coronata* (Gmelin, 1791) (Nudibranchia: Cladobranchia: Dendronotoidea) и *Eubranchus exiguus* (Alder & Hancock, 1848) (Nudibranchia: Cladobranchia: Fionoidea) характерен сверлящий тип питания (Young, 1969a; Lambert, 1991). *V. elegans* сверлят отверстия в трубках полихет-представителей сем. Spirorbidae и сем. Serpulidae (Мартынов, Коршунова, 2011; Young, 1969a; 1969b). *D. coronata* и *E. exiguus* сверлят

перисарк колониальных гидроидов и высасывают ценосарк, причем *D. coronata* сверлит столоны, а *E. exiguus* сверлит исключительно гидротеки. В процессе питания были выделены две основных стадии: стадия сверления и стадия глотания (Young, 1969a; 1969b; Lambert, 1991). Морфология буккального комплекса органов была в общих чертах описана только для *V. elegans* (Baba, 1937; Young, 1969a), также Янгом был предложен возможный механизм функционирования отдельных частей буккального комплекса органов и зубов радулы (Young, 1969a; 1969b). Тем не менее, подробного описания строения буккального комплекса органов и механизма функционирования мускулатуры для этих видов дано не было. Таким образом, сверлящий тип питания представлен у моллюсков обоих основных подотрядов голожаберных моллюсков — Doridina и Cladobranchia, однако подробного описания строения пищедобывательного аппарата и механизма функционирования нет.

Без сравнения механизмов сверления у разных видов, не будет решен вопрос, каким образом — схожим или различным — у представителей разных клад голожаберных моллюсков реализован данный тип питания.

В зависимости от типа питания те или иные структуры буккального комплекса органов могут быть гипертрофированы или же, наоборот, полностью редуцироваться (Таблица 1).

Также, в зависимости от типа питания, не только у голожаберных моллюсков, но и у всех остальных брюхоногих моллюсков могут быть сильно развиты или, наоборот редуцированы отдельные структуры буккального комплекса органов: например, у многих представителей хищных брюхоногих семейства Raphitomidae (Neogastropoda: Conoidea) наблюдается тенденция к редукции радулы вплоть до полной ее утраты (Федосов, 2008); у моллюсков семейства Pyramidellidae (Heterobranchia), обладающих сосущим типом питания, отсутствует радула (Fretter, Graham, 1949); а у сверлящих представителей сем. Naticidae (Caenogastropoda) на основе желез буккального комплекса органов развивается дополнительный сверлящий орган (Carriker, 1981).

Таблица 1. Особенности строения пищеводобывательного аппарата у голожаберных моллюсков с разным типом питания.

| Тип питания | Особенности строения буккального комплекса органов | Источник |
|-------------------------------|--|---|
| Скребуший | Челюстеподобные образования в буккальной полости, широкая радула, развитые радулярные валики | Young, 1969a; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991 |
| Сосуший | Отсутствие радулы и одонтофора, пищеводобывательный аппарат преобразован в мускулистый хобот или заменяется разросшимся оральным парусом | Agersborg, 1923; Young, 1969a |
| Заглатывающий | Зубы радулы, с длинными, тонкими и острыми зубцами, напоминающими крючья | Young, 1969a; Johnson, 1992; Nakano, Hirose, 2011 |
| Выскребывающий | Буккальная помпа — отдельная мышечная структура для всасывания, развитые ротовые железы, секретирующие кислые мукополисахариды | McBeth, 1968; Crampton, 1977; Carriker, Williams, 1978; Nybakken, McDonald, 1981 |
| Путем резкого захвата объекта | Широкая радула или гребневидный мощный рахидальный зуб, парные челюсти с жевательными отростками, несущими заостренные зубчики | Graham, 1938; Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979; García, García-Gómez, 1990; Shaw, 1991 |
| Сверлящий | Узкая радула, развитие специализированных желез для растворения | Young, 1969a; 1969b; Lambert, 1991 |

В заключении этого обзора стоит отметить, что несмотря на наличие большого количества литературы, посвященной голожаберным моллюскам, их образу жизни, анатомии и морфологии, многие аспекты до сих пор остаются нераскрытыми, или же имеются отдельные, разрозненные сведения по тем или иным вопросам, связанным с биологией питания вида голожаберного моллюска. Так, при наличии данных по прижизненным наблюдениям за процессом питания, могут лишь фрагментарно присутствовать данные по строению пищеводобывательного аппарата и

функционированию его структур (Young, 1969b; Lambert, 1991); или же при описании строения буккального вооружения (радулы и челюстей), практически полностью отсутствует информация по его тонкому строению, а также по составу и общему и тонкому строению буккальной мускулатуры и желез (Nybakken, McDonald, 1981; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991); или может быть дано подробное описание состава и общей морфологии буккальных мышц, но при этом строение буккального вооружения и желез не рассматривается (Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979). Для того, чтобы выявить пути формирования адаптаций голожаберных моллюсков к питанию разными объектами, необходимо сравнивать данные по всем аспекты биологии питания, для получения которых необходимы: 1) морфологические исследования пищеводобывательного аппарата на общем и ультраструктурном уровне, 2) прижизненные наблюдения за процессом питания моллюсков, и 3) обоснование механизма питания на основе полученных данных по морфологии и процессу питания.

3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

3.1 Материал

Сто две особи голожаберных моллюсков четырех видов (24 особи *Dendronotus frondosus*, 41 особь *Coryphella verrucosa*, 20 особей *Eubranchius rufium*, 17 особей *Vayssierea elegans*) были собраны в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского Государственного Университета (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rufium*) 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.

3.2 Методы исследований

Данные по количеству особей каждого исследованного вида моллюсков тем или иным методом приведены в таблице 2.

Таблица 2. Количество особей голожаберных моллюсков, исследованных разными методами.

| Вид моллюска | Метод | Количество особей |
|------------------------------|-----------------------|-------------------|
| <i>Dendronotus frondosus</i> | Световая микроскопия | 5 |
| | СЭМ | 8 |
| | ТЭМ | 3* |
| | 3D-реконструкция | 1* |
| | Съемка <i>in vivo</i> | 11 |

Таблица 2 (продолжение). Количество особей голожаберных моллюсков, исследованных разными методами.

| Вид моллюска | Метод | Количество особей |
|-----------------------------|------------------------|-------------------|
| <i>Coryphella verrucosa</i> | Анатомическое вскрытие | 2 |
| | Световая микроскопия | 9 |
| | СЭМ | 10 |
| | ТЭМ | 5* |
| | 3D-реконструкция | 2* |
| | Съемка <i>in vivo</i> | 20 |
| <i>Eubranchus rupium</i> | Световая микроскопия | 7 |
| | СЭМ | 8 |
| | ТЭМ | 4* |
| | 3D-реконструкция | 1* |
| | Съемка <i>in vivo</i> | 5 |
| <i>Vayssierea elegans</i> | Световая микроскопия | 14 |
| | СЭМ | 3 |
| | ТЭМ | 5* |
| | 3D-реконструкция | 1* |

* — использованы те же особи, что и для метода световой микроскопии.

3.2.1 Морфологические исследования

Морфология пищеводобывательного аппарата моллюсков была изучена с помощью следующих методов:

1. Анатомические вскрытия для изучения расположения и закрепления буккального комплекса органов (крупные особи *Coryphella verrucosa*).
2. Трехмерная реконструкция по серии полутонких срезов для изучения общей морфологии (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *Eubranchus rupium*, *Vayssierea elegans*).
3. Световая микроскопия — изготовление серий полутонких срезов для изучения гистологического строения структур пищеводобывательного аппарата на световом микроскопе (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*, *V. elegans*).

4. Трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ) для изучения тонкой морфологии пищеводобывательного аппарата (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*, *V. elegans*).
5. Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) для изучения общей морфологии пищеводобывательного аппарата (*D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium*, *V. elegans*).

Перед фиксацией все особи были расслаблены 0,1М (беломорские моллюски) или 0,25М (дальневосточные моллюски) раствором $MgCl_2$, разбавленным морской водой в соотношении 1:1.

Фиксацию объектов проводили разными способами в зависимости от метода исследования.

3.2.2 Анатомическое вскрытие

Две особи *Coryphella verrucosa* были зафиксированы в 4% растворе формалина на морской воде и оставлены в нем на хранение.

Перед вскрытием моллюск размером 15 мм в фиксированном состоянии был перенесен в чашку Петри с пресной водой и сфотографирован с дорсальной, латеральной и вентральной сторон на стереомикроскопе Leica MZ6 на увеличении $\times 8$; $\times 12,6$ и $\times 25$. Далее голова особи была вскрыта с дорсальной стороны и подкрашена водным раствором метиленового синего для более четкого выявления внутренних структур, затем отмыта в чашке Петри с пресной водой. Голова особи длиной 8 мм в фиксированном состоянии была вскрыта с вентральной стороны, подкрашена водным раствором метиленового синего и отмыта от красителя в чашке Петри с пресной водой. Фотографии вскрытий головы были сделаны на стереомикроскопе Leica MZ6 на увеличениях $\times 20$ и $\times 40$.

3.2.3 Сканирующая электронная микроскопия

Фиксация четырех видов моллюсков (8 особей *Dendronotus frondosus*; 10 особей *Coryphella verrucosa*; 8 особей *Eubbranchus rufum*; 3 особей *Vayssierea elegans*) для СЭМ была осуществлена 4% раствором параформальдегида на PBS в две смены по 1,5 часа при 4°C. После этого проводилась отмывка образцов от фиксатора в PBS 3 раза по 10 минут. Далее моллюсков анатомировали: выделяли буккальный комплекс органов и помещали его в раствор протеиназы К на ночь при 60°C для удаления мягких тканей. Затем очищенные челюсти и радулу отмывали в течение 10 минут в чашке Петри с дистиллированной водой, монтировали на столик, высушивали на воздухе и напыляли смесью платины и палладия. У одной особи каждого вида моллюсков из буккального комплекса органов извлекали одонтофор, который проводили через этанол для обезвоживания (30% – 50% – 70% – 82% – 96% в две смены по пять минут в каждом растворе). Затем помещали в смесь этанола и ацетона (3:1 – 1:1 – 1:3 соответственно в две смены по пять минут в каждом растворе), после чего одонтофоры переводили в чистый ацетон и высушивали в критической точке. Далее одонтофоры монтировали на столик и напыляли смесью платины и палладия. Изучение образцов проводилось с помощью сканирующих электронных микроскопов Jeol JSM-6380LA, Hitachi S-465A и FEI Inspect F50.

3.2.4 Световая микроскопия, изготовление серийных полутонких срезов

Моллюсков расслабляли в растворе $MgCl_2$, затем препарировали в морской воде: у крупных особей выделяли буккальный комплекс органов, у мелких особей отрезали голову целиком. После чего следовала фиксация в 2,5% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере Миллонига (Millonig, 1969) в две смены по 1,5 часа при 4°C. Затем объекты отмывали в фосфатном буфере Миллонига 3 раза по 10 минут, после чего подвергали постфиксации в темноте 1% OsO_4 в течение 1,5 часов. От тетраоксида осмия

образцы отмывали в фосфатном буфере Миллонига 3 раза по 5 минут, после чего проводили до 70% спирта: 30% этанол — 2 раза по 5 минут, 50% этанол — 2 раза по 5 минут, 70% этанол — 2 раза по 5 минут. Далее следовала проводка в высших спиртах: 82% этанол — 2 раза по 5 минут, 96% этанол — 2 раза по 5 минут, — и проводка 96% этанол+ацетон: 3:1 — 2 раза по 5 минут, 1:1 — 2 раза по 5 минут, 1:3 — 2 раза по 5 минут. После этого образцы помещали в чистый ацетон (2 смены по 5 минут). Затем объекты проводили в смесях ацетон + эпоксидная смола Епон 812 в разных соотношениях: 3:1 — 24 часа, 1:1 — 24 часа, 1:3 — 24 часа; после чего помещали в чистую смолу при комнатной температуре на 6 часов. Далее образцы заливали в формы и оставляли при 37 градусах на 24 часа, после чего перемещали подложки в 60 градусов и оставляли на 48 часов.

Серии полутонких срезов (1 мкм) были изготовлены на ультрамикротоммах Dupont MT5000 и Leica EM UC6 с помощью алмазных ножей Diatome histo и Diatome histo Jumbo. Окрашивание срезов производили 1% раствором толуидинового синего, метиленового синего и тетрабората натрия. Изучение срезов и фотографирование проводили на микроскопах ЛОМО Микмед-6 с монтированной на него камерой ЛОМО ТС-1000 и Leica DM2500 с монтированной на него камерой Leica DFC295.

3.2.5 Трансмиссионная электронная микроскопия

Особи были подготовлены для исследования так же, как и для изготовления полутонких срезов. Ультратонкие срезы (80 нм) были изготовлены на ультрамикротоме Leica EM UC6 алмазным ножом Diatome ultra 45°, срезы монтировали на бленды с подложкой из формвара. Контрастирование срезов проводили раствором уранилацетата (37°C, 40 мин) и 1% раствором цитрата свинца (комн. температура, 15 мин в темноте).

Изучение ультратонких срезов проводили с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Jeol JEM-1011.

3.2.6 Трехмерная реконструкция по сериям полутонких срезов

3D-модели строили на основе снимков двух продольных серий срезов (*Coryphella verrucosa*) или одной поперечной серии срезов (*Dendronotus frondosus*, *Eubranchus rupium*, *Vayssierea elegans*).

Срезы фотографировали на микроскопах ЛОМО Микмед-6 и Leica DM2500 с цифровой камерой для реконструкции буккального комплекса органов. Был снят каждый второй срез.

С помощью компьютерной программы Irfan View 4.41 кадры серии были приведены к одинаковому формату, был установлен одинаковый размер изображений, каждому кадру было присвоено имя с последовательной нумерацией, отражающей положение среза в серии.

В программе Amiga 5.2.2 кадры были выровнены последовательно друг относительно друга и собраны в стек.

При построении трехмерной модели была использована программа Imaris 7.2.1. Загруженному в программу стеку задавали размер вокселя в соответствии с размерами срезов и расстоянию между ними. Была проведена реконструкция следующих структур буккального комплекса органов:

- а) челюстей;
- б) буккальной полости;
- в) радулы;
- г) радулярного валика;
- д) мускулатуры буккального комплекса органов.

Выбранную структуру обводили контуром. Если морфологически структура не сильно менялась, ее обводили на каждом 10 срезе (каждые 20 мкм), быстрее меняющиеся структуры обводили с более высокой частотой: каждые 2-5 срезов (каждые 2-5 мкм) в зависимости от сложности структуры. На основе заданных контуров программа строила

поверхности, соединяя контуры между собой. Для полученных трехмерных моделей затем получали двумерные изображения, которые впоследствии обрабатывали в графическом редакторе Adobe® Photoshop® CC.

3.2.7 Съемка процесса питания *in vivo*

Десять особей *Dendronotus frondosus* и двадцать особей *Coryphella verrucosa* содержали в морском аквариуме при 4°C в течение 48 часов без пищи. Затем моллюсков подсаживали в аквариум к гидроидным полипам. Процесс питания фотографировали с частотой 1 кадр в секунду с помощью фотокамеры Canon EOS 550D с макрообъективом Canon MP-E 65 mm. Из полученных 600 снимков для каждого моллюска в программе Sony Vegas Pro 12.0 (Sony Creative Software, Middleton, US) монтировали видео с частотой 25 кадров в секунду. Процесс питания одной особи *Dendronotus frondosus* был снят на видео с помощью насадки LabCam Pro для iPhone и iPhone SE, монтированных на стереомикроскоп Olympus SZ51. Из полученной видеозаписи с помощью программы Sony Vegas Pro 12.0 (Sony Creative Software, Middleton, US) были вырезаны отдельные кадры, демонстрирующие разные этапы процесса питания.

Пять особей *Eubranchus rufium* содержали в морском аквариуме при 4°C в течение 24 часов без пищи. Затем моллюсков подсаживали в аквариум к гидроидным полипам *Obelia longissima* (Pallas, 1766). Процесс питания фотографировали с частотой 50 кадров в секунду с помощью фотокамеры Panasonic Lumix GH5 с макрообъективом Panasonic Leica 45 mm f2.8. Из полученных 1500 снимков в программе Sequence (Frosthaus AS, Oslo, Norway) монтировали видео с частотой 25 кадров в секунду.

3.3 Терминология

В работе используются специальные термины:

- тип питания — способ добывания пищи;
- механизм питания — функционирование пищедобывательного аппарата в процессе питания;
- одонтофор — опорная структура радулярного аппарата, образованная радулярными валиками, состоящими из видоизмененных мышечных клеток, и буккальными мышцами;
- оральный парус — вырост передней части головы, прикрывающий дорсально ротовое отверстие; характерная структура для представителей надсем. Dendronotoidea;

в т.ч. названия мышц, отражающие их функции:

- дилататор — мышца-расширитель;
- констриктор — мышца-суживатель;
- протрактор — мышца, выносящая орган/структуру вперед;
- ретрактор — мышца, оттягивающая орган/структуру назад;
- тензор — мышца-натяжитель.

4 РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1 Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата *Dendronotus frondosus*

4.1.1 Общая морфология пищедобывательного аппарата

Ротовое отверстие *Dendronotus frondosus* округлое, расположено антеро-вентрально, окружено подковообразным оральным парусом с папиллами. Рот продолжается в ротовую трубку (Приложение I, Рис. 5А).

В буккальном комплексе органов *D. frondosus* присутствуют внешняя и внутренняя буккальная мускулатура, буккальное вооружение, состоящее из радулы и парных челюстей, и буккальная полость, дорсально продолжающаяся в пищевод. Вентрально в буккальной полости располагается радулярный аппарат (Приложение I, Рис. 5, 6А—В).

Буккальный комплекс органов *D. frondosus* имеет овальную форму. Ближе к заднему концу буккального комплекса органов располагается цереброплевральный ганглий с пигментированными глазами. Парные челюсти располагаются на переднем конце буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 7А).

4.1.2 Буккальная полость

Ротовая трубка *Dendronotus frondosus* выстлана ресничным кубическим эпителием (длина ресничек — примерно 4-5 мкм). Высота клеток эпителия ротовой трубки составляет около 4-5 мкм (Приложение I, Рис. 6А).

Эпителий буккальной полости представлен клетками высотой 5-6 мкм и шириной 4-5 мкм. Непосредственно в буккальной полости клетки эпителия секреторно активны, на что указывает хорошо развитый шероховатый ЭПР и электронноплотная цитоплазма, заполненная рибосомами. Клетки буккального эпителия секретируют микровиллярную кутикулу, имеющую гомогенную структуру на электронномикроскопическом уровне. Микровилли клеток буккального эпителия проникают в кутикулу примерно на 0,5 мкм (Приложение I, Рис. 6Д). Также в ротовой трубке на уровне световой микроскопии обнаруживаются субэпидермальные железы (Приложение I, Рис. 6А).

В клетках эпителия пищевода на электронномикроскопическом уровне были обнаружены хитиновые веретена, найденные также в покровном эпителии (Приложение I, Рис. 6Г, Е, Ж).

4.1.3 Мускулатура буккального комплекса органов

Мускулатура буккального комплекса органов *Dendronotus frondosus* делится на внешнюю и внутреннюю (Таблица 3).

Таблица 3. Буккальная мускулатура *Dendronotus frondosus*

| Группа мышц | Мышца |
|-------------|------------------------------------|
| Внешняя | Тензор пищевода |
| | Вентральные буккальные протракторы |
| Внутренняя | |
| | Поверхностная буккальная мышца |
| | Открыватели челюстей |
| | Закрыватель челюстей |
| | Ретракторы радулы |
| | Протракторы одонтофора |

Внешняя буккальная мускулатура включает тензор пищевода и вентральные буккальные протракторы. Тензор пищевода отходит от коллостилия, огибает с двух сторон

пищевод и прикрепляется к его дорсальной стенке. Вентральные буккальные протракторы расположены ниже радулярного аппарата и над челюстными пластинками. Они отходят от стенки тела позади буккального комплекса органов и оканчиваются на вентральной поверхности буккальных губ (Приложение I, Рис. 6Б; 7А—В).

Внутренняя буккальная мускулатура представлена поверхностной буккальной мышцей, открывателями и закрывателем челюстей, ретракторами радулы и протракторами одонтофора (Приложение I, Рис. 6Б, В; 7А—В). Поверхностная буккальная мышца формирует заднюю стенку буккального комплекса органов. Она расположена позади челюстных пластинок и радулярного влагалища. Поверхностная буккальная мышца отходит от вентральной поверхности пищевода и заканчивается сзади на вентральной поверхности челюстных пластинок (Приложение I, Рис. 7Б, В).

Открыватели челюстей — это самые массивные буккальные мышцы, расположенные между челюстными пластинками и буккальной полостью. Открыватели челюстей отходят от задней поверхности челюстных пластинок и крепятся к передней части буккальной полости (Приложение I, Рис. 7А—В). Закрыватель челюстей крепится к передним поверхностям челюстей, располагается под дорсальными отростками челюстей над пищеводом поперек буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 7).

Радулярные ретракторы начинаются от средней части верхней стенки радулярного влагалища, оканчиваются сзади на вентральной поверхности челюстных пластинок, идя вдоль радулярного влагалища и одонтофора (Приложение I, Рис. 7В, Г). Протракторы одонтофора расположены вентрально внутри одонтофора. Протрактор одонтофора 1 располагается под радулярным валиком и отходит от вентральной поверхности радулярного ретрактора, оканчиваясь на канте перегиба одонтофора. Протрактор одонтофора 2 расположен вентральнее протрактора одонтофора 1, он отходит от вентральной поверхности челюстной пластинки и прикрепляется ниже канта перегиба одонтофора (Приложение I, Рис. 7В, Г).

Согласно данным по ультраструктуре буккальных мышц *D. frondosus* мышечные волокна косо исчерчены (Приложение I, Рис. 8).

4.1.4 Челюсти

Челюсти *Dendronotus frondosus* представлены парой челюстных пластинок желтовато-коричневого цвета, окружающих переднюю половину буккального комплекса органов. Пластинки соединены между собой и имеют по паре длинных дорсальных и коротких жевательных отростков (Приложение I, Рис. 9А). Жевательные отростки челюстей тонкие и несут несколько рядов чешуйковидных зубчиков (Приложение I, Рис. 9Б). Челюстные пластинки располагаются внутри эпителиальных складок. На ультратонких срезах челюсть представлена электронноплотным материалом, имеющим слоистую структуру (Приложение I, Рис. 9В).

4.1.5 Радулярный аппарат

Радула полисерийная, формула: 4-6.R.4-6. В поперечном ряду представлен один мощный треугольный рахидальный зуб с мощным центральным зубцом, по бокам от которого располагаются не выступающие за плоскость зуба зубчики в количестве 8-10 штук с каждой стороны. Латеральные зубы имеют вид прямоугольных пластинок в основании, от которых отходят треугольные узкие лезвия с мощным терминальным зубцом и 4-5 зубчиками по внешнему краю (Приложение I, Рис. 9Г).

Кант перегиба одонтофора резко выражен. В буккальную полость выдается центральный зубец рахидального зуба и лезвия латеральных зубов, образуя подобие собирательного аппарата (Приложение I, Рис. 9Д). При этом ниже рабочей зоны радулярные зубы оказываются плотно прижаты к радулярной мембране (Приложение I, Рис. 9Е).

4.2 Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата *Coryphella verrucosa*

4.2.1 Общая морфология

Ротовое отверстие *Coryphella verrucosa*, расположенное вентрально, имеет округло-ромбовидную форму и окружено подковообразной губой (Приложение I, Рис. 10А), переходит в ротовую трубку, за которой следует буккальная полость (Приложение I, Рис. 11).

В буккальный комплекс органов входят челюсти, мощная мускулатура, дифференциация которой слабо заметна на вскрытии, и буккальная полость, от дорсальной части которой отходит пищевод, а в вентральной части располагается радулярный аппарат, отделенный поперечной складкой эпителия от пищевода.

Буккальный комплекс органов *C. verrucosa* имеет округло-вытянутую форму и хорошо заметен сквозь стенку тела из-за темного цвета челюстей. Ближе к заднему концу на буккальном комплексе органов располагается церебральный ганглий с двумя хорошо заметными пигментированными глазами. От ганглия по направлению к стенке тела в разные стороны расходятся нервы (Приложение I, Рис. 10Б). Челюсти расположены на переднем конце буккального комплекса органов и покрывают его примерно на одну треть с дорсальной стороны и на две трети — с вентральной. Вовнутрь от челюстей располагается мускулатура буккального комплекса органов, окружающая буккальную полость, в вентральной части которой расположен радулярный аппарат.

В гемоцеле буккальный комплекс органов закрепляется несколькими группами соединительнотканых волокон, идущих от стенки тела животного, не заметных на вскрытии без дополнительного контрастирования метиленовым синим, среди которых можно четко выделить несколько групп:

1. Волокна, идущие от внутренней поверхности ротового отверстия к передней части буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 10В);
2. Волокна, отходящие от боковой стенки тела на уровне середины буккального комплекса органов и прикрепляющиеся к его переднему концу (Приложение I, Рис. 10В);
3. Многочисленные тонкие волокна, соединяющие латеральную стенку тела с вентральной стороной буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 10Г, 12А);
4. Тяжи, начинающиеся позади буккального комплекса органов, огибающие его с боков и оканчивающиеся на буккальном комплексе органов антеро-дорсально (Приложение I, Рис. 10Г).

По данным трансмиссионной электронной микроскопии соединительнотканые волокна представлены отдельными клетками, распределенными в экстраклеточном матриксе (Приложение I, Рис. 12Б—Д). Среди этих клеток обнаружены одиночные миоциты и крупные (15-20 мкм) фибробласты (Приложение I, Рис. 12Г, Д). Фибробласты обладают хорошо развитым шероховатым ЭПР, их цитоплазма содержит многочисленные вакуоли и рибосомы. Ядро фибробласта небольшое, бобовидной формы (Приложение I, Рис. 12Г).

4.2.2 Буккальная полость

Сразу за ротовым отверстием начинается короткая ротовая трубка, окруженная внутренними губами, плавно переходящая в буккальную полость (Приложение I, Рис. 11, 13). И ротовая трубка, и буккальная полость выстланы кубическим эпителием. Во всех клетках присутствуют развитый аппарат Гольджи, митохондрии и шероховатый ЭПР. Эпителий подстилается снизу базальной мембраной, сверху покрыт кутикулой. Эпителий буккальной полости образует латеральные складки, в которых формируется челюсть, и

терминальную складку, в которой формируется радула. Стенки пищевода образуют латеральные карманы. Толщина кутикулы буккального эпителия составляет около 8 мкм, микровилли буккального эпителия заходят в кутикулу на 1-1,5 мкм (Приложение I, Рис. 11).

4.2.3 Мускулатура буккального комплекса органов

Изучение трехмерных реконструкций по серии полутонких срезов в буккальном комплексе органов позволяет выделить три основных группы мышц:

1. открыватели челюстей;
2. радулярные ретракторы;
3. протрактор одонтофора (Приложение I, Рис. 13-18).

Открыватели челюстей заполняют большую часть буккального комплекса органов и представлены шестью пучками плотно прилегающих друг к другу косо исчерченных по данным исследований на ультраструктурном уровне (Приложение I, Рис. 17Б, 18Б, Г) мышц симметрично справа и слева (Приложение I, Рис. 13, 14, 16). Мышцы расположены в складке буккального эпителия и соединяют центральную часть внутренней поверхности челюстей со стенками буккальной полости, при этом два мышечных пучка соединяются с ротовой трубкой, два мышечных пучка выстилают вентральную часть буккального комплекса органов, а оставшиеся восемь пучков лежат дорсально от пищевода (Приложение I, Рис. 14-16).

Радулярные ретракторы, отходят от задней части челюстных пластинок и одного из пучков открывателей челюстей и заходят в дорсальную часть одонтофора радулы над радулярным валиком, присоединяясь к радулярной мембране (Приложение I, Рис. 14, 15, 17А). Волокна этих мышц косо исчерчены по данным трансмиссионной электронной микроскопии (Приложение I, Рис. 17В, Г).

Протрактор одонтофора присоединяется одним концом к субрадулярной мембране, простирается в кади в вентральном направлении и соединяется с вентральным мышечным пучком открывателя челюстей (Приложение I, Рис. 14, 15). Протрактор одонтофора представляет собой один мышечный пучок, располагающийся под радулярным валиком и представленный продольными косо исчерченными на ультраструктурном уровне волокнами (Приложение I, Рис. 18В).

4.2.4 Челюсти

Челюсти *Coryphella verrucosa* представляют собой парные образования коричневого цвета, расположенные в передней части буккального комплекса органов, образуют некое подобие шлема, покрывая примерно две трети длины буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 19А, В). В передней части челюсти находятся жевательные отростки, окружающие ротовую трубку. Челюстные пластинки расположены в латеральных складках буккального эпителия, однако внутренняя поверхность передней части челюстных пластинок не покрыта эпителием и обращена в буккальную полость, также не погружены в эпителий длинные, несущие зубчики с уплощенной верхушкой, жевательные отростки (Приложение I, Рис. 19Г, Д). Пластинки челюстей соединены между собой кольцевым эластичным лигаментом (Приложение I, Рис. 10Б, В), окружающим переднюю часть буккального комплекса органов. Задние края челюстных пластинок не соединены между собой.

По данным световой микроскопии эпителий, окружающий задний край челюсти, представлен узкими (4-6 мкм в самой широкой части), высокими (15-20 мкм) клетками, с крупным ядром (4-5 мкм высотой) неправильной формы. Задний край челюсти имеет волокнистую структуру (Приложение I, Рис. 19Б).

4.2.5 Радулярный аппарат

Радулярный аппарат расположен в вентральной части буккального комплекса органов под пищеводом и состоит из одонтофора, радулы и радулярного влагалища.

Одонтофор представлен двумя группами мышц и радулярным валиком, состоящим из видоизмененных мышечных клеток (Приложение I, Рис. 12А). Радулярный валик располагается между протрактором одонтофора и ретракторами радулы. На поперечном срезе радулярный валик имеет вытянутую, неправильно-веретеновидную форму, длина его составляет 690-700 мкм, толщина валика в нижней части составляет 140-150 мкм, однако он быстро сужается кверху.

Радулярное влагалище, представляющее собой дивертикул буккальной полости, простирается от задней стенки буккального комплекса органов почти до канта перегиба, образуемого одонтофором. По данным, полученным с помощью трехмерной реконструкции, дистальный конец радулярного влагалища, где формируются зубы и радулярная мембрана, отделен от остальной части перегибом, имеет зауженный конец и небольшие латеральные вздутия (Приложение I, Рис. 11А).

Радула *Coryphella verrucosa* имеет U-образную форму на сагиттальных срезах, вентральная ветвь примерно в два раза короче дорсальной, трисериальная, формула: 1.1.1, в поперечном ряду один рахидальный зуб, по бокам от него симметрично расположены латеральные зубы. Рахидальный зуб изогнутый, треугольной формы с подковообразным основанием, утопленным в радулярную мембрану. На верхнем крае зуба имеется мощный центральный зубец, по бокам от которого симметрично расположено 5-8 зубчиков (Приложение I, Рис. 20Б, В). По данным сканирующей электронной микроскопии на наиболее молодых зубах посередине заметно продольное углубление. У зуба, расположенного ближе всего к радулярному влагалищу, центральная часть выступает из общей плоскости зуба, поверхность зуба имеет множество складок, центральный зубец хорошо развит, по бокам от него расположены хорошо оформленные 3 зубчика, остальные зубчики смяты (Приложение I, Рис. 20А). Латеральные зубы ножевидной

формы, по краю, обращенному к центральному зубу, располагается от 5 до 10 зубчиков. Всего в радуле насчитывается от 15 до 21 поперечных рядов зубов. В рабочей зоне радулы рахидальный и латеральные зубы выдаются над плоскостью радулярной мембраны. Подковообразное основание рахидального зуба при этом плотно прилегает к радулярной мембране и охватывает нижнюю часть рахидального зуба в последующем поперечном ряду (Приложение I, Рис. 20Г).

4.3 Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата *Eubbranchus rurius*

4.3.1 Общая морфология пищедобывательного аппарата

Ротовое отверстие *Eubbranchus rurius* округло-ромбовидное, расположено антеро-вентрально, окружено подковообразной губой. Рот продолжается в ротовую трубку, отделенную от буккальной полости буккальными губами (Приложение I, Рис. 22).

В буккальном комплексе органов *E. rurius* присутствуют внешняя и внутренняя буккальная мускулатура, буккальное вооружение, представленное радулой и парными челюстями, и буккальная полость, дорсально продолжающаяся в пищевод. Вентрально в буккальной полости располагается радулярный аппарат (Приложение I, Рис. 21).

Буккальный комплекс органов *E. rurius* имеет овальную форму. Ближе к заднему концу буккального комплекса органов располагается парный цереброплевральный ганглий с хорошо заметными через стенку тела пигментированными глазами. Парные челюсти располагаются на переднем конце буккального комплекса органов (Приложение I, Рис. 22, 24).

4.3.2 Буккальная полость

Ротовая трубка *Eubranchius rufium* выстлана ресничным кубическим эпителием (длина ресничек — примерно 4-5 мкм). Высота клеток эпителия ротовой трубки составляет около 4-5 мкм (Приложение I, Рис. 23Б).

Эпителий буккальной полости представлен клетками высотой 2-3 мкм и шириной 4-5 мкм. Непосредственно в буккальной полости клетки эпителия секреторно активны, на что указывает хорошо развитый шероховатый ЭПР и электронноплотная цитоплазма, заполненная рибосомами. Клетки буккального эпителия секретируют микровиллярную кутикулу, имеющую слоистую структуру на электронномикроскопическом уровне. Микровилли клеток буккального эпителия проникают в кутикулу примерно на 0,5 мкм (Приложение I, Рис. 23А, В). Буккальный эпителий образует обширные латеральные складки, внутри которых располагаются челюсти. Клетки эпителия латеральных складок буккального эпителия секреторно активны, обладают хорошо развитым шероховатым ЭПР и электронноплотной цитоплазмой. Также клетки латеральных складок буккального эпителия пронизаны пучками тонофиламентов в апико-базальном направлении. Пучки тонофиламентов соединяются с помощью полудесмосом в апикальной части клетки с челюстной пластинкой (Приложение I, Рис. 23А, Г). Также в ротовой трубке и буккальной полости при изучении гистологических срезов обнаруживаются отдельные субэпидермальные железистые клетки (Приложение I, Рис. 23А).

4.3.3 Мускулатура буккального комплекса органов

Мускулатуру буккального комплекса органов *Eubranchius rufium* можно разделить на внешнюю и внутреннюю (Таблица 3).

Внешняя буккальная мускулатура состоит из мышц-открывателей буккальных губ и вентральных буккальных протракторов. Открыватели буккальных губ отходят от

стенки тела по бокам от буккального комплекса органов примерно на уровне его середины. От стенки тела ветви открывателей буккальных губ отходят вперед вдоль буккального комплекса органов и прикрепляются к буккальным губам, формируя мышечное кольцо. Вентральные буккальные протракторы расположены позади радулярного аппарата и челюстных пластинок. Они отходят от стенки тела позади буккального комплекса органов и оканчиваются на вентральной поверхности буккальных губ (Приложение I, Рис. 21, 24).

Таблица 3. Буккальная мускулатура *Eubbranchus rufium*.

| Группа мышц | Мышца |
|---|------------------------------------|
| Внешняя | Открыватели буккальных губ |
| | Вентральные буккальные протракторы |
| Внутренняя | |
| | <i>Собственно буккальные мышцы</i> |
| | Дорсальные буккальные протракторы |
| | Поверхностные буккальные мышцы |
| <i>Мускулатура буккального вооружения</i> | Открыватели челюстей |
| | Закрыватель челюстей |
| | Радулярные ретракторы |
| | Протрактор одонтофора |

Внутреннюю буккальную мускулатуру можно разделить на собственно буккальные мышцы и мышцы буккального вооружения.

Собственно буккальные мышцы представлены дорсальными буккальными протракторами и поверхностными буккальными мышцами. Дорсальные буккальные протракторы расположены между челюстной пластинкой и пищеводом, отходят от задней внутренней поверхности челюстной пластинки и крепятся к передней внутренней поверхности челюстной пластинки. Поверхностные буккальные мышцы расположены позади челюстных пластинок и радулярного влагалища и формируют заднюю стенку буккального комплекса органов. Они отходят от вентральной поверхности пищевода и заканчиваются сзади на вентральной части челюстных пластинок (Приложение I, Рис. 21, 24).

Мышцы буккального вооружения включают в себя парные массивные открыватели челюстей и непарный закрыватель челюстей, а также парные радулярные ретракторы и непарный протрактор одонтофора.

Открыватели челюстей расположены между челюстными пластинками и буккальной полостью. Открыватели челюстей отходят от задней поверхности челюстных пластинок и крепятся к передней части буккальной полости. Закрыватель челюстей крепится к передним поверхностям челюстей и лежит над пищеводом поперек буккального комплекса органов.

Радулярные ретракторы начинаются от средней части верхней стенки радулярного влагалища, оканчиваются сзади на вентральной поверхности челюстных пластинок, идя вдоль радулярного влагалища и одонтофора. Протрактор одонтофора расположен вентрально в одонтофоре. Он отходит от вентральной поверхности челюстных пластинок и крепится к канту одонтофора (Приложение I, Рис. 21, 24).

Согласно данным по ультраструктуре буккальных мышц *E. rupium* актиновые и миозиновые волокна формируют заметную косую исчерченность (Приложение I, Рис. 25).

4.3.4 Челюсти

Челюсти *Eubbranchus rupium* представлены парой челюстных пластинок желтовато-коричневого цвета, окружающих весь буккальный комплекс органов (за исключением внешней буккальной мускулатуры) и составляющих около 75% его длины. Челюстные пластинки располагаются внутри эпителиальных складок. На переднем конце каждой пластинки сбоку от ротовой трубки расположен жевательный отросток, несущий один ряд конических зубчиков с притупленной верхушкой (Приложение I, Рис. 26А, Б).

4.3.5 Радулярный аппарат

В поперечном ряду трисериальной радулы представлен один ковшевидный рахидальный зуб с подковообразным основанием. Рахидальный зуб несет по 5 зубчиков с каждой стороны, ниже которых лежит более крупный центральный зубец. Латеральные зубы представлены треугольными пластинками с оттянутой верхушкой (Приложение I, Рис. 26В).

В рабочей зоне радулы (на канте перегиба одонтофора) рахидальные зубы образуют продольный ряд, напоминающий звенья циркулярной пилы, латеральные зубы оказываются прижаты к радулярной мембране, а их оттянутые верхушки лежат между рахидальными зубами, отделяя один поперечный ряд от другого (Приложение I, Рис. 26Г).

Одонтофор включает в себя только радулярные ретракторы и протрактор одонтофора. Радулярные валики — опорные элементы — в одонтофоре отсутствуют (Приложение I, Рис. 21, 22).

4.4 Общая и тонкая морфология пищедобывательного аппарата *Vayssierea elegans*

4.4.1 Общая морфология пищедобывательного аппарата

Ротовое отверстие *Vayssierea elegans* располагается вентрально и имеет округло-треугольную форму. Оно продолжается в ротовую трубку, открывающуюся в буккальную полость. Буккальный комплекс органов *V. elegans* состоит из мощной буккальной мускулатуры, как внутренней, так и внешней, и радулярного аппарата. Челюсти отсутствуют (Приложение I, Рис. 27А). От задней стенки буккальной полости дорсально отходит пищевод, формирующий два латеральных кармана над терминальной частью радулярного влагалища (Приложение I, Рис. 27А, В, 28). Вентрально, отделенный от

пищевода поперечной складкой буккального эпителия, в буккальной полости расположен радулярный аппарат, включающий радулу, одонтофор и радулярное влагалище.

4.4.2 Буккальная полость

Ротовая трубка выстлана ресничным эпителием, длина ресничек составляет в среднем 4-5 мкм, длина микровиллей — 2-2,5 мкм; между микровиллями хорошо заметен внеклеточный матрикс. Клетки эпителия ротовой трубки имеют почти квадратную форму, высота клетки составляет 7-8 мкм, а ширина — 5 мкм (Приложение I, Рис. 28А, Б). Клетки связаны между собой септированными и плотными контактами. Цитоплазма электроннопрозрачная. В апикальной части клеток эпителия ротовой трубки содержится множество вакуолей с электроннопрозрачным или гранулированным электронноплотным содержимым (Приложение I, Рис. 28А—В). Крупное овальное ядро расположено в клетке базально, над ядром располагается хорошо развитый аппарат Гольджи. В просвете ротовой трубки обнаруживаются крупные (2-3 мкм в диаметре) везикулы неправильной формы, отделяющиеся от апикальной поверхности клеток эпителия (Приложение I, Рис. 28В). Также в ротовой трубке обнаруживаются объемистые субэпидермальные многоклеточные ротовые железы, клетки которых содержат крупные вакуоли с гранулированным электронноплотным содержимым (Приложение I, Рис. 28Г).

В буккальной полости меняется форма эпителиальных клеток: высота уменьшается до 1-2 мкм. Клетки эпителия буккальной полости секретируют слоистую кутикулу толщиной 1-2 мкм. Цитоплазма клеток буккального эпителия электронноплотная. Буккальный эпителий плотно прилегает к буккальной мускулатуре (Приложение I, Рис. 28Д).

Клетки боковых карманов пищевода ресничные, практически квадратные, высотой 4-5 мкм. Длина ресничек в среднем составляет 4-5 мкм. Апикальная поверхность клеток боковых карманов пищевода покрыта электроннопрозрачным гликокаликсом толщиной 1-1,5 мкм, содержащим маленькие электронноплотные гранулы и покрывающим

микровилли (Приложение I, Рис. 28Е). В полости боковых карманов пищевода найдены секреторно активные клетки. Цитоплазма этих клеток электроннопрозрачная, содержит многочисленные рибосомы, хорошо развитый аппарат Гольджи и шероховатый ЭПР, а также крупные вакуоли с гомогенным электронноплотным содержимым (Приложение I, Рис. 28Ж, З).

4.4.3 Мускулатура буккального комплекса органов

Внешняя буккальная мускулатура, соединяющая буккальный комплекс органов и стенку тела моллюска, представлена тремя группами мышц: дилататорами ротовой трубки, задними буккальными тензорами и буккальным ретрактором (Приложение I, Рис. 29).

Дилататоры ротовой трубки начинаются от дорсальной стороны стенки тела, разделяются на две ветви на уровне пищевода, каждая ветвь разделяется на два пучка, которые оканчиваются на дорсальной и вентральной стенках ротовой трубки соответственно (Приложение I, Рис. 29А, Б, 30А). Задние буккальные тензоры начинаются от дорсальной стенки пищевода, окружают его по бокам и оканчиваются на вентральной стороне поперечной перегородки буккального эпителия (Приложение I, Рис. 29А, Б, Г, Д, 30А). Буккальный ретрактор начинается от вентральной стенки поперечной складки буккального эпителия и оканчивается позади радулярного влагалища (Приложение I, Рис. 29А, Б, Г, 30А).

Внутренняя буккальная мускулатура, оперирующая в т.ч. радулярным аппаратом, представлена констриктором буккальных губ, буккальным сфинктером, радулярным ретрактором, ретракторами радулярного влагалища, а также вентральным и дорсальным ретракторами одонтофора (Приложение I, Рис. 29, 31А). Констриктор буккальных губ имеет сложную морфологию: передняя часть мышцы представляет собой кольцо, окружающее спереди буккальную полость, задняя часть мышцы состоит из продольных пучков, лежащих вдоль дорсальной и вентральной сторон буккальной полости

(Приложение I, Рис. 29, 31А). Буккальный сфинктер окружает буккальную полость и располагается под констриктором буккальных губ. Расположение миофибрилл в буккальном сфинктере различное: в мышце чередуются участки кольцевых и радиально расположенных волокон (Приложение I, Рис. 29А—В, 31А, В). Радулярный ретрактор начинается от канта одонтофора, идет вдоль одонтофора, загибается вентрально около задней части одонтофора и буккального сфинктера, и продолжается вперед, оканчиваясь на уровне середины буккального сфинктера (Приложение I, Рис. 29А, Б, Г, 31А). Ретракторы радулярного влагалища отходят от задней части радулярного влагалища и оканчиваются около задней части вентрального ретрактора одонтофора (Приложение I, Рис. 29Б, Д, 31А). Вентральный ретрактор одонтофора располагается между радулярным ретрактором и буккальным сфинктером. Он начинается под радулярным ретрактором на уровне передней трети одонтофора, тянется вдоль одонтофора, загибается вентрально около задней части одонтофора и буккального сфинктера. Затем продолжается вперед и оканчивается на уровне середины констриктора буккальных губ (Приложение I, Рис. 29Б, Д, 31А). Дорсальный ретрактор одонтофора начинается около передней части одонтофора и тянется вдоль дорсальной стенки радулярного влагалища, затем загибается вентрально позади вентрального ретрактора одонтофора и оканчивается на задней вентральной стенке одонтофора (Приложение I, Рис. 29Б, Г, 31А).

Изучение ультраструктуры буккальных мышц позволило установить, что и внешняя, и внутренняя буккальная мускулатура представлена гладкими мышцами: тонкие (актиновые) и толстые (миозиновые) волокна не формируют четко обозначенных структур (Приложение I, Рис. 30Б—Г, 31Б—Е).

4.4.4 Радулярный аппарат

Радула *V. elegans* подостлана радулярной мембраной на всем протяжении. На сагитальном срезе радула имеет V-образную форму, вентральная и дорсальная ветви имеют одинаковую длину. Формула радулы: 35-40×1.2.0.2.1. Рахидальный зуб

редуцирован до кутикулярного утолщения радулярной мембраны. Внутренние латеральные зубы широкие и уплощенные. Они несут две пары крючковидных зубчиков. Внутренняя пара зубчиков примерно в три раза короче внешней. Внешние латеральные зубы также имеют уплощенную форму, каждый внешний латеральный зуб несет пару длинных крючковидных зубчиков. Внутренний зубчик примерно в два раза длиннее внешнего. Маргинальные зубы представляют собой широкие пластинки без зубчиков. На внутреннем крае маргинального зуба имеется бугорок внизу, внешний край маргинального зуба слегка закруглен (Приложение I, Рис. 32А). На канте одонтофора зубчики латеральных зубов выставлены наружу в виде ряда крючков. Уплощенные маргинальные зубы располагаются между поперечными рядами латеральных зубов, отделяя их друг от друга (Приложение I, Рис. 32Б). На ультратонких сагиттальных срезах возле радулярного влагалища зубы радулы электронноплотные. Внутри матрикса зуба различимы многочисленные фибриллы, лежащие вдоль продольной оси зуба. Внутренняя сторона незрелых радулярных зубов пронизана микровиллями одонтобластов длиной 25-30 мкм и толщиной 0,5 мкм. Зрелые радулярные зубы электронноплотные и гомогенные. Радулярная мембрана имеет толщину 2-3 мкм, электронноплотная и гомогенная на сагиттальных ультратонких срезах, в мембране заметны продольные пучки хитиновых фибрилл. Цитоплазма одонтобластов содержит многочисленные рибосомы, хорошо развитый шероховатый ЭПР. В апикальной части одонтобласты обнаруживаются многочисленные везикулы и митохондрии. Супрарадулярный эпителий состоит из узких высоких клеток, соединенных септированными и плотными контактами и примыкающих плотно к зубам радулы. Клетки супрарадулярного эпителия обладают электроннопрозрачной цитоплазмой с везикулами в апикальной части клетки. Субрадулярный эпителий состоит из уплощенных (10 мкм в высоту и 25-30 мкм в ширину) клеток с расположенными центрально крупными овальными ядрами. Цитоплазма клеток субрадулярного эпителия электронноплотная. В верхней части клетки располагаются многочисленные рибосомы и вакуоли с гранулярным электронноплотным содержимым (Приложение I, Рис. 32В—Д).

Одонтофор *Vayssierea elegans* состоит из четырех групп буккальной мускулатуры. Опорные структуры, такие как хрящи одонтофора или радулярные валики, отсутствуют.

На сагиттальном срезе одонтофор выглядит как длинная (400 мкм) и низкая (80-90 мкм) мышечная структура пальцевидной формы (Приложение I, Рис. 28А).

4.5 Наблюдения за живыми моллюсками *in vivo*

4.5.1 Питание *Dendronotus frondosus*

Особь вида *Dendronotus frondosus* могут быть встречены на различных видах гидроидных полипов, однако чаще наблюдаются на колониях представителей вида *Obelia longissima*. Во время процесса питания моллюск не атакует гидрантов, а собирает обрастателей колонии. Вначале моллюск ощупывает субстрат с помощью ротового паруса (Приложение I, Рис. 33А), затем охватывает побег или чашечку гидроидного полипа губами (Приложение I, Рис. 33Б), после чего резко отдергивает голову назад, при этом колония выглядит неповрежденной, а возле ротового отверстия видны водоросли, до этого росшие на поверхности колонии (Приложение I, Рис. 33В—Д). Впоследствии моллюск заглатывает эти водоросли. *D. frondosus* также может соскребать подобным образом пищу с поверхности мшанок и других субстратов (Приложение I, Рис. 33Е). Во время одной из экспериментальных съемок моллюск предпочел соскребать водорослевую пленку со стекла аквариума. Скребущие движения радулы были зафиксированы с помощью макросъемки (Приложение I, Рис. 34).

4.5.2 Питание *Coryphella verrucosa*

Согласно наблюдениям в аквариуме, объектом *Coryphella verrucosa* могут становиться гидроидные полипы различных видов, относящиеся как к Anthoathecata (например, *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786)), так и к Leptotheacata (например, *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859)). Во время процесса питания не происходит явно

заметной протракции буккального комплекса органов (радула и жевательные отростки челюстей не высовываются из ротового отверстия). Вместо этого происходит заглатывание или засасывание гидроидного полипа (целиком, если гидрант небольшой) в буккальную полость. По прошествии некоторого времени (от 30 до 60 секунд в зависимости от размера гидранта) моллюск полностью потребляет гидранта, оставляя только обрубок стебелька (Приложение I, Рис. 35).

4.5.3 Питание *Eubbranchus rupium*

Eubbranchus rupium часто встречается на колониях гидроидного полипа *Obelia longissima* и *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758) (Leptothecata). Моллюски этого вида обладают сверлящим типом питания. Сначала моллюск находит гидранта, которого впоследствии съест, и просверливает отверстие в гидрокаулусе (стебельке зооида) под гидротекой (частью перисарка, покрывающей зооида). Затем моллюск высасывает содержимое гидротеки, оставляя ее пустой, а ее стенки — нетронутыми (Приложение I, Рис. 36).

5 ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

5.1 Описание механизмов питания

Представители класса *Gastropoda* отличаются широким спектром типов питания. В пределах класса можно встретить моллюсков, добывающих пищу различными способами: от соскребывания (*Lottidae*) до хищничества (*Conidae*) и паразитизма (*Eulimidae*). Такое разнообразие, несомненно, отражается на строении пищедобывательного аппарата (Salvini-Plawen, 1988).

Согласно исследованиям, проведенным на различных представителях класса *Gastropoda* со скребущим типом питания в процессе добывания пищи и работе буккального комплекса органов можно выделить несколько основных этапов: 1) открывание ротового отверстия; 2) выворачивание оральной трубки, протракция буккального комплекса органов, одонтофора и высовывание одонтофора изо рта; 3) выворачивание и распрямление радулярной ленты через кант перегиба одонтофора; 4) скребущее движение одонтофора по субстрату в вентро-дорсальном направлении; 5) ретракция и складывание радулярной ленты; 6) ретракция буккального комплекса органов и одонтофора, вворачивание оральной трубки; 7) закрывание ротового отверстия (Graham, 1973). Скребущий тип питания у голожаберных моллюсков, как и у всех остальных брюхоногих, считается плезиоморфным и является одним из самых распространенных (Purchon, 1968; Ponder, Lindberg, 1997). Всего у голожаберных моллюсков было описано шесть типов питания: скребущий, сосущий, заглатывающий, выскребывающий, путем резкого захвата и сверлящий (Young, 1969a; Crampton, 1977; Willows, 1978; Nybakken, McDonald, 1981; Lambert, 1991; Shaw, 1991; Johnson, 1992; Nakano, Hirose, 2011).

5.1.1 Механизм питания *Dendronotus frondosus*

Полученные в результате морфологических исследований и наблюдений за процессом питания *in vivo* позволяют предложить механизм функционирования пищедобывательного аппарата *Dendronotus frondosus*. Особи данного вида моллюсков обладают смешанным типом питания, в большей степени напоминающим скребущий (Екімова et al., 2019; наст. исследование) и питаются не гидроидными полипами, а обрастаниями гидроидных колоний, соскребывая их с узлов и междуузлий колонии.

1. Протракция буккального комплекса органов происходит за счет сокращения вентрального буккального протрактора. Раскрытие челюстных пластинок происходит при расслаблении закрывателя челюстей и сокращении открывателей челюстей (Приложение I, Рис. 37А, Б; 38А, Б).
2. Радулярный аппарат продвигается к ротовому отверстию и вступает в контакт с субстратом, при сокращении двух протракторов одонтофора (Приложение I, Рис. 37В; 38В).
3. Скребущее движение радулы осуществляет при сокращении ретракторов радулы и поверхностной буккальной мышцы и расслаблении протракторов одонтофора. При этом латеральные зубы на канте одонтофора участвуют именно в срезании и собирании обрастателей субстрата, а широкий, ковшевидный рахидальный зуб — в транспортировке пищи в буккальную полость (Приложение I, Рис. 37Г; 38Г). После чего расслабляются открыватели челюстей и вентральный буккальный протрактор, а закрыватель челюстей сокращается. Челюстные пластинки смыкаются, закрывая буккальную полость (Приложение I, Рис. 39А).
4. Проглатывание пищи и прохождение ее далее по пищеварительному тракту осуществляется в ходе цикла сокращения-расслабления тензора пищевода (Приложение I, Рис. 40).

Такой выбор пищевых объектов: микроводоросли, протисты, небольшие гидроидные, — обрастатели колонии гидроидных полипов, — не является характерным

для большинства взрослых голожаберных моллюсков, но может встречаться у ювенильных особей (Folino, 1993; Monteiro et al., 2020). Для других представителей рода *Dendronotus*, питающихся стрекающими, обычно описан тип питания путем резкого захвата, в то время как *D. frondosus* обладает, скорее, скребущим типом питания. Причем механизм питания *D. frondosus*, относящегося к подотряду Cladobranchia в целом схож с механизмом, описанным для представителей подотряда Doridina со скребущим типом питания (Young, 1969a).

5.1.2 Механизм питания *Coryphella verrucosa*

Данные, полученные с помощью методов трехмерной реконструкции и трансмиссионной электронной микроскопии, позволяют описать в деталях особенности строения мускулатуры и предложить механизм функционирования челюстей и радулы. Основываясь на данных по наблюдениям за процессом питания *in vivo*, расположению и строению мышц и других структур буккального комплекса органов *Coryphella verrucosa*, можно предположить следующий механизм его функционирования:

1. Протракция буккального комплекса органов происходит, вероятнее всего, за счет нагнетания давления в гемоцеле, так как внешняя буккальная мускулатура, позволяющая сделать это, отсутствует. Подобный механизм не редок у моллюсков надотряда Nudipleura, к которому относятся голожаберные моллюски (Crampton, 1977; Morse, 1984).
2. *C. verrucosa* захватывает или всасывает в буккальную полость гидранта во время питания на колонии гидроидов (по результатам наблюдений *in vivo*). Это возможно благодаря отрицательному давлению в буккальной полости, возникающему при сокращении всех трех групп буккальной мускулатуры (Приложение I, Рис. 35А, Б). Открыватели челюстей сокращаются, используя в качестве опоры челюстные пластинки, ретракторы радулы и

протрактор одонтофора сокращаются, отодвигая одонтофор с радулой назад и вниз (Приложение I, Рис. 40А, 41А).

3. Эластичный кольцевой лигамент функционирует как антагонист открывателей челюстей и при их расслаблении сжимает челюсти. Ножка гидранта, таким образом, оказывается зажата между жевательными отростками челюстей (Приложение I, Рис. 35Б).
4. Ретракторы радулы расслабляются, в то время как протрактор одонтофора остается в сокращенном состоянии. В результате рабочая часть радулы расправляется и подходит к гидранту (Приложение I, Рис. 40Б, 41Б).
5. Протрактор одонтофора расслабляется, ретракторы радулы сокращаются и одонтофор с радулой совершают «скребущее» движение, измельчая гидранта и проталкивая пищевые частицы в пищевод (Приложение I, Рис. 40В, 41В).

После этого третья и четвертая стадии процесса продолжают вплоть до полного измельчения гидранта (Приложение I, Рис. 35В, Г).

Наиболее близкий механизм питания — питание путем резкого захвата, описанный для представителей групп Tritonioidea, Arminoidea и Dendronotoidea (Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979; García, García-Gómez, 1990; Shaw, 1991). Однако, челюсти и радула *C. verrucosa* не принимают участия в захвате пищи. Помимо этого, морфология радулы *C. verrucosa* отличается от описанной для моллюсков, обладающих типом питания путем резкого захвата: у них радула мультисериальная и разделена на две половины продольным углублением (во время питания стебель добычи оказывается в продольном углублении радулы, а латеральные зубы откусывают его от общей колонии), в то время как радула *C. verrucosa* трисериальная и единая (без продольных перегибов). Радула *C. verrucosa* не принимает участия в откусывании ножки гидранта, вместо этого он засасывается в буккальную полость. Радула служит лишь для измельчения пищи в буккальной полости и ее дальнейшей транспортировки в пищевод.

Механизм добывания пищи, при котором гидрант засасывается в буккальную полость благодаря созданию в ней отрицательного давления и подвергается измельчению

в буккальной полости при помощи радулы, уникален и был описан впервые для брюхоногих моллюсков.

5.1.3 Механизм питания *Eubbranchus rufium*

Основываясь на данных по общей и тонкой морфологии буккального комплекса органов *Eubbranchus rufium*, а также на наблюдениях за процессом питания в аквариуме мы впервые описали подробно механизм питания данного вида моллюсков. *E. rufium* является сверлильщиком. Поскольку этот тип существенно отличается от других типов питания, то схожий этап с другими типами питания – это протракция и ретракция буккального комплекса органов в начале и конце процесса питания соответственно. Остальные этапы существенно отличаются.

1. Перед началом сверления рот моллюска закрыт, а челюсти сомкнуты, так как сокращен закрыватель челюстей. Затем сокращаются мышцы-открыватели буккальных губ, открывая вход в буккальную полость и подтягивая буккальный комплекс вперед.
2. Затем сокращаются открыватели челюстей и дорсальные, и вентральные буккальные протракторы, а закрыватель челюстей расслабляется. В результате этого челюстные пластинки раскрываются, а радулярный аппарат подтягивается вперед к ротовому отверстию, вступая в контакт с субстратом. Челюсти при этом с помощью жевательных отростков закрепляются в перисарке. Подобным образом функционирует «шипованная» буккальная губа у вида *Acanthodoris pilosa* (Abildgaard in Müller, 1789), питающегося мшанками, — она заякоривает буккальный комплекс органов на участке питания (Morse, 1966; 1968).
3. После этого сокращаются поверхностные буккальные мышцы и, попеременно, правый и левый радулярный ретракторы. Таким образом радула с одонтофором оказываются в верхнем положении и отводятся назад,

и совершают небольшое вращательное движение вправо-назад и влево-назад соответственно (Приложение I, Рис. 42, 44). После этого поверхностные буккальные мышцы и радулярные ретракторы расслабляются, а протрактор одонтофора сокращается, опуская радулу с одонтофором вниз и подтягивая вперед. Процесс работы радулы и одонтофора продолжается некоторое время, позволяя моллюску проделать отверстие в перисарке и через него вытащить гидранта и направить его в буккальную полость, где затем гидрант будет измельчен.

4. Дорсальные и вентральные буккальные протракторы, а также протрактор одонтофора и открыватели челюстей расслабляются, сокращается закрыватель челюстей. В результате смыкаются челюстные пластинки, а радулярный аппарат отодвигается назад.
5. Расслабляются открыватели буккальных губ, буккальный комплекс органов отодвигается назад и закрывается вход в буккальную полость (Приложение I, Рис. 43, 45).

Для одного вида рода *Eubranchus* — *E. exiguus* были отмечены схожий тип и объект питания (Lambert, 1991), однако подробно механизм питания описан не был.

5.1.4 Механизм питания *Vayssierea elegans*

На основе данных по общему и тонкому строению буккальной мускулатуры *Vayssierea elegans* нами был детально обоснован предполагаемый механизм питания этого вида моллюсков. Процесс питания может быть разделен на два этапа: 1) сверление и 2) заглатывание.

Согласно нашим данным, первая стадия процесса питания заключается в сверлении известковой трубки многощетинкового червя. Она начинается с сокращения дилататоров ротовой трубки, которые раскрывают и отводят ее назад. В результате этого буккальный комплекс органов контактирует со стенкой трубки червя. При этом субэпителиальные

ротовые железы выделяют секрет, позволяющий растворить стенку известковой трубки многощетинкового червя. Далее с помощью попеременных сокращений дорсального и вентрального ретракторов одонтофора и ретрактора радулы радула совершает скребущее движение вверх-вниз. Одновременно с этим происходит попеременное сокращение правого и левого ретрактора радулярного влагалища, обеспечивая движение радулы вправо-влево. С помощью этих движений моллюск убирает из просверливаемого отверстия в трубке твердые частицы (Приложение I, Рис. 46, 48). Первая стадия, в свое время также наблюдаемая Янгом (Young, 1969a; 1969b), была названа им стадией сверления, однако подробного описания процесса дано не было.

После того, как отверстие было просверлено, начинается вторая стадия процесса питания, названной, согласно работам Янга, стадией заглатывания (Приложение I, Рис. 47, 49) (Young, 1969a; 1969b). Согласно полученным нами данным по морфологии буккальной мускулатуры и буккального вооружения, во время этой стадии моллюск с помощью крючковидных зубов радулы, зацепляет тело многощетинкового червя и вытаскивает его из трубки в буккальную полость, так же, как и плотоядные моллюски рода *Gymnodoris* (Young, 1969a; Johnson, 1992; Nakano, Hirose, 2011) или же как *Clione limacina* (данный вид использует для этого не радулу, а буккальные крючья) (Lalli, 1970). При этом заглатыванию червя способствует не втягивание его в буккальную полость с помощью ретракторов, а сокращения радиальных и кольцевых участков буккального сфинктера, создающего перистальтическое движение. Таким образом, способ заглатывания жертвы у *V. elegans* не похож на описываемое для представителей рода *Gymnodoris*, а в большей степени напоминает всасывание, описанное для моллюсков надотряда Sacoglossa (Gascoigne, 1979; Kohn, 1983; Jensen, 1981; 1991; 1993).

Когда червь оказался в буккальной полости, констриктор буккальных губ, буккальный сфинктер и задний буккальный тензор попеременно сокращаются и расслабляются, способствуя измельчению тела многощетинкового червя в буккальной полости с помощью радулы и заглатыванию кусочков пищи.

Несмотря на то, что в целом процесс питания и морфология просверленных отверстий были описаны ранее (Young, 1969), подробное описание механизма по стадиям

с объяснением работы буккальной мускулатуры и буккального вооружения было дано нами впервые.

Согласно данным Янга (Young, 1969b), внутренние стенки просверленных *V. elegans* отверстий гладкие, напоминающие отверстия, сделанные сверлящими представителями Caenogastropoda, что можно объяснить химическим воздействием секрета желез (Carriker, 1981; Dietl, Kelley, 2006). Стадии сверления и заглатывания также были описаны для сверлящих Caenogastropoda. Для представителей, сверлящих Caenogastropoda (сем. Naticidae и Muricidae) также было показано наличие специальных желез, позволяющих сверлить отверстия в раковине жертвы с помощью химического воздействия (Carriker, 1981; Kabat, 1990). Таким образом, в целом, процессы питания у сверлящих Caenogastropoda и *V. elegans* схожи. Однако несмотря на это, у *V. elegans* присутствует несколько значительных морфологических отличий пищеводобывательного аппарата: отсутствие опорных элементов (субрадулярной мембраны и хрящей одонтофора) в радулярном аппарате, что предполагает отсутствие опорной функции у одонтофора и позволяет ему активно совершать действия вместе с радулой. К тому же, пищеводобывательный аппарат *V. elegans* сочетает в себе признаки строения пищеводобывательных аппаратов сверлящих Caenogastropoda и плотоядных голожаберных моллюсков: наличие специализированных субэпителиальных желез, длинная и узкая радула с латеральными зубами, несущими длинные заостренные зубцы (Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991; Crampton, 1977; Nybakken, McDonald, 1981; Ponder, Taylor, 1992).

Полученные нами данные по морфологии пищеводобывательного аппарата у двух видов голожаберных моллюсков-сверлильщиков (*Vayssierea elegans* и *Eubranchus rupium*) позволило нам предложить механизмы функционирования, а также сравнить способы сверления в двух крупных группах голожаберных моллюсков. Согласно полученным данным, стадии процесса питания остаются те же, но механизм функционирования буккального комплекса органов существенно отличается. Функционирование радулы у сверлящих голожаберных моллюсков также, помимо нашей работы, было описано для одного вида голожаберных моллюсков — *Eubranchus exiguus* (Lambert, 1991). Работа радулы *V. elegans* отличается от функционирования радулы *E. exiguus* и *E. rupium*. Оба

вида *Eubbranchus* используют рахидальный зуб, чтобы проделывать отверстия в перисарке гидроида и захватывать пищу, в то время как латеральные зубы радулы в процессе сверления не участвуют и служат в качестве укрепления радулярной ленты (Lambert, 1991; наст. исследование). У *V. elegans* рахидальный зуб отсутствует, а сверление и захват пищи осуществляются латеральными зубами. К тому же, края отверстий, просверленных *E. exiguus* и *E. rufum* неровные, что может свидетельствовать о механическом способе сверления, а не химическом (Lambert, 1991; наст. исследование).

5.2 Функции эпителиев ротовой трубки и буккальной полости

Буккальный эпителий брюхоногих моллюсков обычно представлен секреторно активными клетками, продуцирующими микровиллярную кутикулу (Gosliner, 1994; Voltzow, 1994). Чаще всего слой кутикулы у многих голожаберных моллюсков имеет неравномерную толщину: наиболее толстый слой можно обнаружить в передней дорсальной части буккального комплекса органов. При этом довольно часто он несет следы повреждения, что указывает на основную его функцию: защиту буккального эпителия от повреждающего действия радулы (Millott, 1937; Carriker, Bilstad, 1946; Morse, 1966; 1968; Rose, 1971; Bulloch, Dorsett, 1979). У голожаберных моллюсков, утративших радулу, слой кутикулы в буккальной полости очень тонкий (Wägele et al., 1999). У четырех изученных в настоящей работе видов голожаберных моллюсков также можно обнаружить плотный слой кутикулы, покрывающий буккальный эпителий, что говорит о высокой активности радулы во время процесса питания, способной повредить стенку буккального эпителия.

Защитная функция также может рассматриваться в качестве основной для эпителия пищевода *D. frondosus*, т.к. в нем были обнаружены хитиновые веретена. Согласно литературным данным, наличие хитиновых веретен в эпителии (например, покровном эпителии или эпителии кнidosаков, или эпителии желудка) защищает эпителий от поражения выстрелившими клеточными структурами (Воробьева и др., 2017; Martin et al., 2007).

Помимо этого, нами были обнаружены субэпителиальные одноклеточные и многоклеточные железы в буккальной полости у *D. frondosus*, *C. verrucosa*, *E. rupium* и *V. elegans*. Скорей всего, эти железы относятся к продуцирующим слизь, облегчающую прохождение пищи (Carriker, 1946; Carriker, Bilstad, 1946; Fretter, Graham, 1962; Andrews, 1965; Morse, 1966; 1968; Shimek, 1975; Gosliner, 1994; Wägele et al., 1999), а также защищающую стенку буккальной полости (помимо кутикулы) от твердых частиц пищи (Forrest, 1953; Rose, 1971).

Полость латеральных карманов пищевода *V. elegans* заполнена соединительной тканью и содержит отдельные железистые клетки. Так как обычно железистые клетки, встречающиеся в пищеводе или его карманах у брюхоногих моллюсков, продуцируют слизь (Fretter, Graham, 1962; Bush, 1989; Gosliner, 1994), то вероятнее всего, слизистый секрет этих железистых клеток у *V. elegans* также способствует проглатыванию пищевых частиц и защищает стенки пищеварительного тракта от повреждений твердыми структурами, такими как кусочки трубки червя или его щетинки.

У *V. elegans* были обнаружены развитые субэпителиальные ротовые железы. Похожие по гистологическому строению железы были найдены у голожаберных моллюсков семейства Onchidorididae, которые используют их для растворения твердых структур, таких как домики усонюгих рачков или мшанок (Carriker, 1978). Секрет субэпителиальных ротовых желез *V. elegans*, скорее всего, служит для растворения трубок многощетинковых червей сем. Spirorbidae или Serpulidae, которыми моллюск питается. Таким образом, эти железы являются аналогом дополнительного сверлящего органа (АВО) у сверлящих брюхоногих моллюсков отряда Caenogastropoda (Carriker, Williams, 1978; Thompson, 1983).

5.3 Функции буккальной мускулатуры

У голожаберных моллюсков, как и у большинства брюхоногих моллюсков, также выделяют внешнюю, оперирующую буккальным комплексом органов, как единым

целым, и поддерживающую буккальный комплекс органов в гемоцеле, и внутреннюю, управляющую радулярным аппаратом, буккальную мускулатуру (Gosliner, 1994). Однако, в случае *Coryphella verrucosa* нами было впервые показано, что внешняя буккальная мускулатура заменяется соединительнотканными волокнами, соединяющими буккальный комплекс органов и стенку тела. Уменьшение количества буккальной мускулатуры у брюхоногих моллюсков может быть связано с усложнением строения головы, изменениями в функционировании буккального комплекса органов или возникновением хобота (Graham, 1973). Вероятнее всего, функционирование буккального комплекса органов *C. verrucosa* не предполагает его активных движений, поэтому внешняя буккальная мускулатура редуцируется.

Внутренняя буккальная мускулатура *C. verrucosa* представлена тремя группами крупных мышечных пучков:

- 1) мощные открыватели челюстей, подобные тем, что встречаются у *Tritonia tetraquetra* (Willows, 1978);
- 2) ретракторы радулы, координирующие при этом работу челюстей и радулярного аппарата, так как соединены с открывателями челюстей с одной стороны, а с другой стороны — с верхней частью одонтофора и
- 3) протрактор одонтофора.

Эти три группы мышц по расположению напоминают те, что были описаны для *Armina maculata* (Nudibranchia: Arminoidea) (García, García-Gómez, 1990), но, в целом, представляют собой иную функциональную форму пищедобывательного аппарата: как было сказано выше, способ питания *C. verrucosa* отличается от описанных ранее, так как радула и челюсти не делают резкий захват пищевого объекта.

Буккальная мускулатура *Eubranchus rupium* представлена восемью крупными мышцами, как внешними, так и внутренними. Интересным представляется строение открывателя буккальных губ: это сложная мышца с шестью тонкими мышечными ветвями, идущими от стенки тела к буккальным губам, образующая вокруг буккальных губ кольцевой сфинктер. По сравнению с остальными мышцами буккального комплекса органов эта мышца сравнительно тонкая. Согласно литературным данным, тонкие и

мелкие мышцы способны осуществлять простые и точные движения, в то время как крупные мышцы способны двигаться в большем количестве направлений и осуществлять движения с более сложной траекторией (например, не просто отводить радулу назад, но и уплощать ее), а также совершать более мощное и быстрое движение (Rose, 1971; Graham, 1973; Bulloch, Dorsett, 1979). Такие различия в функционировании крупных и мелких мышечных пучков наблюдаются не только у брюхоногих моллюсков, но и в пароподиях Annelida (Tzetlin, Filippova, 2015).

Буккальный комплекс органов *Vayssierea elegans* представлен различными внешними и внутренними мелкими мышцами, осуществляющих тонкие манипуляции при работе радулярного аппарата. Однако в качестве адаптации к сверлящему типу питания у этого вида присутствует специальная мышца, помогающая всасывать тело жертвы. Такой мышцей у *V. elegans* является буккальный сфинктер, который окружает буккальную полость. Особенностью строения этой мышцы является чередование кольцевых и радиальных мышечных пучков, что было впервые найдено у голожаберных моллюсков. Схожая по строению мышца была описана у моллюсков из группы *Sacoglossa* — септированная мышца, являющаяся приспособлением для всасывания содержимого клетки или синцития водоросли, которыми питаются представители данной группы (Gascoigne, 1979; Jensen, 1991, 1993). Однако, в отличие от септированной мышцы, лежащей дорсально, буккальный сфинктер окружает буккальный комплекс органов целиком. Похожая по строению мускулатура также была найдена в хоботе утратившего радулу *Dendrodoris nigra* (Stimpson, 1855), обладающего всасывающим типом питания и специализированным хоботом для этого (Wägele et al., 1999). *V. elegans*, однако, не имеет хобота и имеет функциональную радулу. Буккальный сфинктер также отличается от всасывающей буккальной помпы, характерной для многих голожаберных моллюсков-дорид, так как не является отдельной от буккального комплекса органов структурой, а входит в его состав (Forrest, 1953; Morse, 1966; 1968; Crampton, 1977; Wägele, Cervera, 2001; Martynov et al., 2011). Таким образом, мышечная структура, подобная буккальному сфинктеру *V. elegans*, у голожаберных моллюсков была найдена впервые.

В буккальном комплексе органов представителей Cladobranchia (в том числе *S. verrucosa* и *E. rufum*) представлены в основном крупные мышечные пучки (Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979; наст. исследование), в то время как у Doridina (куда относится *V. elegans*) буккальный комплекс органов содержит в основном многочисленные мелкие мышцы (за исключением буккального сфинктера) (Rose, 1971; Wägele, Cervera, 2001; Lima, Simone, 2015; наст. исследование) (Приложение I, Рис. 50, 51; Приложение II, Таблица 1). Различия в строении буккального комплекса органов могут быть связаны с наличием крупных структур, для оперирования которыми нужны большие мышцы (Graham, 1973), как, например, крупные парные челюсти у Cladobranchia. Другим фактором может быть олигомеризация радулы, как например у остальных представителей брюхоногих моллюсков: крупные мышечные пучки наблюдаются у моллюсков с более узкой радулой, в то время как мелкие мышцы чаще встречаются у моллюсков с широкой радулой. Считается, что для совершения более точных манипуляций с широкой радулой лучше подходят тонкие мышцы, выполняющие небольшие и простые движения (Graham, 1973). Радулы Cladobranchia обычно обладают меньшим количеством зубов в поперечном ряду, чем радулы представителей Doridina (см. раздел 5.5 Функции радулярного аппарата), поэтому данный признак тоже может являться причиной уменьшения количества мышц и увеличения их размеров. Подобный пример есть у голожаберных моллюсков рода *Tritonia*, обладающих широкой радулой, — у представителей этого рода имеется некоторое количество мелких мышц, управляющих радулой и внутренними губами буккального комплекса органов (Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979) (Приложение I, Рис. 50).

5.4 Функции челюстей

Челюсти в пределах класса Gastropoda, в общем, представляют собой видоизмененную кутикулу буккальной полости, содержащую хитин. Морфология челюстей и способы их формирования довольно хорошо коррелируют с их функциональным назначением (Таблица 4).

Морфология челюстей была описана для представителей различных видов и отрядов брюхоногих моллюсков (Иванов, Старобогатов, 1990; Haszprunar, 1987; Ponder, Lindberg, 1997; Barker, Efford, 2004; Vortsepneva et al., 2013; 2014).

Челюсти *Dendronotus frondosus* имеют характерное для представителей надсемейства Dendronotoidea строение: это обширные парные челюстные пластинки с парой дорсальных и парой жевательных отростков. При этом у моллюсков рода *Dendronotus*, питающихся стрекающими и обладающими типом питания путем резкого захвата, жевательные отростки принимают участие в перекусывании стебля жертвы (Lambert, 1991; Shaw, 1991; Ekimova et al., 2019). Однако *D. frondosus* обладает скребущим типом питания. Вероятнее всего, основной функцией челюстей в данном случае будет не захват добычи, а обеспечение целостности буккального комплекса органов и предотвращения выпадения пищи при глотании.

Coryphella verrucosa и *Eubranchus rupium* являются представителями надсемейства Fionoidea, и морфология челюстей данного вида такая же, как и у других представителей данной группы. Моллюски надсемейства Fionoidea характеризуются парными челюстями, которые покрывают буккальный комплекс органов подобно шлему. Передняя часть каждой челюстной пластинки имеет жевательный отросток (Gosliner, 1994).

Челюсти *C. verrucosa* выполняют те же функции, что и челюсти других Cladobranchia: защита от повреждающего действия радулы, удерживание добычи жевательными отростками, крепление буккальной мускулатуры. Однако, поскольку в буккальном аппарате *C. verrucosa* отсутствует внешняя буккальная мускулатура, то челюстные пластинки моллюска являются единственной опорой для мощной буккальной мускулатуры. Шесть пар мощных симметричных мышечных пучков (открыватели челюстей), принимающих участие в открывании челюстей, крепятся к внутренней поверхности пластинок.

Немаловажную роль играет также в плане функции форма зубчиков на жевательном отростке челюстей. У *C. verrucosa* зубчики на жевательном отростке имеют плоскую и широкую верхушку, что исключает, таким образом, функцию откусывания частей добычи. Наиболее вероятной функцией в данном случае является удерживание

Таблица 4. Строение и функции челюстей в различных группах брюхоногих моллюсков.

| Форма челюсти | Функция | Таксон | Источник |
|--|--|--|---|
| Пластинчатая, широкая, без родлетов | поддержание формы и локализации буккальных структур | Patellogastropoda | Graham, 1963 |
| | обеспечение герметичного закрывания рта во время глотания пищи | Patellogastropoda | Hawkins et al., 1989 |
| | защита стенки буккальной полости от повреждающего действия радулы в процессе питания | Patellogastropoda | Vortsepneva et al., 2013 |
| Несколько (обычно две) небольших пластинок с родлетами | защита стенки буккальной полости от повреждающего действия радулы | Vetigastropoda; Neogastropoda; Eupulmonata | Woodward, 1901; Carriker, 1943; Carriker, Bilstad, 1946; Wu, 1965 |
| | обеспечение герметичного закрывания рта во время глотания пищи | Vetigastropoda; Caenogastropoda; низшие Heterobranchia | Starmühlner, 1952; Hawkins et al., 1989 |
| | откусывание кусочков растительной пищи | <i>Pomacea canaliculata</i> (Lamarck, 1822) (Caenogastropoda) | Andrews, 1965 |
| | поддержание формы и локализации буккальных структур | Caenogastropoda | Morton, 1951 |
| Трубковидная | протыкание стенки тела жертвы | <i>Volutomitra groenlandica</i> (Möller, 1842), <i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780) (Neogastropoda) | Harasewych, Petit, 1986; Kantor, Harasewych, 1992 |

ножки гидранта, которым питается данный вид моллюсков, между жевательными отростками во время процесса питания. У *E. rufum*, напротив, зубчики на жевательном отростке имеют коническую форму с притупленной верхушкой. Такая форма не позволяет откусывать части добычи, однако может помочь стабилизировать положение ротового отверстия и буккального комплекса органов относительно столона гидроидного полипа в процессе сверления. Для другого вида рода *Eubranchus* — *E. exiguus* был предложен именно такой вариант функционирования челюстей (Lambert, 1991).

5.5 Функции радулярного аппарата

Строение радулярного аппарата моллюсков довольно часто рассматривается в качестве важного таксономического признака, а также используется в ряде филогенетических построений (Wägele, 1989; Wägele, Willan, 1994; Schrödl, Wägele, 2001; Fahey, Valdés, 2005; Fischer, van der Velde, Roubos, 2006; Lima, Simone, 2015).

Несмотря на то, что общий план строения радулярного аппарата устойчив в пределах крупной таксономической группы (например, уровня надсемейства), детали строения могут меняться в зависимости от способа питания: количество зубов в поперечном ряду может увеличиваться или уменьшаться, а у многих моллюсков с сосущим типом питания радулярный аппарат может быть утрачен полностью (Старобогатов, 1990; Forrest, 1953; Young, 1969a; Marsch, 1977; Nybakken. McDonald, 1981; Wägele et al., 1999).

Так, например, сравнение полученных нами данных по строению радулы *Vayssierea elegans* с данными по радулярной морфологии других представителей надсемейства Polyceroidea показало, что в целом морфология радулы *V. elegans* соответствует общему плану радулярной морфологии надсемейства (Baba, 1960; Osaña et al., 2004; Pola et al., 2003; 2005; 2006; 2008). Однако имеется ряд отличий, в т. ч. с высокой вероятностью связанных с адаптацией к сверлящему типу питания.

Во-первых, у *V. elegans* радула самая узкая из всех представителей надсемейства (радула которых может иметь до 50 зубов в поперечном ряду) за счет малого количества маргинальных зубов (суммарно шесть зубов в поперечном ряду). Во-вторых, как и у плотоядных моллюсков рода *Gymnodoris*, относящихся к тому же надсемейству Polyceroidea, у *V. elegans* отсутствует рахидальный зуб, а латеральные зубы несут длинные крючковидные зубцы. Также эти два признака: узкая радула и длинные крючковидные зубцы на зубах радулы, — характерны для сверлящих моллюсков из подкласса Caenogastropoda и для голожаберных моллюсков семейства Onchidoridae, специализирующихся на питании животными с твердыми или плотными покровами (мшанками, усоногими, одиночными асцидиями) (Carriker, 1943; 1981; Ziegelmeier, 1954; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991).

Помимо этого, внутри одной группы брюхоногих моллюсков, даже внутри одного рода могут встретиться различные типы радулы, так как представители разных видов могут иметь разные объекты питания и способы добывания пищи (Екимова, Малахов, 2016; Young, 1969a; Willows, 1978; Ekimova et al., 2015; 2019). Более того, при смене объекта питания у одного и того же вида моллюсков могут меняться детали строения зубов радулы (количество и форма зубчиков), причем не только в онтогенезе, когда ювенильные и взрослые особи питаются разными организмами, но и у взрослой особи при смене субстрата (Екимова, Малахов, 2016; Morse, 1971; Nybakken, 1990; Padilla, 1998; Martínez-Pita et al., 2006; Ekimova et al., 2019). У голожаберных моллюсков было описано несколько основных тенденций в изменении морфологии радулы в связи с объектом питания (Forrest, 1953; Cattaneo-Vietti, Voero, 1988; Nybakken, McDonald, 1989; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1991):

1. широкие радулы с более-менее одинаковыми крючковидными зубами встречаются у голожаберных моллюсков, питающихся губками (за редким исключением);
2. у голожаберных моллюсков, питающихся горгонариями, морскими перьями и альционариями, радула очень широкая и поделена продольным углублением на две половины;

3. голожаберные моллюски, питающиеся одиночными шестилучевыми кораллами, восьмилучевыми кораллами-представителями отряда *Stolonifera* и гидроидными полипами, а также мшанками и асцидиями обладают трисериальной или унисериальной радулой;
4. голожаберные моллюски, питающиеся актиниями, обладают унисериальной радулой с широким гребенчатым рахидальным зубом;
5. морфология зубов радулы голожаберных моллюсков зависит от жесткости покровов и толщины стенки тела объекта питания.

Одним из интересных выводов прошлых исследований считается то, что голожаберные моллюски с трисериальной радулой питаются непосредственно гидрантами или гонофорами гидроидных полипов, как это делают, например, *Coryphella verrucosa*, а голожаберные моллюски с узкой унисериальной радулой протыкают перисарк колонии и всасывают клеточное содержимое — ценосарк, как, например, *Doto coronata* (Lambert, 1991). *Eubranchus rupium* имеет трисериальную радулу, и, на первый взгляд, должен так же, как и *C. verrucosa*, питаться целыми гидрантами или гонофорами. Однако, в рабочей зоне радула этого вида предстает как унисериальная: рахидальный зуб расположен перпендикулярно плоскости канта перегиба, в то время как латеральные зубы плотно прижаты к поверхности одонтофора, а их верхушки расположены между поперечными рядами рахидальных зубов, разделяя их. Такое расположение напоминает строение радулы моллюска *Volutomitra groenlandica* и некоторых представителей семейства *Cassidae*: этот вид также обладает трисериальной радулой, однако латеральные зубы не функционируют в процессе питания, они служат в качестве дополнительной опорной структуры и поддерживают расположение рахидальных зубов во время питания. Рахидальные же зубы протыкают стенку тела жертвы (Kantor, Narasewych, 1992; Barkalova et al., 2016). Для *E. rupium*, таким образом, можно предположить схожий механизм функционирования радулы.

Также в функциональном аспекте важным представляется строение одонтофора, которое в том числе 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: хрящи одонтофора или радулярные валики. Например, у *D. frondosus* и *C. verrucosa* в одонтофоре присутствует радулярный валик. У некоторых голожаберных моллюсков, в т.ч. у изученных нами *V. elegans* и *E. rufum* опорные элементы одонтофора отсутствуют. Считается, что редукция опорных структур способствует увеличению подвижности радулы (Иванов, 1990; Morse, 1994; Katsuno, Sasaki, 2008), а значит, у этих двух видов моллюсков радула вместе с одонтофором принимают активное участие в процессе питания.

Помимо этого, в радулярном аппарате *D. frondosus* присутствует коллостиль, не описанный для других изучаемых нами видов голожаберных моллюсков. Согласно литературным данным, коллостиль препятствует сминанию радулы в радулярном влагалище (Mackenstedt, Märkel, 1987). Так как *D. frondosus* обладает широкой радулой, вероятность ее деформации при складывании в радулярном влагалище может быть выше, чем у других изученных нами видов, поэтому у данного вида присутствует коллостиль.

6 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Строение отдельных структур буккального вооружения, а также буккальной помпы у голожаберных моллюсков часто рассматривалось в таксономическом ключе и являлось основанием для филогенетических построений, так как пути эволюции группы тесно связаны со специализацией на различных пищевых объектах (Thompson, 1976; Cimino, Ghiselin, 1999; Wägele, Willan, 2000; Wägele, 2004; Burghardt et al., 2008; Göbeller, Klussman-Kolb, 2011; Martynov, Schrödl, 2011).

Несмотря на то, что в нашем исследовании акцент был смещен на функциональный, а не филогенетический аспект, одним из важных итогов работы является подтверждение того факта, что для каждой крупной таксономической группы голожаберных моллюсков характерен свой тип строения буккального комплекса органов. 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 (Приложение II, Таблица 1).

Так, у голожаберных моллюсков подотряда *Doridina* буккальная мускулатура в основном представлена тонкими и многочисленными мышечными пучками, челюсти обычно отсутствуют, или представлены пластинками-утолщениями кутикулы (Приложение I, Рис. 49), радула имеет тенденцию к редукции рахидального зуба и усилению латеральных.

У голожаберных моллюсков подотряда *Cladobranchia* буккальная мускулатура состоит из крупных немногочисленных мышц, челюсти представлены парными крупными шлемовидными пластинками с жевательными отростками (Приложение I, Рис. 51), а радула имеет обычно хорошо развитый рахидальный зуб и в той или иной мере редуцированные латеральные зубы.

Однако при этом всем не стоит упускать из вида различия в деталях строения структур буккального комплекса органов, возникающие 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.

К таким признакам можно отнести:

1. отсутствие опорных структур у сверлящих моллюсков *Vayssierea elegans* (Doridina) и *Eubbranchus rupium* (Cladobranchia);
2. появление специализированной мышцы для всасывания у *V. elegans*, похожую по строению на хобот моллюсков сем. Dendrodorididae и септированную мышцу моллюсков отряда Sacoglossa (Gascoigne, 1979; Jensen, 1991, 1993; Wägele et al., 1999);
3. тенденция к уменьшению количества зубов в поперечном ряду у моллюсков-сверлильщиков по сравнению с не сверлящими представителями той же группы — у *V. elegans* уменьшается количество маргинальных зубов, а у *E. rupium* латеральные зубы становятся нефункциональными; такая же тенденция к сужению радулы существует и у сверлящих или протыкающих стенку тела жертвы Caenogastropoda (Carriker, 1981; Kantor, Harasewych, 1992);
4. появление специализированной железы для растворения твердого субстрата на базе имеющихся в буккальном комплексе органов субэпителиальных желез у *V. elegans*, напоминающей сверлильный орган у Naticidae и Muricidae (Hughes, Hughes, 1971; Carriker, 1981; Kabat, 1990; Ponder, Taylor, 1992; Barkalova et al., 2016);

В то же время, наличие тонких многочисленных мышечных пучков, управляющих радулярным аппаратом у представителей инфраотряда Doridoidei (Doridina) и надсемейства Tritonioidea (Cladobranchia) имеет функциональное значение: именно такие мышцы лучше работают с относительно широкими радулами (Graham, 1973; Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979). Опять же, крупная мускулатура у Cladobranchia возможно хорошо приспособлена не только для работы с узкими радулами, но и с крупными парными челюстями. Таким образом, порой четко провести границу между тем, что в строении буккального комплекса органов определяется планом строения

пищедобывательного аппарата определенной группы, а что имеет непосредственно функциональное значение, не во всех случаях представляется возможным.

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 *Eubbranchus rupium* (Cladobranchia) и *Vaussiereia 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 рахидальным 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 специализированных структур – желез и мышц, обеспечивающих всасывание пищи.
4. 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.
5. 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.

7 СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воробева О. А., Екимова И. А., Малахов В. В. Строение кнidosаков голожаберного моллюска *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) и возможный механизм выбрасывания клеточек // Доклады Академии наук. — 2017. — Т. 476, №6. — С. 1-5.
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. — Т. 93. — С. 466-478.
3. Голиков А. Н. Класс Gastropoda. / Под общ. ред. Старобогатова Я. И., Наумова А. Д. // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. Л., 1987. — С. 41-149.
4. Екимова И. А., Малахов В. В. Прогенез в эволюции голожаберных моллюсков рода *Dendronotus* (Gastropoda: Nudibranchia) // Доклады Академии наук. — 2016. — Т. 467, № 5. — С. 617-619.
5. Иванов Д. Л. Происхождение и ранние этапы эволюционных преобразований радулярного аппарата // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата): Сб. Т. 28. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 5-37.
6. Иванов Д. Л., Старобогатов Я. И. К вопросу о происхождении и эволюции челюстных образований в типе Mollusca // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата): Сб. Т. 28. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 198-205.
7. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Особенности морфологии и эволюции переднего отдела пищеварительной системы *Toxoglossa* // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата): Сб. Т. 28. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 91-134.

8. Мартынов А. В., Коршунова Т. А. Заднежаберные моллюски морей России. М.: Фитон+, 2011. — 232 с.
9. Старобогатов Я. И. Типология радулы // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата): Сб. Т. 28. М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 37-47.
10. Aboul-Ela I. A. On the food of nudibranchs // The Biological Bulletin. — 1959. — V. 117, N. 3. — P. 439-442.
11. Agersborg H. P. K. Contribution to the knowledge of the nudibranchiate mollusk, *Melibe leonina* (Gould) // The American Naturalist. — 1921. — V. 55, N. 638. — P. 222-253.
12. Agersborg H. P. K. The morphology of the nudibranchiate mollusk *Melibe* (syn. *Chioraera*) *leonina* (Gould) // Journal of Cell Science. — 1923. — V. 2, N. 268. — P. 507-592.
13. Andrews E. B. The functional anatomy of the gut of the prosobranch gastropod *Pomacea canaliculata* and of some other pilids // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 145. Wiley Online Library, 1965. — P. 19-36.
14. Baba K. Studies on Japanese nudibranchs (2) // Venus. — 1930. — V. 2. — P. 47-50 (In Jap.).
15. Baba K. A noteworthy gill-less holohepatic nudibranch, *Okadaia elegans* Baba, with reference to its internal anatomy // Annotationes Zoologicae Japonenses. — 1931. — V. 13, N. 2. — P. 63-89.
16. Baba K. Contribution to the knowledge of a nudibranch, *Okadaia elegans* Baba // Japanese Journal of Zoology. — 1937. — V. 7, N. 2. — P. 147-190.
17. Baba K. The genera *Polycera*, *Palio*, *Greilada* and *Thecacera* from Japan (Nudibranchia-Polyceridae) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. — 1960. — V. 8, N. 1. — P. 75-78.

18. Baba K. The anatomy of *Cuthona futairo* n. sp. (= *C. bicolor* of Baba, 1933) (Nudibranchia-Eolidioidea) // Publications of the Seto marine biological laboratory. — 1963. — V. 11, N. 1. — P.109-117.
19. Baba K. The anatomy of *Facelina quadrilineata* (Baba) (Nudibranchia-Eolidioidea) // Publications of the Seto marine biological laboratory. — 1965. — V. 12, N. 5. — P.409-414.
20. Barkalova V. O., Fedosov A. E., Kantor Y. I. Morphology of the anterior digestive system of tonnoideans (Gastropoda: Caenogastropoda) with an emphasis on the foregut glands // Molluscan Research. — 2016. — V. 36, N. 1. — P. 54-73.
21. Barker G. M., Efford M. G. Predatory gastropods as natural enemies of terrestrial gastropods and other invertebrates // Natural enemies of terrestrial molluscs. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2004. — P. 279-403.
22. Behrens D. W. Pacific coast nudibranchs, Supplement II. New Species to the Pacific coast and new information on the oldies // Proceedings of the California Academy of Sciences. — 2004. — V. 55, N. 2. — P. 11–54.
23. Bergh R. Über clado- und holohepatische nudibranchiate Gastropoden // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik. — 1906. — B. 23., H. 6. — S. 739-742.
24. Brown S. The structure and function of the digestive system of the mud snail *Nassarius obsoletus* (Say) // Malacologia. — 1969. — V. 9, N. 2. — P. 447-500.
25. Bulloch A., Dorsett D. The functional morphology and motor innervation of the buccal mass of *Tritonia hombergi* // Journal of Experimental Biology. — 1979. — V. 79, N. 1. — P. 7-22.
26. Burghardt I., Schrödl M., Wägele H. Three new solar-powered species of the genus *Phyllodesmium* Ehrenberg, 1831 (Mollusca: Nudibranchia: Aeolidioidea) from the tropical Indo-Pacific, with analysis of their photosynthetic activity and notes on biology // Journal of Molluscan Studies. — 2008. — V. 74, N. 3. — P. 277-292.

27. Bush M. S. The ultrastructure and function of the oesophagus of *Patella vulgata* Linnaeus // Journal of Molluscan Studies. — 1989. — V. 55, N. 1. — P. 111-124.
28. Carmona L., Pola M., Gosliner T. M., Cervera J. L. A tale that morphology fails to tell: a molecular phylogeny of Aeolidiidae (Aeolidida, Nudibranchia, Gastropoda) // PloS one. — 2013. — V. 8, N. 5. — P. e63000.
29. Carriker M. On the structure and function of the proboscis in the common oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say // Journal of Morphology. — 1943. — V. 73, N. 3. — P. 441-506.
30. Carriker M. Ultrastructural analysis of dissolution of shell of the bivalve *Mytilus edulis* by the accessory boring organ of the gastropod *Urosalpinx cinerea* // Marine Biology. — 1978. — V. 48, N. 2. — P. 105-134.
31. Carriker M. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis // Malacologia. — 1981. — V. 20, N. 2. — P. 403-422.
32. Carriker M., Williams L. Chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods — review and an hypothesis // Malacologia. — 1978. — V. 17, N. 1. — P. 143-156.
33. Carriker M. R. Observations on the functioning of the alimentary system of the snail *Lymnaea stagnalis* appressa Say // The Biological Bulletin. — 1946. — V. 91, N. 1. — P. 88-111.
34. Carriker M. R., Bilstad N. M. Histology of the alimentary system of the snail *Lymnaea stagnalis* appressa Say // Transactions of the American Microscopical Society. — 1946. — V. 65, N. 3. — P. 250-275.
35. Cattaneo-Vietti R., Balduzzi A. Relationship between radular morphology and food in the Doridina (Mollusca, Nudibranchia) // Malacologia. — 1991. — V. 32, N. 2. — P. 211-217.

36. Cattaneo-Vietti R., Boero F. Relationships between eolid (Mollusca, Nudibranchia) radular morphology and their cnidarian prey // *Bollettino Malacologico*. — 1988. — V. 24, N. 9-12. — P. 215-222.
37. Cella K., Carmona L., Ekimova I., Chichvarkhin A., Schepetov D., Gosliner T. M. A radical solution: the phylogeny of the nudibranch family Fionidae // *PloS one*. — 2016. — V. 11, N. 12. — P. e0167800.
38. Cimino G., Ghiselin M. T. Chemical defense and evolutionary trends in biosynthetic capacity among dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) // *Chemoecology*. — 1999. — V. 9, N. 4. — P. 187-207.
39. Chichvarkhin A. Shallow water sea slugs (Gastropoda: Heterobranchia) from the northwestern coast of the sea of Japan, north of Peter the Great Bay, Russia // *Peer J*. — V. 4. — P. e2774.
40. Crampton D. M. Functional anatomy of the buccal apparatus of *Onchidoris bilamellata* (Mollusca: Opisthobranchia) // *Journal of Zoology*. — 1977. — V. 34, N. 1. — P. 45-86.
41. Curtis S. K., Cowden R. R. Ultrastructure and histochemistry of the supportive structures associated with the radula of the slug, *Limax maximus* // *Journal of Morphology*. — 1977. — V. 151, N. 2. — P. 187-211.
42. Dietl G. P., Kelley P. H. Can naticid gastropod predators be identified by the holes they drill? // *Ichnos*. — 2006. — V. 13, N. 3. — P. 103-108.
43. Eigenbrodt H. Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken // *Zoomorphology*. — 1941. — B. 37, H. 4. — S. 735-791.
44. Ekimova I., Korshunova T., Schepetov D., Neretina T., Sanamyan N., Martynov A. Integrative systematics of northern and Arctic nudibranchs of the genus *Dendronotus* (Mollusca, Gastropoda), with descriptions of three new species // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 2015. — V. 173, N. 4. — P. 841-886.

45. Ekimova I., Valdés Á., Chichvarkhin A., Antokhina T., Lindsay T., Schepetov D. Diet-driven ecological radiation and allopatric speciation result in high species diversity in a temperate-cold water marine genus *Dendronotus* (Gastropoda: Nudibranchia). — 2019. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — V. 141. — P.106609
46. Fahey S. J., Valdés Á. Review of *Acanthodoris* Gray, 1850 with a phylogenetic analysis of Onchidorididae Alder and Hancock, 1845 (Mollusca, Nudibranchia) // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. — 2005. — V. 56, N. 18/26. — P. 213.
47. Fänge R., Mattisson A. Studies on the physiology of the radula-muscle of *Buccinum undatum* // *Acta Zoologica*. — 1958. — V. 39, N. 1. — P. 53-64.
48. Fischer M. A., van der Velde G., Roubos E. W. Morphology, anatomy and histology of *Doto uva* Marcus, 1955 (Opisthobranchia: Nudibranchia) from the Chilean coast // *Contributions to Zoology*. — 2006. — V. 75, N. 03-04. — P. 145-159.
49. Folino N.C. Feeding and growth of the aeolid nudibranch *Cuthona nana* (Alder and Hancock, 1842) // *Journal of Molluscan Studies*. — 1993. — V. 59, N. 1. — P. 15-27.
50. Forrest J. On the feeding habits and the morphology and mode of functioning of the alimentary canal in some littoral dorid nudibranchiate Mollusca // *Proceedings of the Linnean Society of London*. V. 164. Oxford University Press, 1953. — P. 225-235.
51. Fretter V., Graham A. The structure and mode of life of the Pyramidellidae, parasitic opisthobranchs // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. — 1949. — V. 28., N. 2. — P. 493-532.
52. Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. London: Ray Society Publ., 1962. — 755 p.
53. García F. J., García-Gómez J. The functional anatomy of the feeding apparatus of the nudibranch gastropod *Armina maculata* Rafinesque, 1814, with a comparison with some other opisthobranchs // *Journal of Molluscan Studies*. — 1990. — V. 56, N. 1. — P. 83-95.

54. Gascoigne T. A redescription of *Caliphylla mediterranea* Costa, 1867 (Opisthobranchia: Ascoglossa) // *Journal of Molluscan Studies*. — 1979. — V. 45, N. 3. — P. 300-311.
55. Geddes P. XIII. On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca // *The Transactions of the Zoological Society of London*. — 1879. — V. 10, N. 11. — P. 485-491.
56. Göbbeler K., Klussmann-Kolb A. Molecular phylogeny of the Euthyneura (Mollusca, Gastropoda) with special focus on Opisthobranchia as a framework for reconstruction of evolution of diet // *Thalassas*. — 2011. — V. 27, N. 2. — P. 121-154.
57. Goodheart J. A., Bazinet A. L., Valdés Á., Collins A. G., Cummings M. P. Prey preference follows phylogeny: evolutionary dietary patterns within the marine gastropod group Cladobranchia (Gastropoda: Heterobranchia: Nudibranchia) // *BMC evolutionary biology*. — 2017. — V. 17, N. 1. — P. 221.
58. Goodheart J. A., Ellingson R. A., Vital X. G., Galvão Filho H. C., McCarthy J. B., Medrano S. M., Bhave V. J., García-Méndez K., Jiménez L. M., López G. Identification guide to the heterobranch sea slugs (Mollusca: Gastropoda) from Bocas del Toro, Panama // *Marine Biodiversity Records*. — 2016. — V. 9, N. 56.
59. Gosliner T. M. *Gastropoda: Opisthobranchia* / Ed.: Harisson F.W., Kohn A.J. // *Microscopic anatomy of invertebrates. Mollusca I*. New York: Wiley-Liss, 1994. V. 5. — P. 253-355.
60. Gosliner T. M., Draheim R. Indo-Pacific opisthobranchgastropod biogeography: how do we know what we don't know? // *American Malacological Bulletin*. — 1996. — V.12., N.1/2. — P. 37- 43.
61. Graham A. IX.—The structure and function of the alimentary canal of aeolid molluscs, with a discussion on their nematocysts // *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*. — 1938. — V. 59, N. 2. — P. 267-307.

62. Graham A. The functional anatomy of the buccal mass of the limpet (*Patella vulgata*) // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 143. Wiley Online Library, 1964. — P. 301-329.
63. Graham A. The anatomical basis of function in the buccal mass of prosobranch and amphineuran molluscs // Journal of Zoology. — 1973. — V. 169, N. 3. — P. 317-348.
64. Gray, J. E. Nudibranchs in fresh water // Journal of Natural History. — 1869. — V. 3., N. 15. — P. 247-248.
65. Guralnick R., Smith K. Historical and biomechanical analysis of integration and dissociation in molluscan feeding, with special emphasis on the true limpets (Patellogastropoda: Gastropoda) // Journal of Morphology. — 1999. — V. 241, N. 2. — P. 175-195.
66. Hallas J. M., Gosliner T. M. Family matters: the first molecular phylogeny of the Onchidorididae Gray, 1827 (Mollusca, Gastropoda, Nudibranchia) // Molecular phylogenetics and evolution. — 2015. — V. 88. — P. 16-27.
67. Hallas J. M., Chichvarkhin A., Gosliner T. M. Aligning evidence: concerns regarding multiple sequence alignments in estimating the phylogeny of the Nudibranchia suborder Doridina // Royal Society Open Science. — 2017. — V. 4, N. 10. — P. 171095.
68. Hancock A. III — On the anatomy of *Antiopa spinolæ*, a Nudibranchiate Mollusk // Annals and Magazine of Natural History: Series 2. — 1851. — V. 8, N. 43. — P. 25-37.
69. Hancock A., Embleton D. I.— On the anatomy of *Eolis*, a genus of mollusks of the order Nudibranchiata // Annals and Magazine of Natural History: Series 1. — 1845. — V. 15, N. 95. — P. 1-10.
70. Hancock A., Embleton. D. On the anatomy of *Doris* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. — 1852. — V. 142. — P. 207-252.
71. Harasewych M., Petit R. E. Notes on the morphology of *Admete viridula* (Gastropoda: Cancellariidae) // Nautilus. — 1986. — V. 100, N. 3. — P. 85-91.

72. Haszprunar G. Anatomy and affinities of cocculinid limpets (Mollusca, Archaeogastropoda) // *Zoologica Scripta*. — 1987. — V. 16, N. 4. — P. 305-324.
73. Hawe A., Heß M., Haszprunar G. 3D reconstruction of the anatomy of the ovoviviparous (?) freshwater gastropod *Borysthenia naticina* (Menke, 1845)(Ectobranchia: Valvatidae) // *Journal of Molluscan Studies*. — 2013. — V. 79, N. 3. — P. 191-204.
74. Hawkins S., Watson D., Hill A., Harding S., Kyriakides M., Hutchinson S., Norton T. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal, prosobranchs in relation to resource partitioning // *Journal of Molluscan Studies*. — 1989. — V. 55, N. 2. — P. 151-165.
75. Herrick J. Mechanism of the odontophoral apparatus in *Sycotypus canaliculatus* // *The American Naturalist*. — 1906. — V. 40, N. 478. — P. 707-737.
76. Heß M., Beck F., Gensler H., Kano Y., Kiel S., Haszprunar G. Microanatomy, shell structure and molecular phylogeny of *Leptogyra*, *Xyleptogyra* and *Leptogyropsis* (Gastropoda: Neomphalida: Melanodrymiidae) from sunken wood // *Journal of Molluscan Studies*. — 2008. — V. 74, N. 4. — P. 383-401.
77. Hickman C. S., Morris T. E. Gastropod feeding tracks as a source of data in analysis of the functional morphology of radulae // *Veliger*. — 1985. — V. 27, N. 4. — P. 357-365.
78. Hirose E. Digestive system of the sacoglossan *Plakobranchus ocellatus* (Gastropoda: Opisthobranchia): light-and electron-microscopic observations with remarks on chloroplast retention // *Zoological Science*. — 2005. — V. 22, N. 8. — P. 905-917.
79. Hughes R. L. Ultrastructure of the buccal mass in juvenile *Coryphella salmonacea* (Gastropoda: Nudibranchia) // *Journal of Molluscan Studies*. — 1979. — V. 45, N. 3. — P. 289-295.
80. Hughes R., Hughes H. A study of the gastropod *Cassis tuberosa* (L.) preying upon sea urchins // *Journal of experimental marine Biology and Ecology*. — 1971. — V. 7, N. 3. — P. 305-314.

81. Huxley T. H. II. On the morphology of the cephalous mollusca, as illustrated by the anatomy of certain heteropoda and pteropoda collected during the voyage of HMS "Rattlesnake" in 1846-50 // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. — 1853. N. 143. — P. 29-65.
82. Isarankura K., Runham N. W. Studies on the replacement of the gastropod radula // Malacologia. — 1968. — V. 7, N. 1. — P. 71-91.
83. Jensen K. R. Observations on feeding methods in some Florida ascoglossans // Journal of Molluscan Studies. — 1981. — V. 47, N. 2. — P. 190-199.
84. Jensen K. R. Comparison of alimentary systems in shelled and non-shelled Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia) // Acta Zoologica. — 1991. — V. 72, N. 3. — P. 143-150.
85. Jensen K. R. Morphological adaptations and plasticity of radular teeth of the Sacoglossa (= Ascoglossa)(Mollusca: Opisthobranchia) in relation to their food plants // Biological Journal of the Linnean Society. — 1993. — V. 48, N. 2. — P. 135-155.
86. Johnson S. Cannibalism and mating in *Gymnodoris citrina* (Bergh, 1877) // Hawaiian Shell News. — 1992. — P. 3-6.
87. Judge J., Haszprunar G. The anatomy of *Lepetella sierrai* (Vetigastropoda, Lepetelloidea): implications for reproduction, feeding, and symbiosis in lepetellid limpets // Invertebrate biology. — 2014. — V. 133, N. 4. — P. 324-339.
88. Kabat A. R. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation // Malacologia. — 1990. — V. 32, N. 1. — P. 155-193.
89. Kantor Y. I. Anatomical basis for the origin and evolution of the toxoglossan mode of feeding // Malacologia. — 1990. — V. 32, N. 1. — P. 3-18.
90. Kantor Y. I., Medinskaya A., Taylor J. D. Foregut anatomy and relationships of the Crassispirinae (Gastropoda, Conoidea) // Bulletin of the Natural History Museum, London (Zoology). — 1997. — V. 63, N. 1. — P. 55-92.

91. Kantor Y. I., Taylor J. D. Foregut anatomy and relationships of raphitomine gastropods (Gastropoda: Conoidea: Raphitominae) // *Bollettino Malacologico*. — 2003. — V. 38. — P. 83-110.
92. Katsuno S., Sasaki T. Comparative histology of radula-supporting structures in Gastropoda // *Malacologia*. — 2008. — V. 50, N. 1. — P. 13-56.
93. Kerth K. Radulaapparat und Radulabildung der Mollusken. II: Zahnbildung, Abbau und Radulawachstum // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*. — 1983. — B. 110, H. 2. — S. 239-269.
94. Kerth K., Krause G. Untersuchungen mittels Röntgenbestrahlung über den Radula-Ersatz der Nacktschnecke *Limax flavus* L // *Wilhelm Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*. — 1969. — B. 164, H. 1. — S. 48-82.
95. Kohn A. J. Feeding biology of gastropods // *The Mollusca physiology*, 1983. — P. 2-64.
96. Korshunova T. et al. First true brackish-water nudibranch mollusc provides new insights for phylogeny and biogeography and reveals paedomorphosis-driven evolution // *PloS ONE*. — 2018. — V. 13, N. 3. — P. e0192177.
97. Kowalevsky A. Études anatomiques sur le genre *Pseudovermis* // *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg. VIII Série. Classe Physico-Mathématique*. — 1901. — V. 12., N.4. — P. 1-28.
98. Krings W., Kovalev A., Glaubrecht M., Gorb S. Differences in the Young modulus and hardness reflect different functions of teeth within the taenioglossan radula of gastropods // *Zoology*. — 2019. — In press.
99. Lalli C. M. Structure and function of the buccal apparatus of *Clione limacina* (Phipps) with a review of feeding in gymnosomatous pteropods // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 1970. — V. 4, N. 2. — P. 101-118.
100. Lambert W. J. Coexistence of hydroid eating nudibranchs: do feeding biology and habitat use matter? // *The Biological Bulletin*. — 1991. — V. 181, N. 2. — P. 248-260.

101. Lima P. O., Simone L. R. Anatomical review of *Doris verrucosa* and redescription of *Doris januarii* (Gastropoda, Nudibranchia) based on comparative morphology // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 2015. — V. 95, N. 6. — P. 1203-1220.
102. Lobo-da-Cunha A., Batista-Pinto C. Light and electron microscopy studies of the oesophagus and crop epithelium in *Aplysia depilans* (Mollusca, Opisthobranchia) // Tissue and Cell. — 2005. — V. 37, N. 6. — P. 447-456.
103. Lobo-da-Cunha A., Oliveira E., Alves Â., Coelho R., Calado G. Light and electron microscopic study of the anterior oesophagus of *Bulla striata* (Mollusca, Opisthobranchia) // Acta Zoologica. — 2010. — V. 91, N. 2. — P. 125-138.
104. Luchtel D. L., Martin A. W., Deyrup-Olsen I., Boer H. Gastropoda: Pulmonata / Ed.: Harisson F.W., Kohn A.J. // Microscopic anatomy of invertebrates. Mollusca II. New York: Wiley-Liss, 1997. Vol. 6B. — P. 459 — 718.
105. Mackenstedt U., Märkel K. Experimental and comparative morphology of radula renewal in pulmonates (Mollusca, Gastropoda) // Zoomorphology. — 1987. — V. 107, N. 4. — P. 209-239.
106. Mahguib J., Valdés Á. Molecular investigation of the phylogenetic position of the polar nudibranch *Doridoxa* (Mollusca, Gastropoda, Heterobranchia) // Polar Biology. — 2015. — V. 38. — P. 1369-1377.
107. Marsh H. The radular apparatus of *Conus* // Journal of Molluscan Studies. — 1977. — V. 43, N. 1. — P. 1-11.
108. Martin R., Hild S., Walther P., Ploss K., Boland W., Tomaschko K.-H. Granular chitin in the epidermis of nudibranch molluscs // Biological Bulletin. — 2007. — V. 213, N. 3. — P. 307-315.
109. Martín S. M., Negrete L. H. L. Radular ultrastructure of South American Ampullariidae (Gastropoda: Prosobranchia) // Brazilian journal of Biology. — 2007. — V. 67, N. 4. — P. 721-726.

110. Martínez-Pita I., Guerra-García J. M., Sánchez-España A. I., García F. J. Observations on the ontogenetic and intraspecific changes in the radula of *Polycera aurantiomarginata* García and Bobo, 1984 (Gastropoda Opisthobranchia) from Southern Spain // *Scientia Marina*. — 2006. — V. 70, N. 2. — P. 227-234.
111. Martynov A., Brenzinger B., Hooker Y., Schrödl M. 3D-anatomy of a new tropical Peruvian nudibranch gastropod species, *Corambe mancorensis*, and novel hypotheses on dorid gill ontogeny and evolution // *Journal of Molluscan Studies*. — 2011. — V. 77, N. 2. — P. 129-141.
112. Martynov A., Korshunova T. A new deep-sea genus of the family Polyceridae (Nudibranchia) possesses a gill cavity, with implications for the cryptobranch condition and a 'Periodic Table' approach to taxonomy // *Journal of Molluscan Studies*. — 2015. — V. 81, N. 3. — P. 365-379.
113. Martynov A., Schrödl M. Phylogeny and evolution of corambid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 2011. — V. 163, N.2. — P. 585-604.
114. McBeth J. Feeding behavior of *Corambella steinbergae* // *Veliger*. — 1968. — V. 11, N. 2. — P. 145-146.
115. McBeth J. Studies on the food of nudibranchs // *Veliger*. — 1971. — V. 14, N. 2. — P. 158-161.
116. Miller M. Grazing carnivores—some sea-slugs feeding on sedentary invertebrates // *Poirieria*, Publication of the Conchology Section Auckland Institute & Museum. — 1967. — V. 3. — P. 1-11.
117. Millonig G. Study on the factors which influence preservation of fine structure // *Symposium on electron microscopy* —Rome: Consiglio Nazionale delle Ricerche, 1964. — P. 347.
118. Millott N. On the morphology of the alimentary canal, process of feeding, and physiology of digestion of the nudibranch mollusc *Jorunna tomentosa* (Cuvier) //

- Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1937. — V. 228, N. 551. — P. 173-217.
119. Mischor B., Märkel K. Histology and regeneration of the radula of *Pomacea bridgesi* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Zoomorphology*. — 1984. — V. 104, N. 1. — P. 42-66.
120. Moles J., Wägele H., Ballesteros M., Pujals Á., Uhl G., Avila C. The end of the cold loneliness: 3D comparison between *Doto antarctica* and a new sympatric species of *Doto* (Heterobranchia: Nudibranchia) // *PloS one*. — 2016. — V. 11, N. 7. — P. e0157941.
121. Monteiro E.A., Güth A.Z., Banha T.N., Sumida P.Y., Mies M. Implications of feeding frequency, prey size and condition, and intraspecific competition for the commercial aquaculture of the nudibranch *Berghia stephanieae* // *Journal of the World Aquaculture Society*. — 2020. — V. 51, N. 1. — P. 244-254.
122. Morris T. E., Hickman C. S. A method for artificially protruding gastropod radulae and a new model of radula function // *Veliger*. — 1981. — V. 24, N. 2. — P. 85-90.
123. Morse M. P. On the structure and function of the digestive system of the nudibranch mollusc *Acanthodoris pilosa*: PhD thesis / Morse M. Patricia. — New Hampshire, 1966. — 142 p.
124. Morse M. P. Functional morphology of the digestive system of the nudibranch mollusc *Acanthodoris pilosa* // *The Biological Bulletin*. — 1968. — V. 134, N. 2. — P. 305-319.
125. Morse M. P. Biology and life history of the nudibranch mollusc, *Coryphella stimpsoni* (Verrill 1879) // *The Biological Bulletin*. — 1971. — V. 140, N. 1. — P. 84-94.
126. Morse M. P. Functional adaptations of the digestive system of the carnivorous mollusc *Pleurobranchaea californica* MacFarland, 1966 // *Journal of Morphology*. — 1984. — V. 180, N. 3. — P. 253-269.

127. Morton J. E. The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda, Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1955. — V. 239, N. 661. — P. 89-160.
128. Nakano R., Hirose E. Field experiments on the feeding of the nudibranch *Gymnodoris* spp. (Nudibranchia: Doridina: Gymnodorididae) in Japan // Veliger. — 2011. — V. 51, N. 2. — P. 66.
129. Nisbet R. The role of the buccal mass in the trochid // Journal of Molluscan Studies. — 1973. — V. 40, N. 6. — P. 435-468.
130. Nybakken J. Ontogenetic change in the *Conus* radula, its form, distribution among the radula types, and significance in systematics and ecology // Malacologia. — 1990. — V. 32. — P. 35-54.
131. Nybakken J., McDonald G. Feeding mechanisms of West American nudibranchs feeding on Bryozoa, Cnidaria and Ascidiacea, with special respect to the radula // Malacologia. — 1981. — V. 20, N. 2. — P. 439-449.
132. Ocaña A., Sánchez-Tocino L., & García F. J. Ontogenetic radular variation in species of *Tambja* burn, 1962 (Gastropoda, Opisthobranchia, Polyceralidae), from the eastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea // Scientia Marina. — 2004. — V. 68, N. 2. — P. 205-210.
133. Padilla D. K. Inducible phenotypic plasticity of the radula in *Lacuna* (Gastropoda: Littorinidae) // Veliger. — 1998. — V. 41. — P. 201-204.
134. Padilla D. K., Dittman D. E., Franz J., Sladek R. Radular production rates in two species of *Lacuna* Turton (Gastropoda: Littorinidae) // Journal of Molluscan Studies. — 1996. — V. 62, N. 3. — P. 275-280.
135. Peters W. Degradation of the radula in the snails *Biomphalaria glabrata* Say and *Limnaea stagnalis* L. (Gastropoda, Pulmonata) // Cell and tissue research. — 1978. — V. 193, N. 2. — P. 283-295.

136. Peters W. Basal bodies in the odontoblasts of the limpet, *Patella coerulea* L.(Gastropoda) // Cell and tissue research. — 1979. — V. 202, N. 2. — P. 295-301.
137. Plesch B. An ultrastructural study of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) // Cell and tissue research. — 1977. — V. 180, N. 3. — P. 317-340.
138. Pola M., Cervera J. L., Gosliner T. M. The genus *Roboastra* Bergh, 1877 (Nudibranchia, Polyceridae, Nembrothinae) in the Atlantic Ocean // Proceedings of the California Academy of Sciences. — 2003. — V. 54, N. 22/27. — P. 381-392.
139. Pola M., Cervera J. L., Gosliner T. M. Four new species of *Tambja* burn, 1962 (Nudibranchia: Polyceridae) from the Indo-Pacific // Journal of Molluscan Studies. — 2005. — V. 71, N. 3. — P. 257-267.
140. Pola M., Cervera J. L., Gosliner T. M. Description of two new phanerobranch nembrothid species (Nudibranchia: Polyceridae: Doridacea) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 2006. — V. 86, N. 2. — P. 403-409.
141. Pola M., Cervera J. L., Gosliner T. M. Revision of the Indo-Pacific genus *Nembrotha* (Nudibranchia: Dorididae: Polyceridae), with a description of two new species // Scientia Marina. — 2008. — V. 72, N. 1. — P. 145-183.
142. Pola M., Camacho-Garcia Y. E., Gosliner T. M. Molecular data illuminate cryptic nudibranch species: the evolution of the Scyllaeidae (Nudibranchia: Dendronotina) with a revision of *Notobryon* // Zoological Journal of the Linnean Society. — 2012. — V. 165, N. 2. — P. 311-336.
143. Ponder W. The origin and evolution of the Neogastropoda // Malacologia. — 1973. — V. 12, N. 2. — P. 295-338.
144. Ponder W. F., Lindberg D. R. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters // Zoological Journal of the Linnean society. — 1997. — V. 119, N. 2. — P. 83-265.

145. Ponder W. F., Taylor J. Predatory shell drilling by two species of *Austroginella* (Gastropoda: Marginellidae) // *Journal of Zoology*. — 1992. — V. 228, N. 2. — P. 317-328.
146. Pruvot-Fol A. Faune de France. 58. Mollusques Opisthobranches / Paris: Paul Lechevalier, 1954. — 462 p.
147. Purchon R. D. The biology of the Mollusca. / International series in pure and applied biology: Division, zoology: 2nd edition. Ed. Kerkut G. A. Pergamon Press, 1977. — 572 p.
148. Robilliard G. The systematics and some aspects of the ecology of the genus *Dendronotus* // *Veliger*. — 1970. — V. 12, N. 4. — P. 433-479.
149. Robilliard G. A. Predation by the nudibranch *Dirona albolineata* on three species of prosobranchs // *Pacific Science*. — 1971. — V. 25, N. 3. — P. 429-435.
150. Rose R. Functional morphology of the buccal mass of the nudibranch *Archidoris pseudoargus* // *Journal of Zoology*. — 1971. — V. 165, N. 3. — P. 317-336.
151. Rudman W. B., Willan R. C. Opisthobranchia // *Mollusca: The Southern Synthesis. Part B. Fauna of Australia*. Melbourne: CSIRO Publishing, 1998. Volume 5. — P. 915-1035.
152. Runham N. A study of the replacement mechanism of the pulmonate radula // *Journal of Cell Science*. — 1963. — V. 3, N. 66. — P. 271-277.
153. Runham N. W., Isarankura K. Studies on radula replacement // *Malacologia*. — 1966. — V. 5. — P. 73.
154. von Salvini-Plawen L. The structure and function of molluscan digestive systems // *The Mollusca. Form and function*, 11. Eds.: Trueman E.R., Clarke M.R. Orlando: Academic Press, 1988. — P. 301-379.
155. Scheel C., Gorb S.N., Glaubrecht M., Krings W. Not just scratching the surface: Distinct radular motion patterns in Mollusca // *Biology Open*. — 2020. — P. bio.055699.

156. Schrödl M., Millen S. V. Revision of the nudibranch gastropod genus *Tyrinna* Bergh, 1898 (Doridoidea: Chromodorididae) // *Journal of Natural History*. — 2001. — V. 35, N. 8. — P. 1143-1171.
157. Schrödl M., Wägele M. Anatomy and histology of *Corambe lucea* Marcus, 1959 (Gastropoda, Nudibranchia, Doridoidea), with a discussion of the systematic position of Corambidae // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2001. — V. 1, N. 1. — P. 3-16.
158. Shaw G. Chemotaxis and lunge-feeding behaviour of *Dendronotus iris* (Mollusca: Opisthobranchia) // *Canadian Journal of Zoology*. — 1991. — V. 69, N. 11. — P. 2805-2810.
159. Shimek R., Kohn A. Functional morphology and evolution of the toxoglossan radula // *Malacologia*. — 1981. — V. 20, N. 2. — P. 423-438.
160. Shimek R. L. The morphology of the buccal apparatus of *Oenopota levidensis* (Gastropoda, Turridae) // *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*. — 1975. — V. 80, N. 1. — P. 59-96.
161. Shipman C., Gosliner T. Molecular and morphological systematics of *Doto* Oken, 1851 (Gastropoda: Heterobranchia), with descriptions of five new species and a new genus // *Zootaxa*. — 2015. — V. 3973, N. 1. — P. 57-101.
162. Smith D. A. Radular kinetics during grazing in *Helisoma trivolvis* (Gastropoda: Pulmonata) // *Journal of experimental Biology*. — 1988. — V. 136, N. 1. — P. 89-102.
163. Smith E. H. I.—The proboscis and oesophagus of some British turrids // *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*. — 1967. — V. 67, N. 1. — P. 1-22.
164. Starmühlner F. Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier // *Österreichische Zoologische Zeitschrift*. — 1952. — B. 3, H. 5. — S. 546-590.

165. Taylor J. Foregut anatomy, feeding mechanisms, relationships and classification of the Conoidea (= Toxoglossa)(Gastropoda) // Bull. nat. Hist. Mus., London (Zoology). — 1993. — V. 59, N. 2. — P. 125-170.
166. Thompson T. Detection of epithelial acid secretions in marine molluscs: Review of techniques, and new analytical methods // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. — 1983. — V. 74, N. 3. — P. 615-621.
167. Tzetlin A. B., Filippova A. V. Muscular system in polychaetes (Annelida) // Hydrobiologia. — 2005. — V. 535, N. 1. — P. 113-126.
168. Valdés Á. A phylogenetic analysis and systematic revision of the cryptobranch dorids (Mollusca, Nudibranchia, Anthobranchia) // Zoological Journal of the Linnean Society. — 2002. — V. 136, N. 4. — P. 535-636.
169. Valdés A., Angulo Campillo O. Systematics of pelagic aeolid nudibranchs of the family Glaucidae (Mollusca, Gastropoda) // Bulletin of Marine Science. — 2004. — V.75., N.3. — P. 381-389.
170. Voltzow J. Gastropoda: Prosobranchia / Ed.: Harisson F.W., Kohn A.J. // Microscopic Anatomy of Invertebrates. Mollusca I. New York: Wiley-Liss, 1994. V. 5. — P. 111-252.
171. 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. — V. 132, N. 4. — P. 359-377.
172. Vortsepneva E., Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A. Fine morphology of the jaw apparatus of *Puncturella noachina* (Fissurellidae, Vetigastropoda) // Journal of Morphology. — 2014. — V. 275, N. 7. — P. 775-787.
173. Vortsepneva E., Tzetlin A. General morphology and ultrastructure of the radula of *Testudinalia testudinalis* (O. F. Müller, 1776) (Patellogastropoda, Gastropoda) // Journal of Morphology. — 2019. — V. 280, N. 11. — P. 1714-1733.

174. Vortsepneva E., Tzetlin A., Kantor Yu. First ultrastructural study of the formation of the hypodermic radula teeth of *Conus* (Neogastropoda: Conidae) // *Journal of Molluscan Studies*. — 2019. — V. 85, N.2. — P. 184-196.
175. Wägele H. On the anatomy and zoogeography of *Tritoniella belli* Eliot, 1907 (Opisthobranchia, Nudibranchia) and the synonymy of *T. sinuata* Eliot, 1907 // *Polar Biology*. — 1989. — V. 9, N. 4. — P. 235-243.
176. Wägele H. Potential key characters in Opisthobranchia (Gastropoda, Mollusca) enhancing adaptive radiation // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2004. — V. 4, N. 3. — P. 175-188.
177. Wägele H., Brodie G. D., Klussmann-Kolb A. Histological investigations on *Dendrodoris nigra* (Stimpson, 1855)(Gastropoda, Nudibranchia, Dendrodorididae) // *Molluscan Research*. — 1999. — V. 20, N. 1. — P. 79-94.
178. Wägele H., Cervera J. L. Histological study of *Goniodoris castanea* Alder and Hancock, 1845 (Nudibranchia, Doridoidea, Goniodorididae) // *Journal of Morphology*. — 2001. — V. 250, N. 1. — P. 61-69.
179. Wägele H., Klussmann-Kolb A. Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) — more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging // *Frontiers in Zoology*. — 2005. — V. 2. — N. 3.
180. Wägele H., Klussmann-Kolb A., Verbeek E., Schrödl M. Flashback and foreshadowing — a review of the taxon Opisthobranchia // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2014. — V. 14, N. 1. — P. 133-149.
181. Wägele H., Willan R. C. The morphology and anatomy of the Antarctic gastropod *Bathyberthella antarctica* (Opisthobranchia, Notaspidea, Pleurobranchidae) // *Zoologica Scripta*. — 1994. — V. 23, N. 4. — P. 313-324.
182. Wägele H., Willan R. C. Phylogeny of the Nudibranchia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 2000. — V. 130, N. 1. — P. 83-181.

183. Watson III W. H., Trimarchi J. A quantitative description of *Melibe* feeding behavior and its modification by prey density // *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. — 1992. — V. 19, N. 3. — P. 183-194.
184. Wiesel R., Peters W. Light and electron-microscopic investigations on radula complex and radula formation of *Biomphalaria glabrata* Say (= *Australorbis* gl) (Gastropoda, Basommatophora) // *Zoomorphologie*. — 1978. — V. 89, N. 1. — P. 73-92.
185. Willows A. Physiology of feeding in *Tritonia* I. Behavior and mechanics // *Marine & Freshwater Behaviour & Phy.* — 1978. — V. 5, N. 2. — P. 115-135.
186. Wollscheid-Lengeling E., Boore J., Brown W., Wägele H. The phylogeny of Nudibranchia (Opisthobranchia, Gastropoda, Mollusca) reconstructed by three molecular markers // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2001. — V. 1, N. 4. — P. 241-256.
187. Woodward M. F. The anatomy of *Pleurotomaria beyrichii* // *Quarterly Journal of Microscopical Science*. — 1901. — V. 44. — P. 215-268.
188. Wu S. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata* // *Malacologia*. — 1965. — V. 3, N. 2. — P. 211-233.
189. Young D. The functional morphology of the feeding apparatus of some Indo-West-Pacific dorid nudibranchs // *Malacologia*. — 1969a. — V. 9, N. 2. — P. 421-446.
190. Young D. K. *Okadaia elegans*, a tube-boring nudibranch mollusc from the central and west Pacific // *American Zoologist*. — 1969b. — V. 9, N. 3. — P. 903-907.
191. Ziegelmeier E. Beobachtungen ueber den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* Donovan (Gastropoda Prosobranchia) // *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. — 1954. — B. 5, H. 1. — S. 1-33.
192. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. URL: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. (Accessed: 24-12-2019). doi:10.14284/170

ПРИЛОЖЕНИЕ I

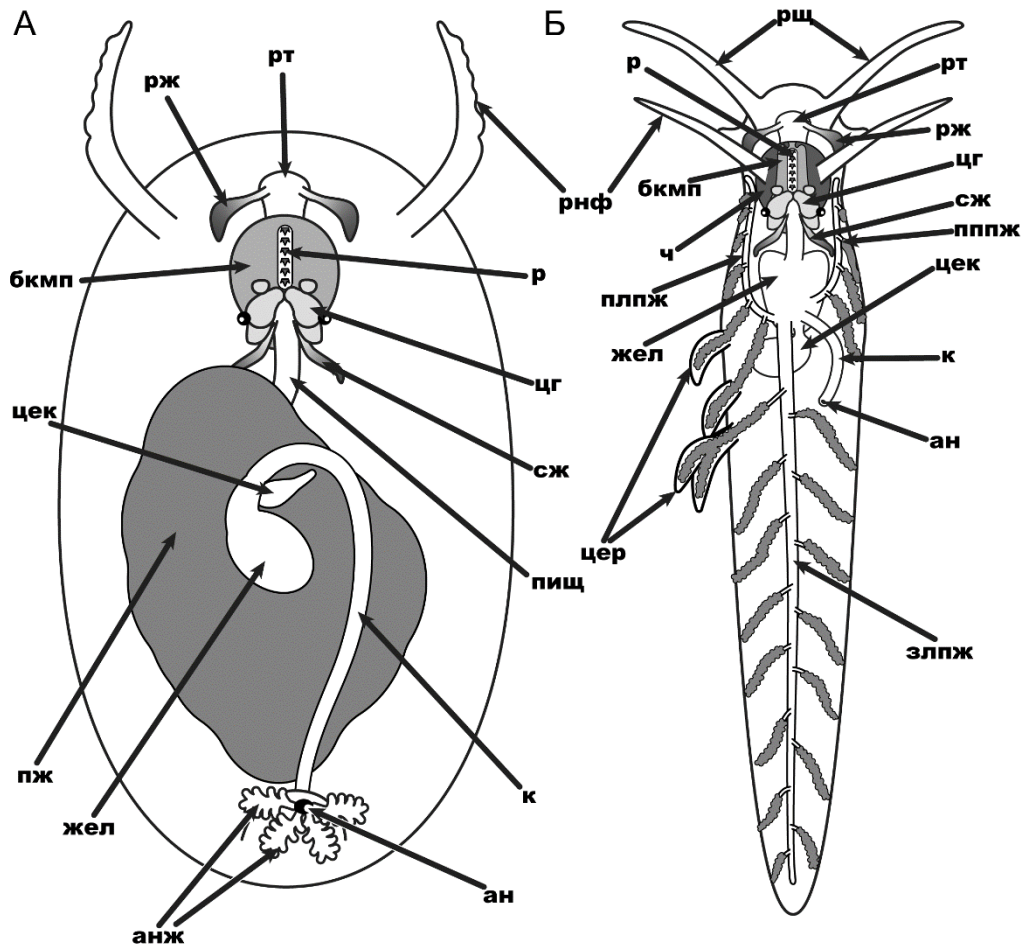


Рисунок 1. Общее устройство пищеварительной системы голожаберных моллюсков. А — гологепатический тип. Б — кладогепатический тип. Условные обозначения: ан — анус; анж — анальные жабры; бкмп — буккальный комплекс органов; жел — желудок; злпж — задняя левая ветвь пищеварительной железы; к — кишка; пищ — пищевод; пж — пищеварительная железа; плпж — передняя левая ветвь пищеварительной железы; р — радула; рж — ротовая железа; рнф — ринофор; рт — ротовая трубка; рщ — ротовое щупальце; сж — слюнная железа; цг — цереброплевральный ганглий; цек — цекум; цер — цераты. По: Baba, 1963; Morse, 1966; Schulze, Wägele, 1998, с изменениями.

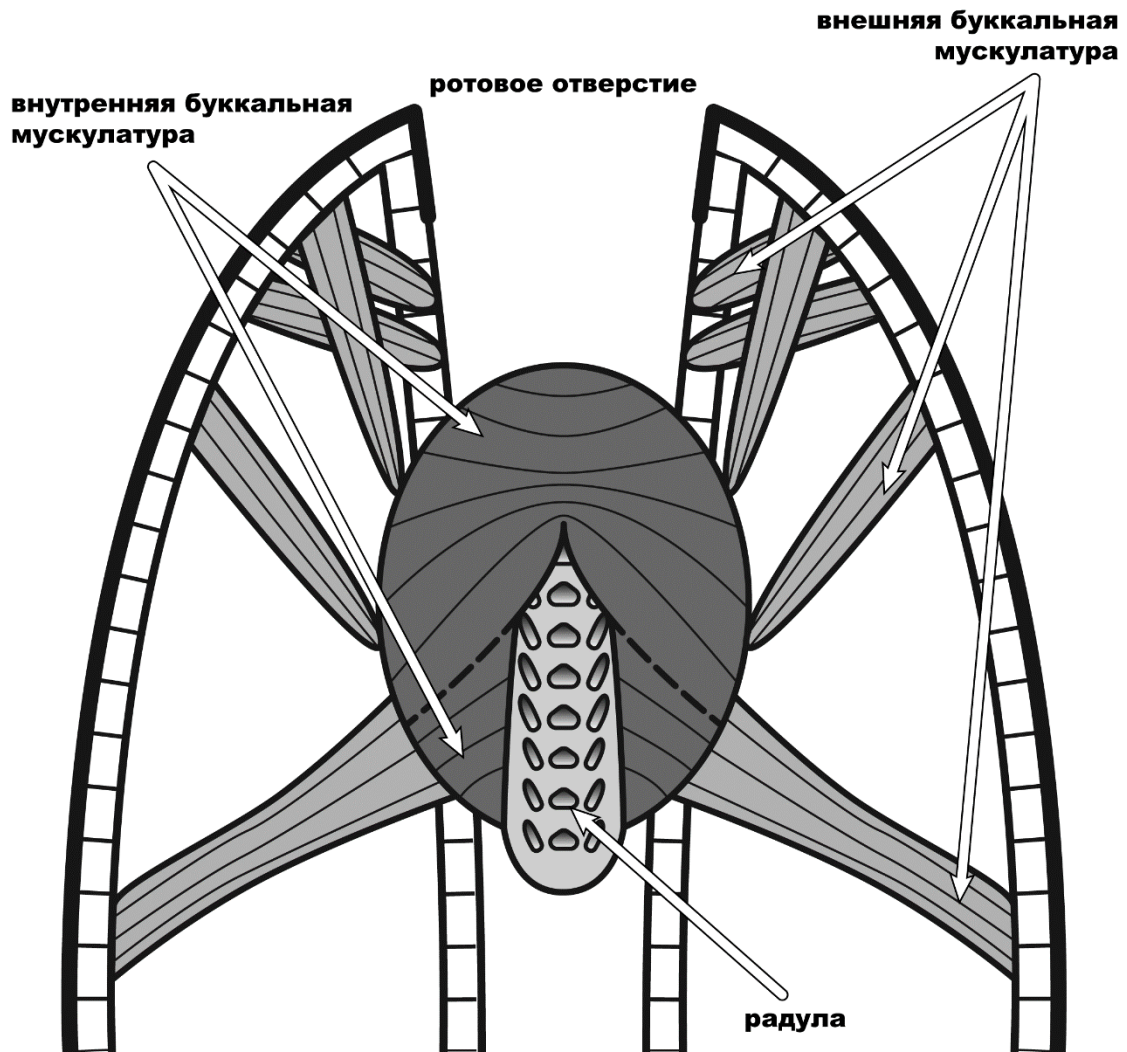


Рисунок 2. Генерализованная схема расположения буккальной мускулатуры. По: Starmühlner, 1952, с изменениями.

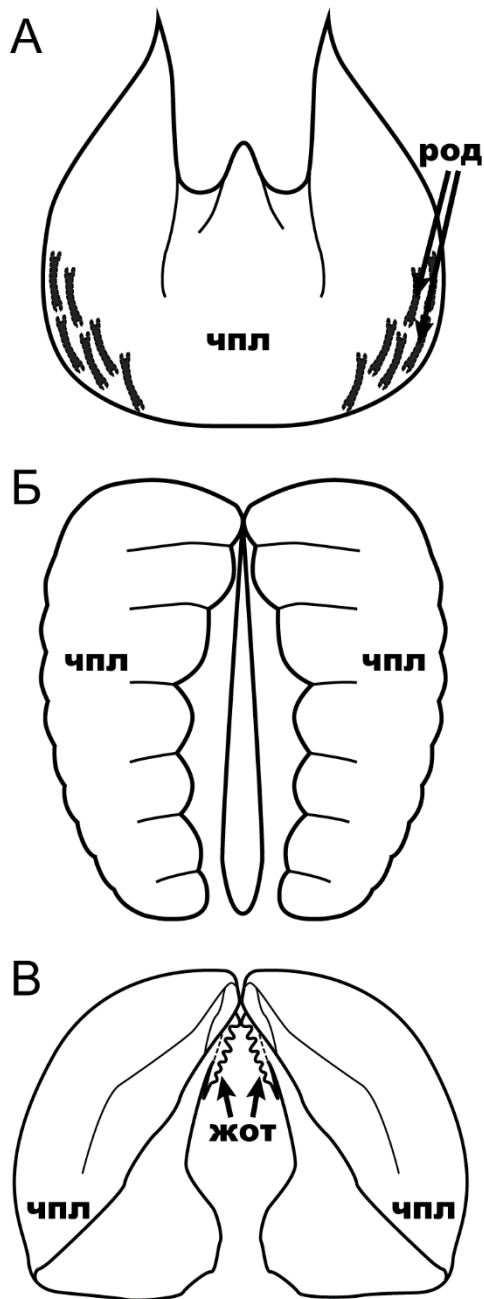


Рисунок 3. Типы строения челюстей голожаберных моллюсков. А, Б — челюсти представителей подотряда Doridina; В — челюсти представителей подотряда Cladobranchia. Условные обозначения: жот — жевательный отросток; род — родлеты; чпл — челюстная пластинка. По: Young, 1969a, с изменениями; собств. иллюстрация.

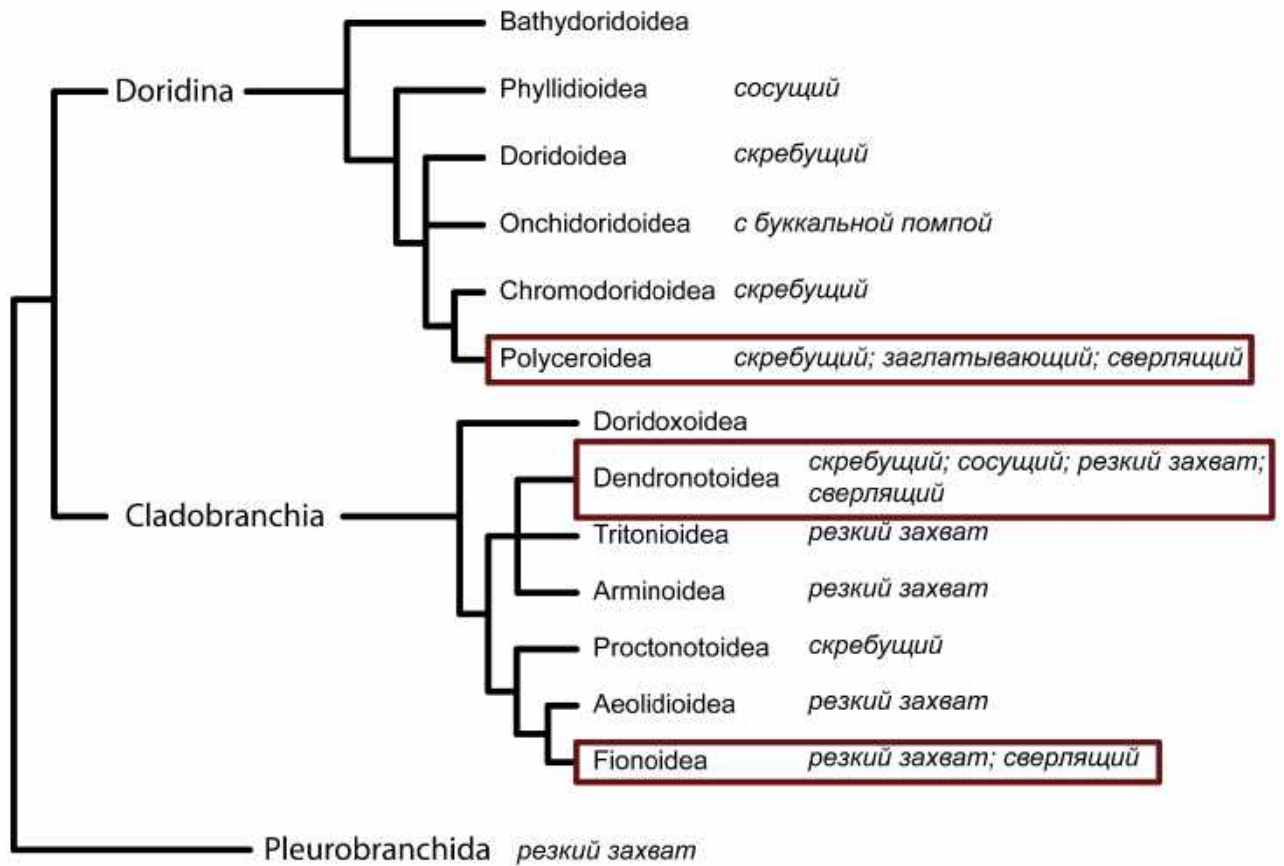


Рисунок 4. Распределение типов питания среди основных групп голожаберных моллюсков. Цветными рамками обозначены группы, к которым относятся изучаемые в настоящем исследовании моллюски. Филогения по: Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Mahguib, Valdés, 2015; Goodheart et al., 2017; Hallas et al., 2017; WoRMS, 2019, с изменениями.

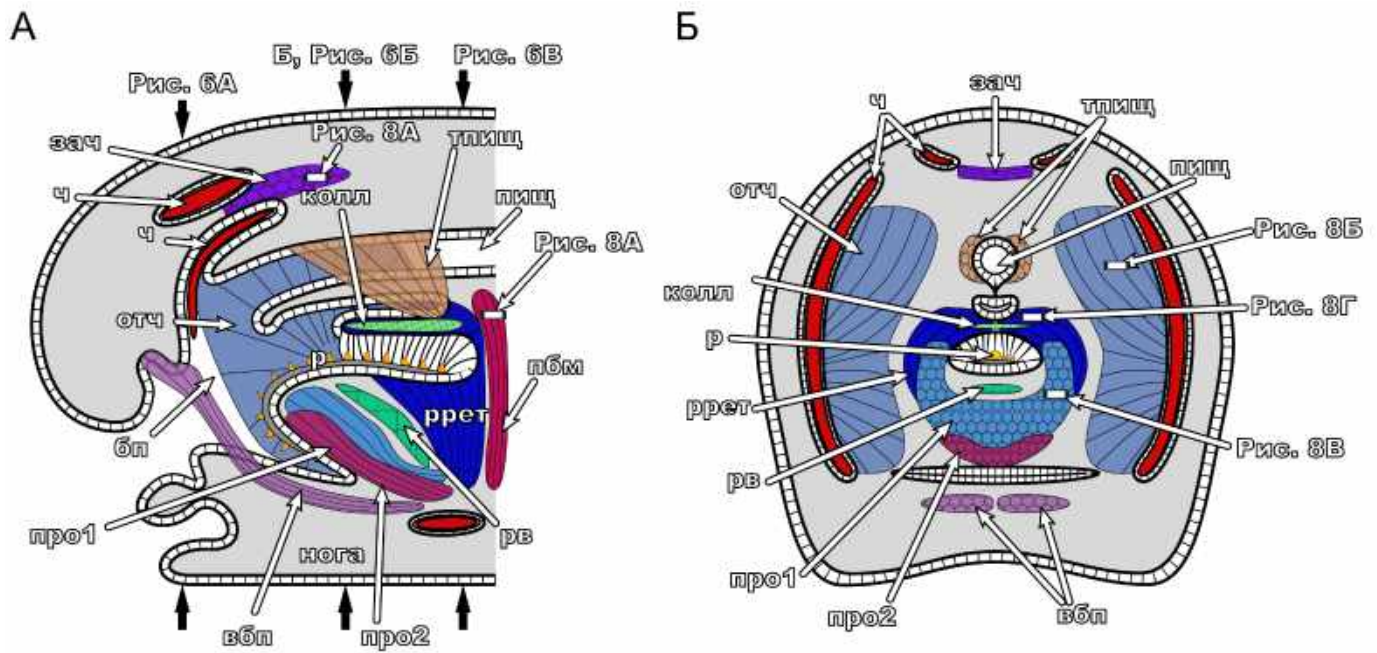


Рисунок 5. Схема строения буккального комплекса органов *Dendronotus frondosus*. А — сагиттальный срез в медиальной плоскости; Б — поперечный срез. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; отч — открыватель челюстей; 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.

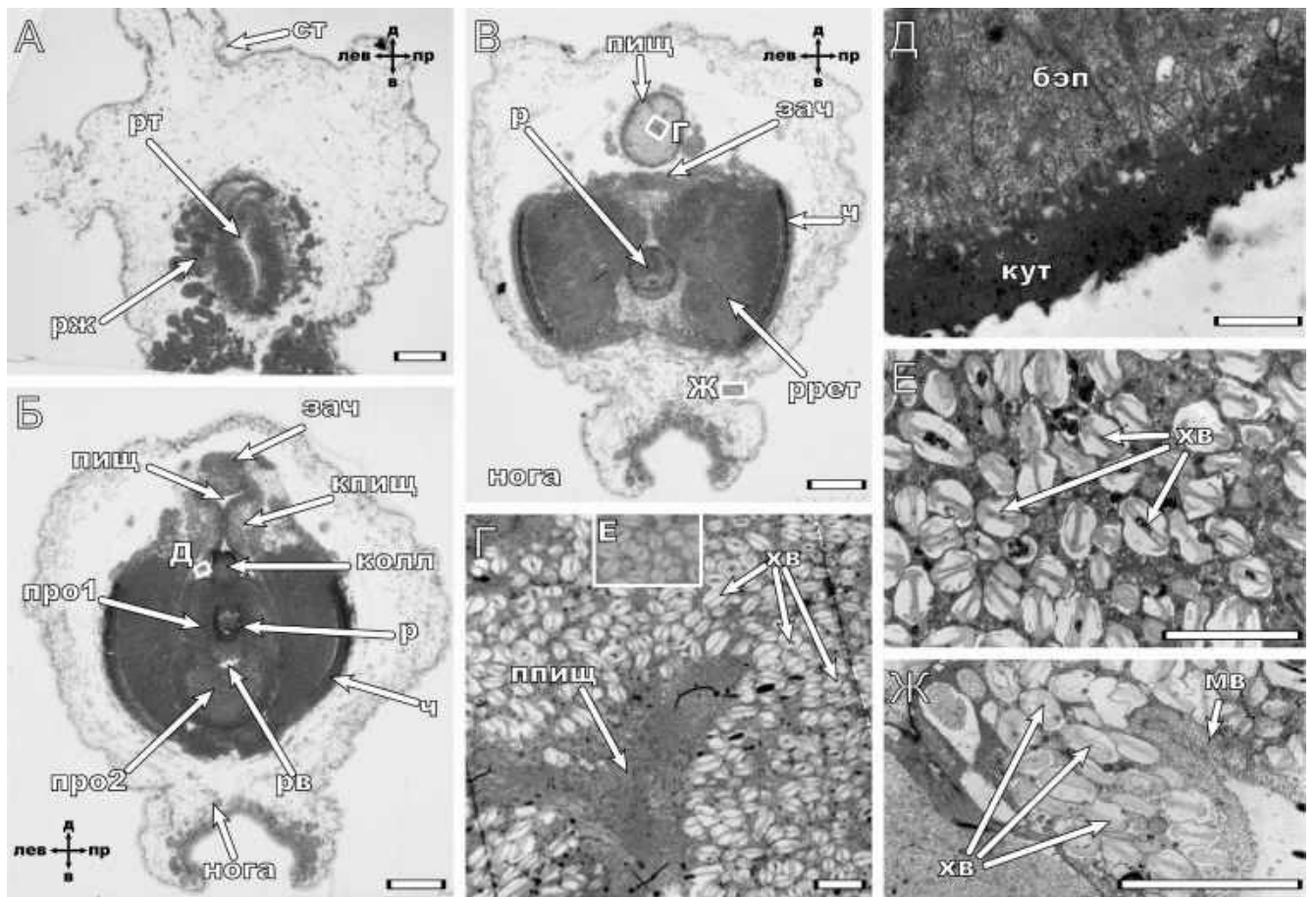


Рисунок 6. Детали строения эпителия пищедобывательного аппарата *Dendronotus frondosus*. А — поперечный срез в передней части буккального комплекса органов; Б — поперечный срез в средней части буккального комплекса органов; В — поперечный срез в задней части буккального комплекса органов; Г — ультраструктура эпителия пищевода; Д — ультраструктура буккального эпителия; Е — хитиновые веретена в эпителии пищевода; Ж — хитиновые веретена в покровном эпителии.

Обозначения: бп — буккальная полость; вбм — внешняя буккальная мышца; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; отч — открыватель челюстей; про1 — протрактор одонтофора 1; про2 — протрактор одонтофора 2; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; хв — хитиновые веретена; ч — челюсть. Масштаб: А—В — 500 мкм; Г — 10 мкм; Д — 1 мкм; Е — 5 мкм; Ж — 10 мкм.

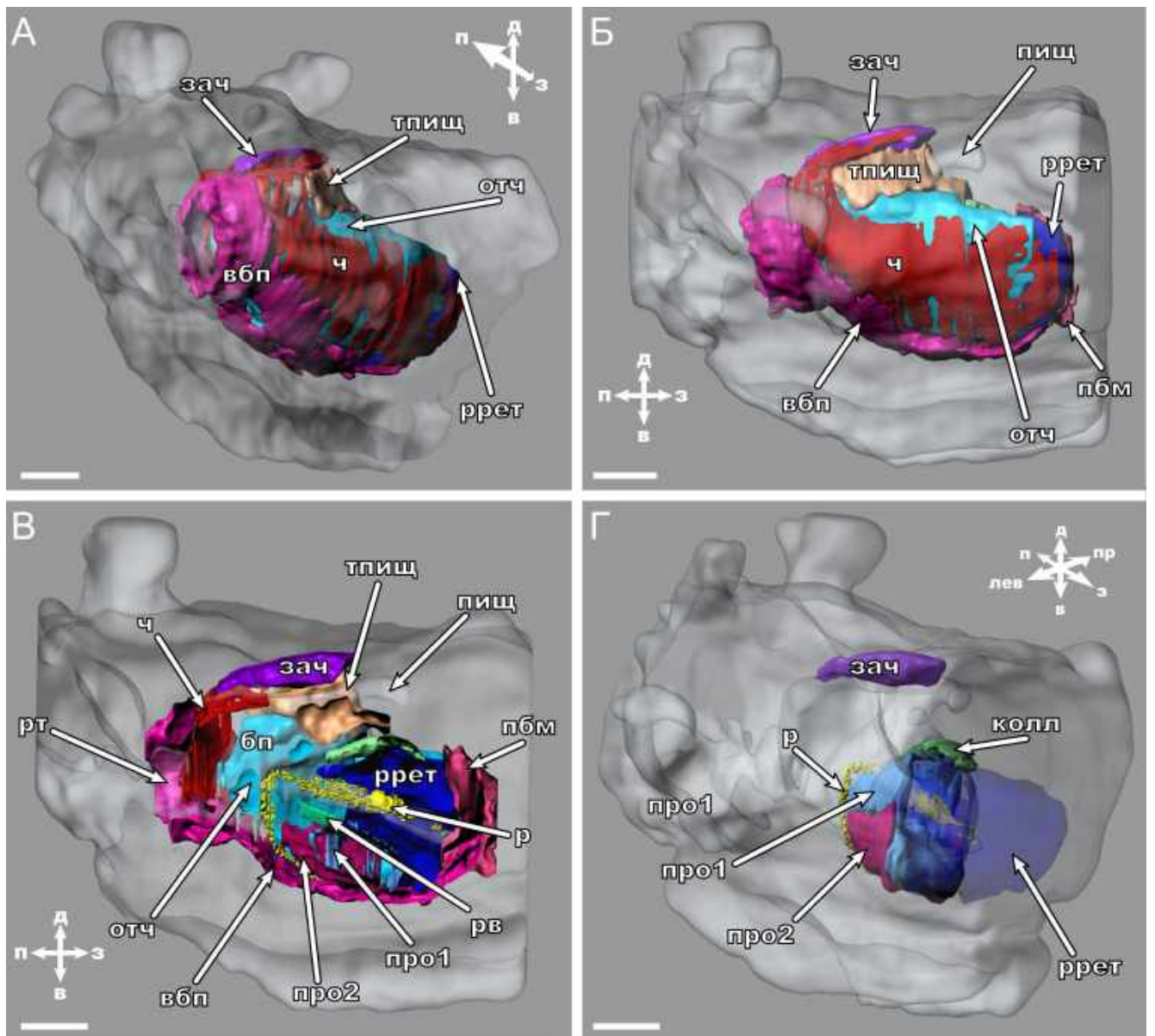


Рисунок 7. Трехмерная реконструкция буккального комплекса органов *Dendronotus frondosus*. А — вид спереди сбоку; Б — вид сбоку; В — вид сбоку, срез в медиальной плоскости; Г — вид сзади сбоку, показаны мышцы радулярного аппарата, закрыватель челюстей и коллостиль.

Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про1 — протрактор одонтофора 1; про2 — протрактор одонтофора 2; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; ч — челюсть. Масштаб: А—Г — 4 мм.

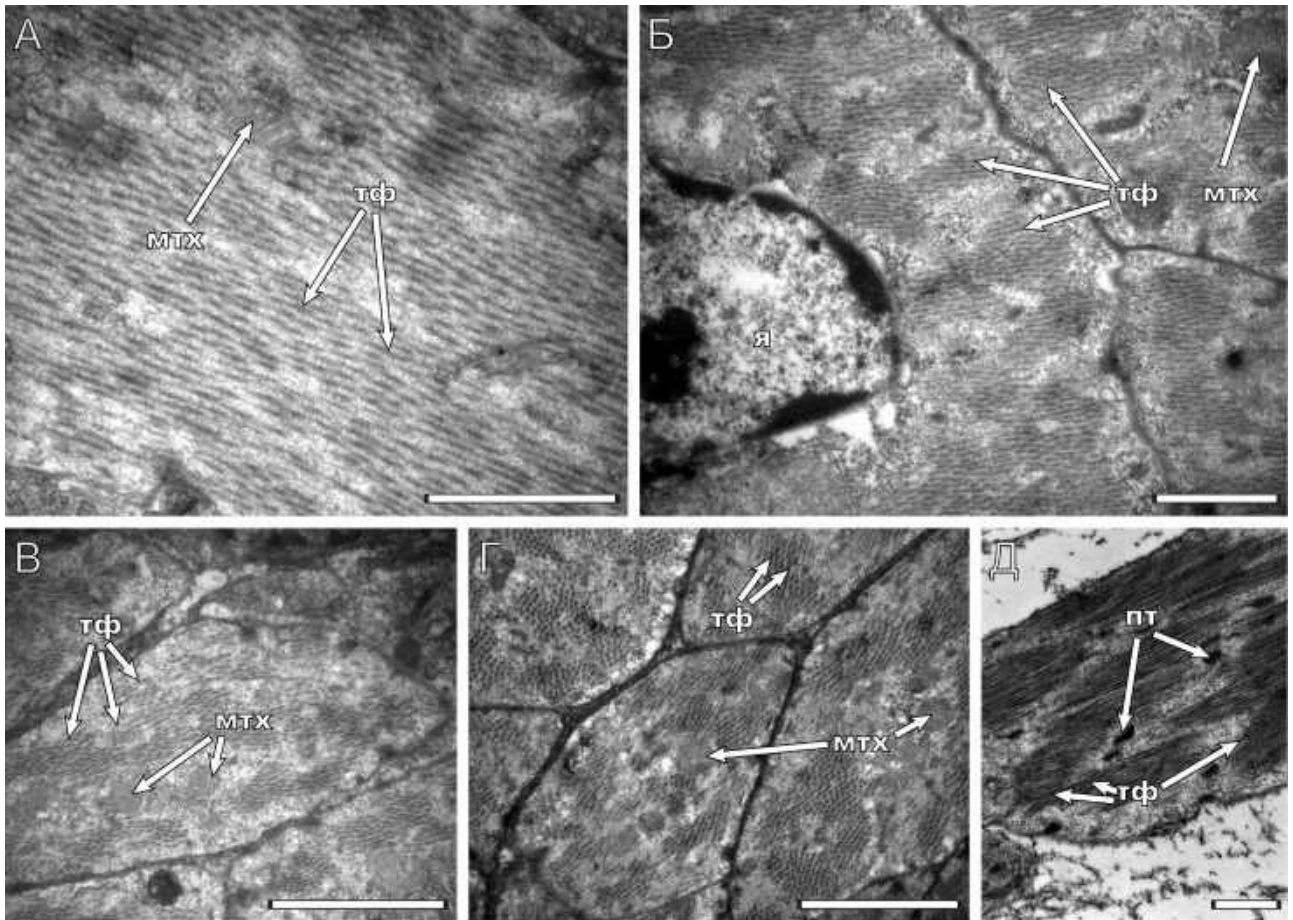


Рисунок 8. Тонкая морфология буккальной мускулатуры *Dendronotus frondosus*.

А — внешняя буккальная мышца; Б — открыватель челюстей; В — протрактор одонтофора 1; Г — ретрактор радулы; Д — закрыватель челюстей. Обозначения: мтх — митохондрия; пт — плотные тельца; тф — толстые филаменты, я — ядро. Масштаб: А, Б — 1 мкм; В, Г — 2 мкм; Д — 1 мкм.

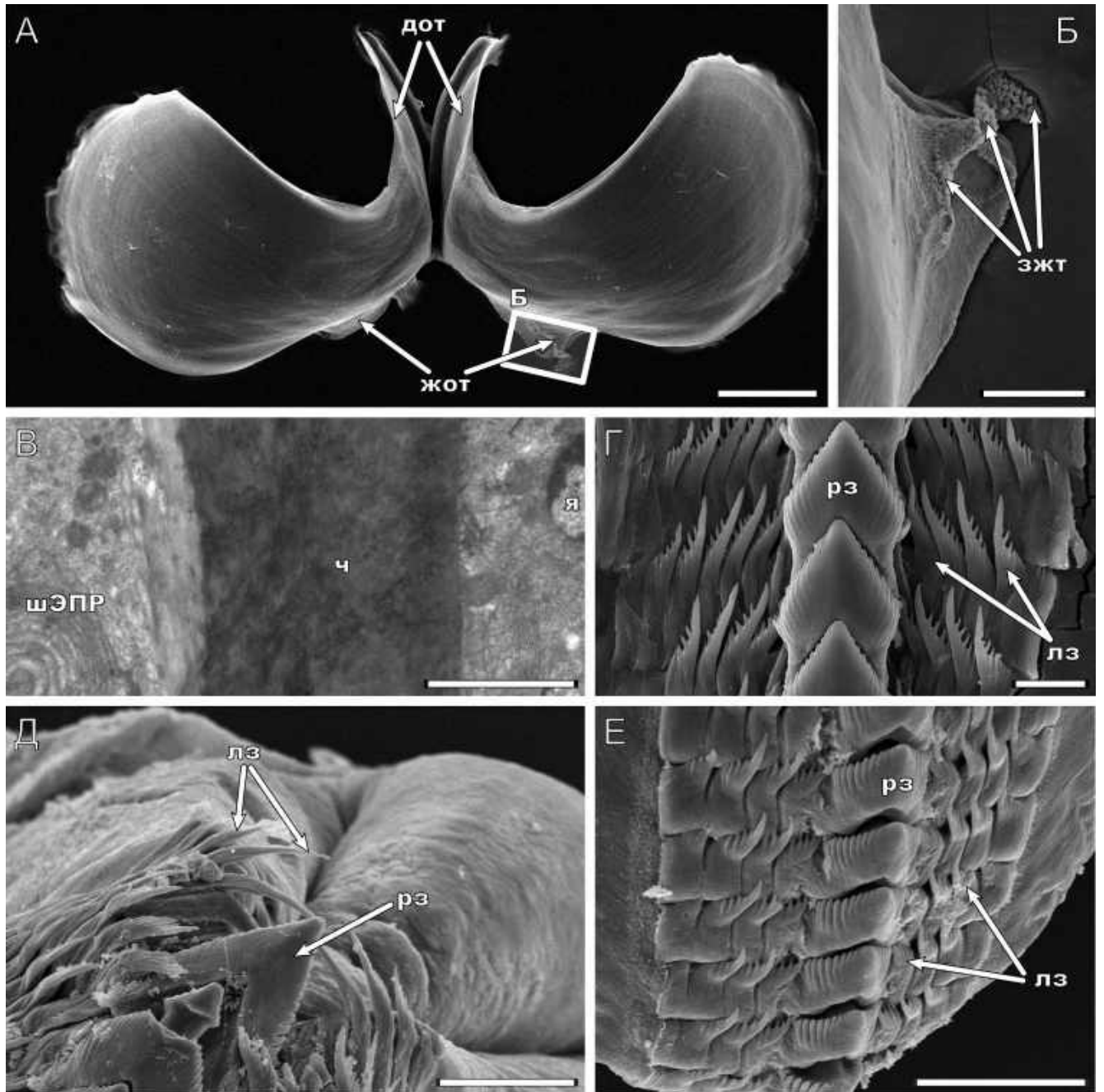


Рисунок 9. Буккальное вооружение *Dendronotus frondosus*. А — общий вид челюстей; Б — жевательный отросток челюстей; В — ультраструктура челюстной пластинки и прилегающего эпителия; Г — общий вид радулы в расправленном виде; Д — рабочая зона радулы; Е — зона радулы ниже рабочей зоны. Обозначения: дот — дорсальные отростки; жот — жевательные отростки; зжт — зубчики жевательного отростка; лз — латеральный зуб; рз — рахидальный зуб; ч — челюсть; шЭПР — гранулярный ЭПР; я — ядро. Масштаб: А — 300 мкм; Б — 100 мкм; В — 2 мкм; Г — 30 мкм; Д, Е — 40 мкм.

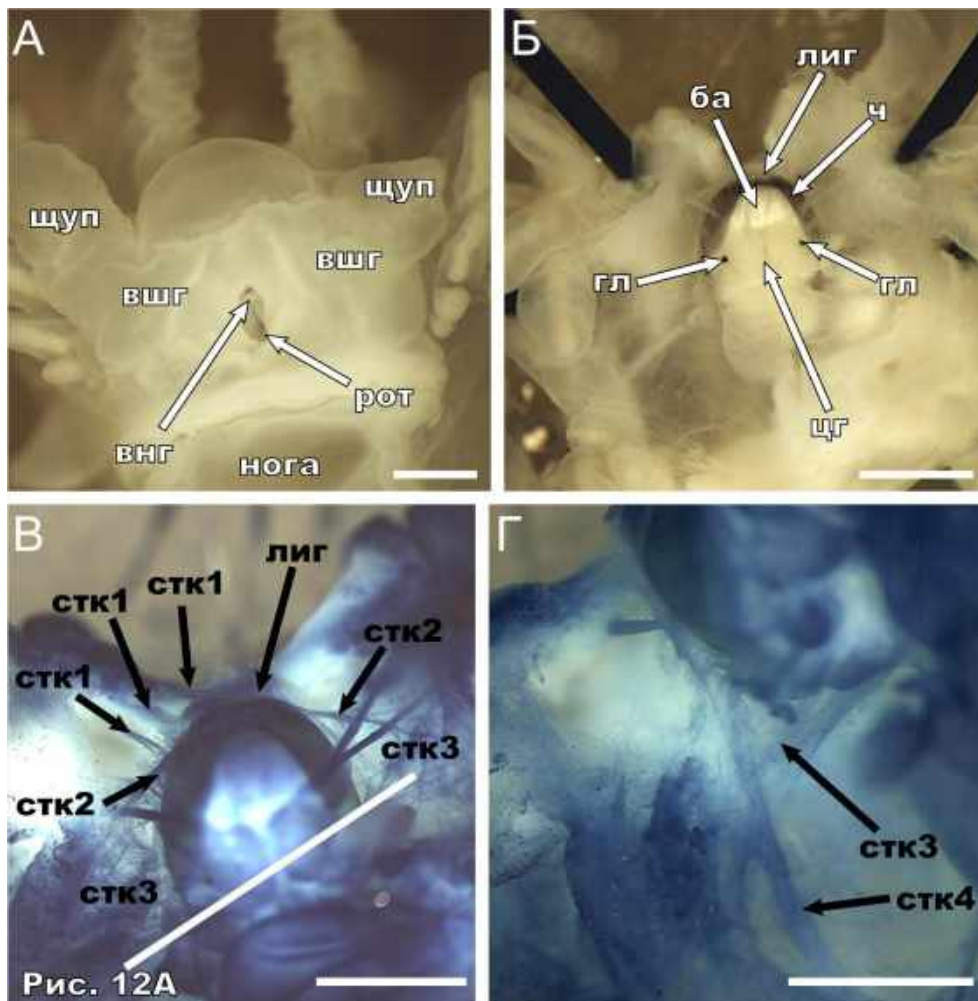


Рисунок 10. Морфология переднего отдела пищеварительной системы *Coryphella verrucosa*. А — вид с вентральной стороны; Б—Г — вскрытие переднего отдела пищеварительной системы. А — расположение и форма ротового отверстия; Б — общий вид вскрытия переднего отдела пищеварительного системы; В — крепление буккального комплекса органов к стенке тела; Г — волокна, прикрепляющие буккальный комплекс органов к стенке тела. Обозначения: ба — буккальный аппарат; внг — внутренние губы; вшг — внешняя губа; гл — глаз; лиг — лигамент; стк1 — первая группа соединительнотканых волокон; стк2 — вторая группа соединительнотканых волокон; стк3 — третья группа соединительнотканых волокон; стк4 — четвертая группа соединительнотканых волокон; цг — цереброплевральный ганглий; ч — челюсти; щуп — щупальце. Масштаб: А — 1 мм; Б — 2 мм; В, Г — 1,5 мм.

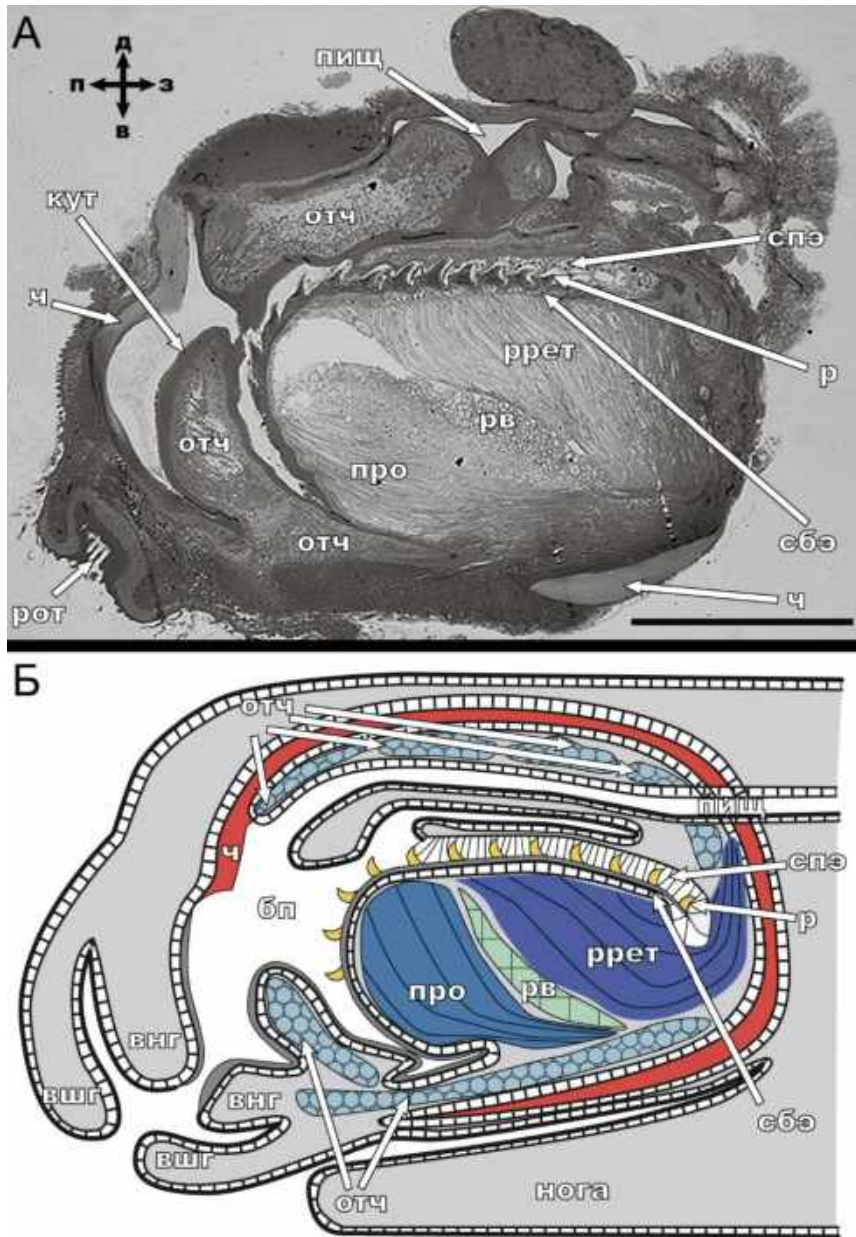


Рисунок 11. Общая морфология буккального комплекса органов *Coryphella verrucosa*. А — полутонкий сагиттальный срез; Б — схема продольного среза через буккальный комплекс органов. Обозначения: бп — буккальная полость; бэп — буккальный эпителий; внг — внутренняя губа; вшг — внешняя губа; кут — кутикула; отч — открыватели; пищ — пищевод; про — протрактор одонтофора; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; сбэ — субрадулярный эпителий; спэ — супрадулярный эпителий; ч — челюсть. Масштаб: А — 500 мкм

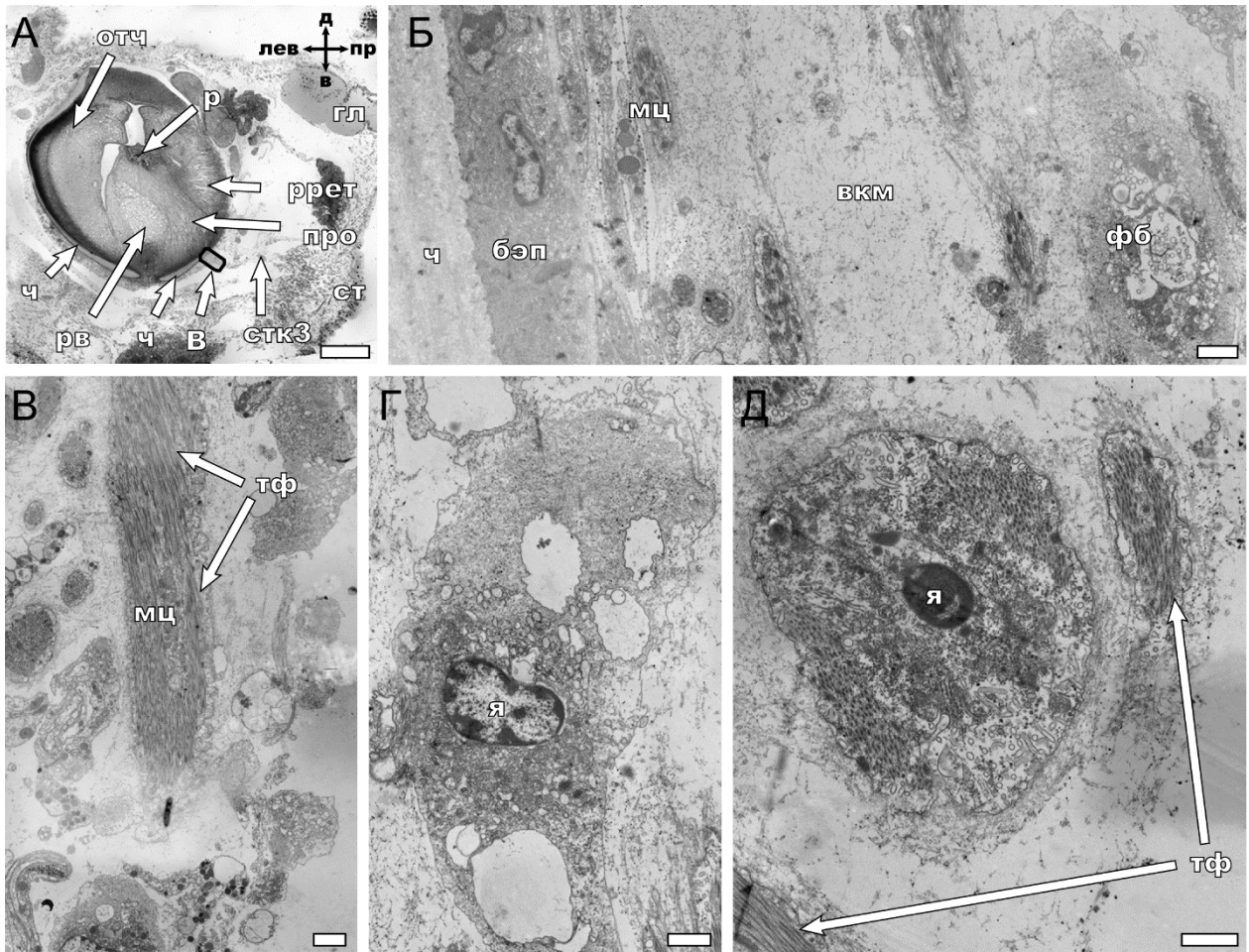


Рисунок 12. Общая и тонкая морфология соединительнотканых волокон, прикрепляющих буккальный комплекс органов к стенке тела *Coryphella verrucosa*. А — поперечный срез через голову моллюска; Б — начальный участок соединительнотканного волокна; В — край соединительнотканного волокна; Г — фибробласт в соединительнотканном волокне; Д — мышечная клетка в соединительнотканном волокне. Обозначения: бэп — буккальный эпителий; вкм — внеклеточный матрикс; мц — миоцит; отч — открыватель челюстей; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — вторая группа мышц; ст — стенка тела; стк3 — третья группа соединительнотканых волокон; тф — толстые филаменты; фб — фибробласт; ч — челюсть; я — ядро. Масштаб: А — 100 мкм; Б, В — 2 мкм; Г, Д — 1 мкм.

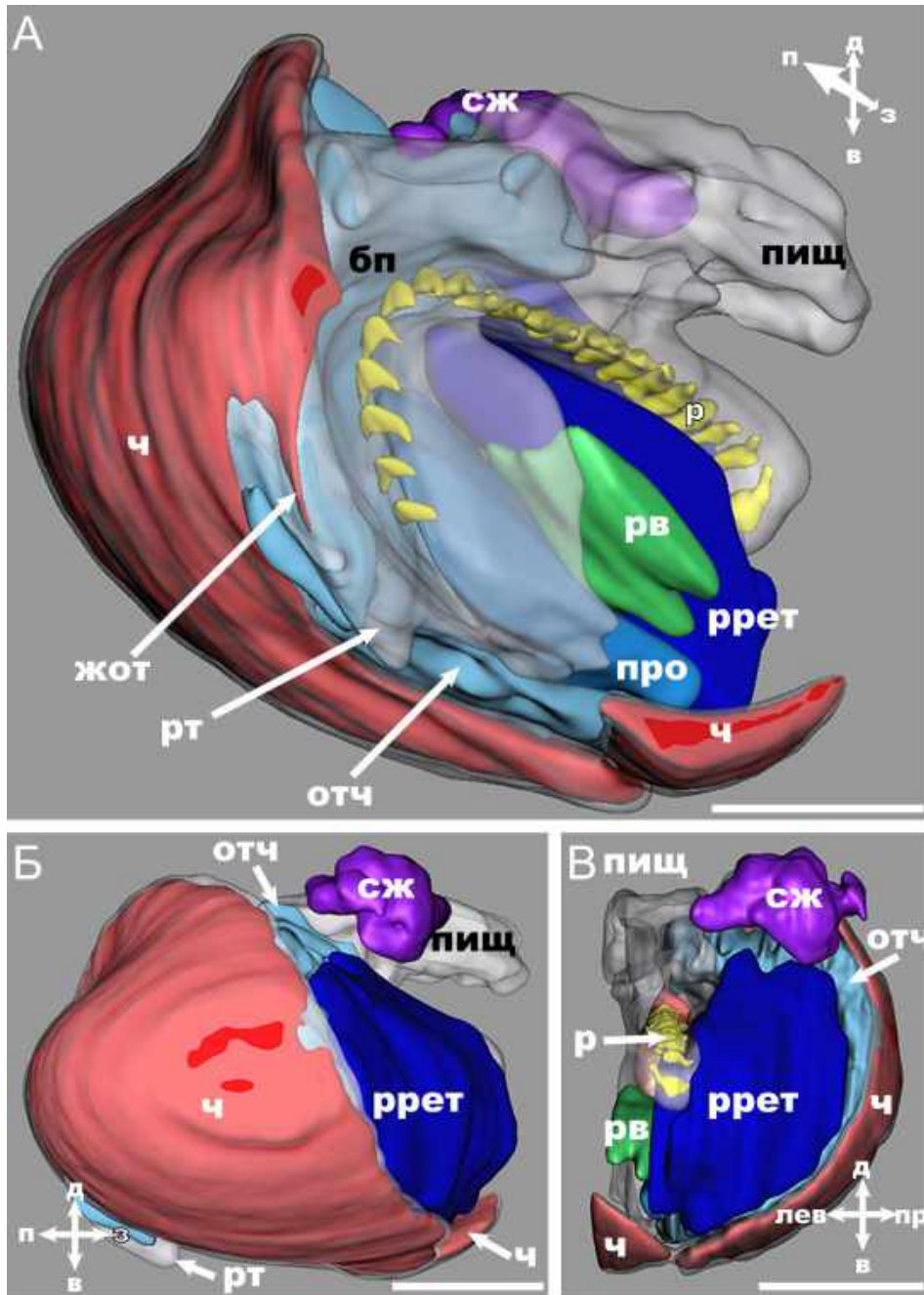


Рисунок 13. Трехмерная реконструкция правой половины бужкального комплекса органов *Coryphella verrucosa*. А — вид спереди сбоку; Б — вид левой половины сбоку; В — вид сзади. Обозначения: бп — бужкальная полость; жот — жевательный отросток; отч — открыватели челюстей; пищ — пищевод; про — протрактор одонтофора; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; сж — слюнная железа; ч — челюсть. Масштаб: А—В — 500 мкм.

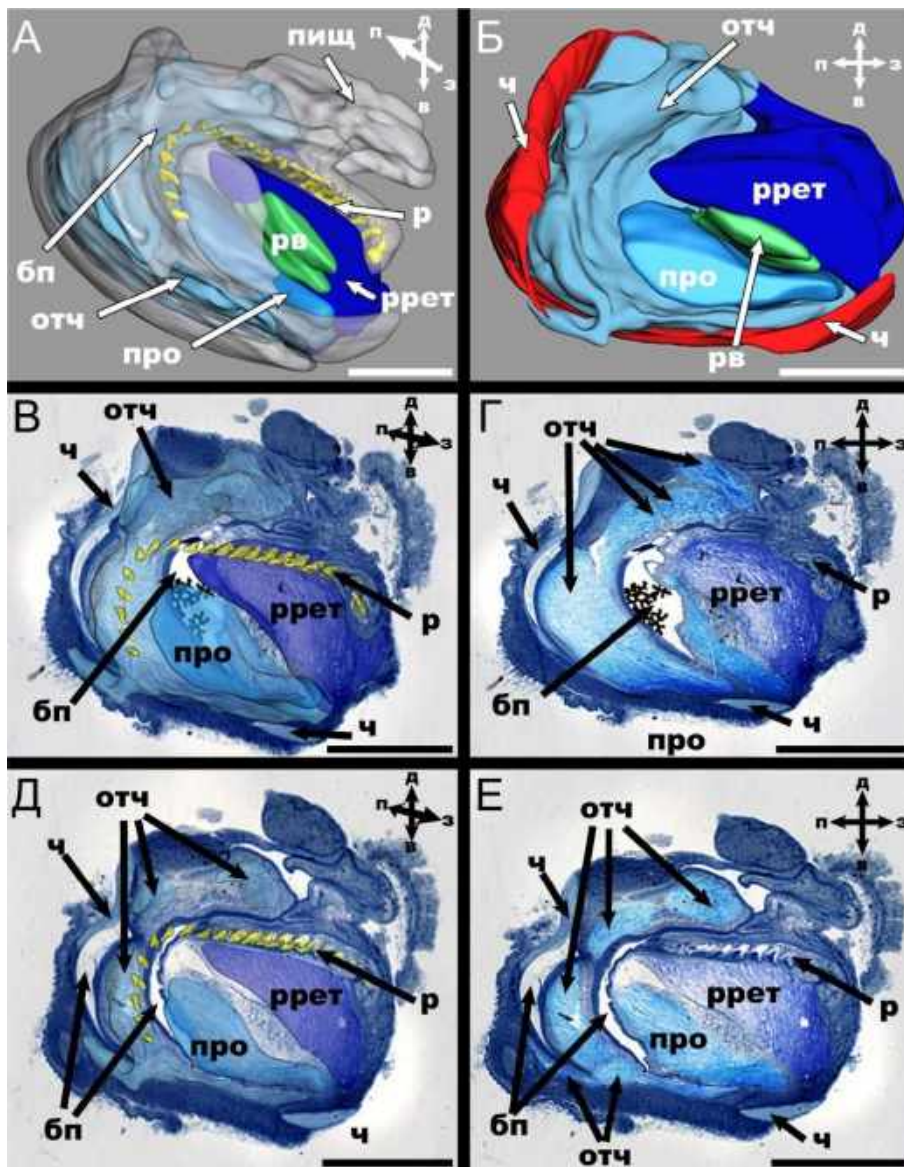


Рисунок 14. Мускулатура буккального комплекса органов *Coryphella verrucosa*. А — вид спереди сбоку, челюсть не показана; Б — медианный вид; В — трехмерная реконструкция в сочетании с сагиттальным срезом боковой части буккального комплекса органов, челюсть не показана; Г — сагиттальный срез через боковую часть буккального комплекса органов; Д — трехмерная реконструкция в сочетании с сагиттальным срезом у середины буккального комплекса органов, челюсть не показана; Е — сагиттальный срез у середины буккального комплекса органов. Обозначения: бп — буккальная полость; отч — открыватели челюстей; пищ — пищевод; про — протрактор одонтофора; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; ч — челюсть. Масштаб: А—Е — 500 мкм.

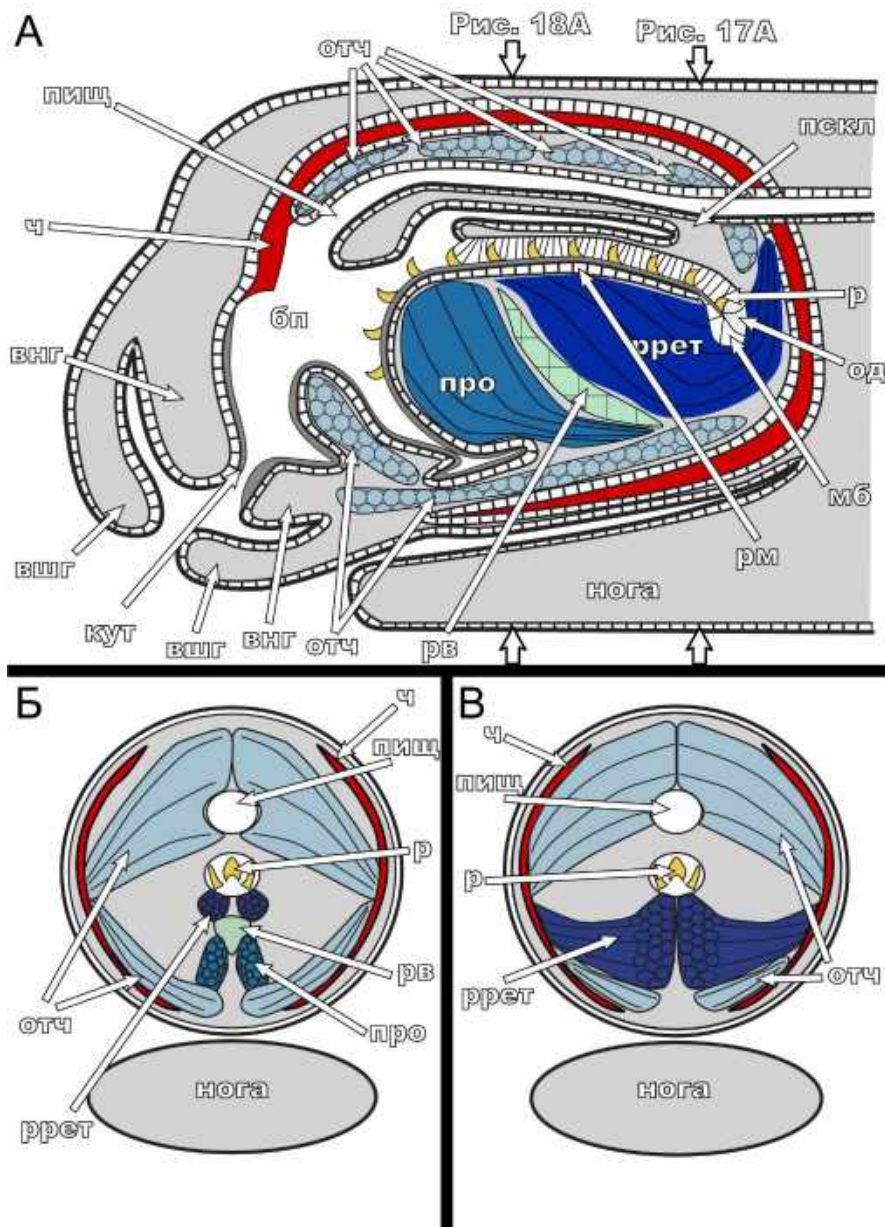


Рисунок 15. Схемы строения буккального комплекса органов *Coryphella verrucosa*. А — схема сагиттального среза через голову моллюска; Б — схема поперечного среза через середину буккального комплекса органов; В — схема поперечного среза через заднюю часть буккального комплекса органов. Обозначения: бп — буккальная полость; внг — внутренняя губа; кут — кутикула; мб — мембранобласты; од — одонтобласты; отч — открыватели челюстей; пищ — пищевод; про — протрактор одонтофора; пскл — поперечная складка; р — радула; рв — радулярный валик; рм — радулярная мембрана; ррет — ретрактор радулы; ч — челюсть. Масштаб: А — 500 мкм; Б, В — 100 мкм.

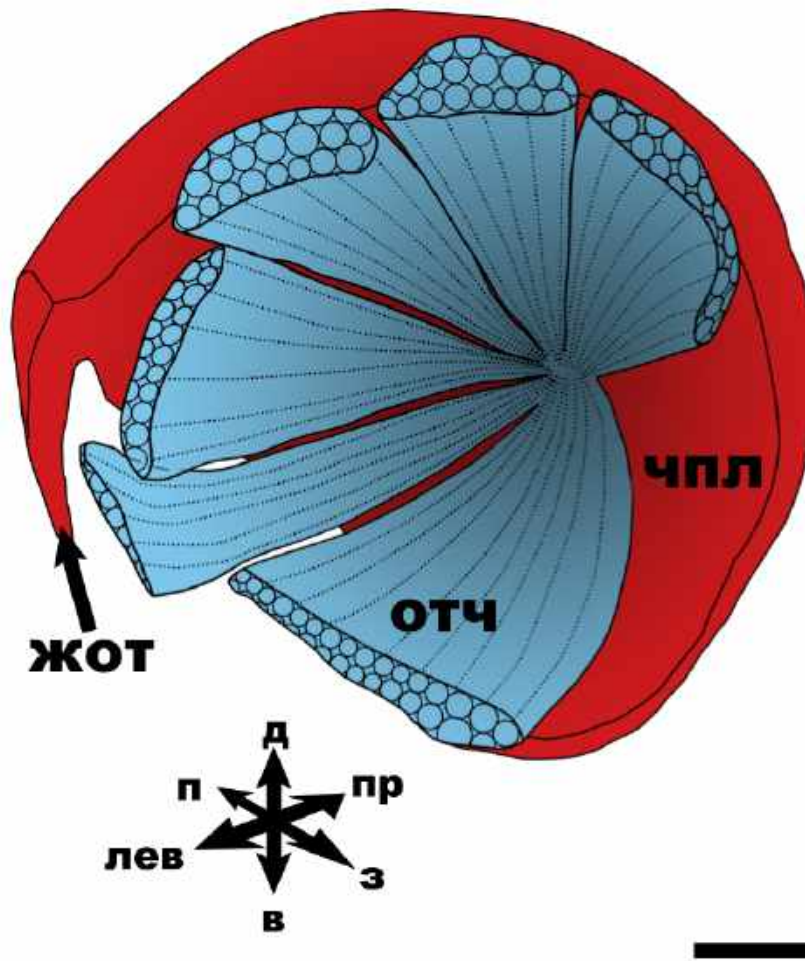


Рисунок 16. Схема строения открывателей челюстей *Coryphella verrucosa*.

Обозначения: жот — жевательный отросток; отч — открыватели челюстей; ч — челюсть.

Масштаб: 500 мкм.

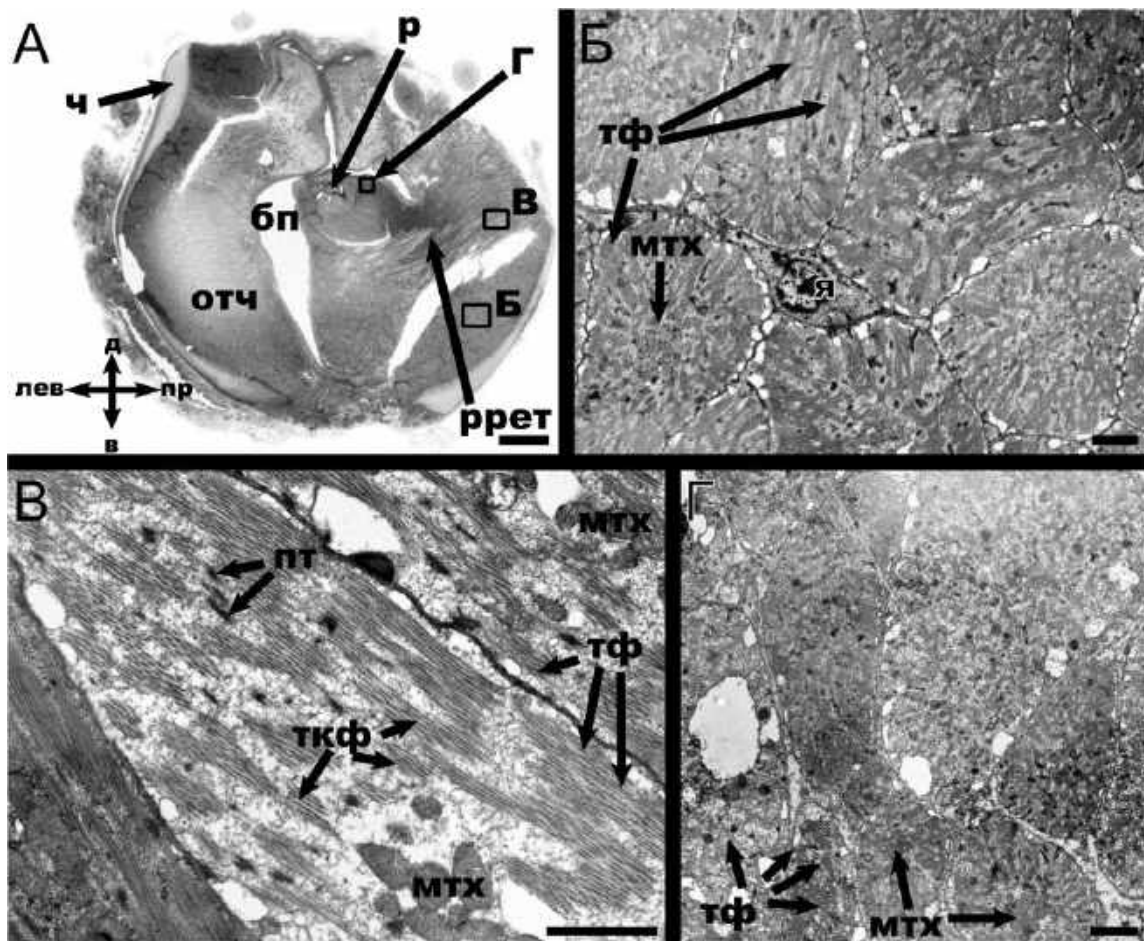


Рисунок 17. Общая и тонкая морфология буккальных мышц *Coryphella verrucosa*. А — поперечный срез через заднюю часть буккального комплекса органов; Б — тонкое строение мышц-открывателей челюстей; В — тонкое строение радулярного ретрактора; Г — тонкое строение радулярного ретрактора около радулярного влагалища. Обозначения: бп — буккальная полость; мтх — митохондрии; отч — открыватели челюстей; пт — плотные тельца; р — радула; ррет — ретрактор радулы; ткф — тонкие филаменты; тф — толстые филаменты; ч — челюсть; я — ядро. Масштаб: А — 100 мкм; Б—Г — 2 мкм.

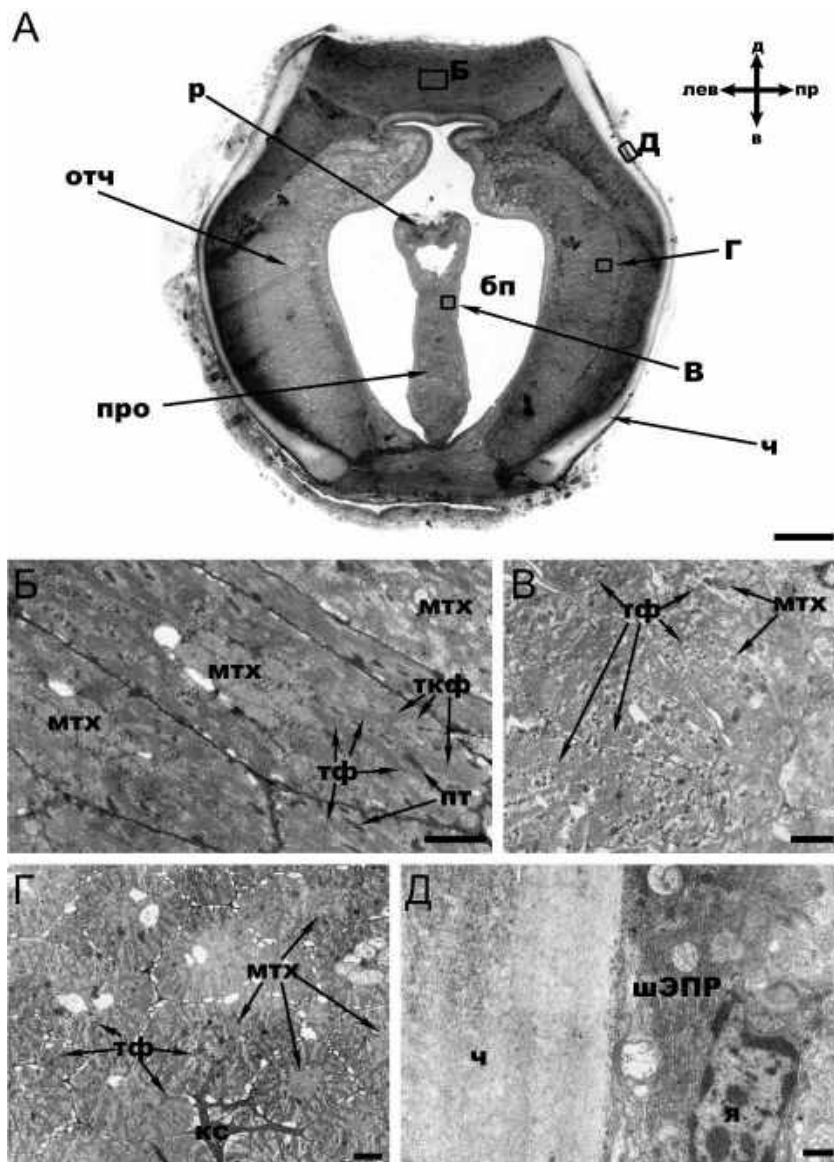


Рисунок 18. Общая и тонкая морфология буккального комплекса органов *Coryphella verrucosa*. А — поперечный срез через центральную часть буккального комплекса органов; Б — тонкое строение мышц-открывателей челюстей на дорсальной стороне буккального комплекса органов; В — тонкое строение протрактора одонтофора; Г — тонкое строение мышц-открывателей челюстей в латеральной части буккального комплекса органов; Д — тонкое строение эпителия, покрывающего челюсть. Обозначения: бп — буккальная полость; кс — кровеносный сосуд; мтх — митохондрии; отч — открыватели челюстей; про — протрактор одонтофора; пт — плотные тельца; р — радула; ткф — тонкие филаменты; тф — толстые филаменты; ч — челюсть; шЭПР — гранулярный ЭПР; я — ядро. Масштаб: А — 100 мкм; В—Г — 2 мкм; Д — 0,5 мкм.

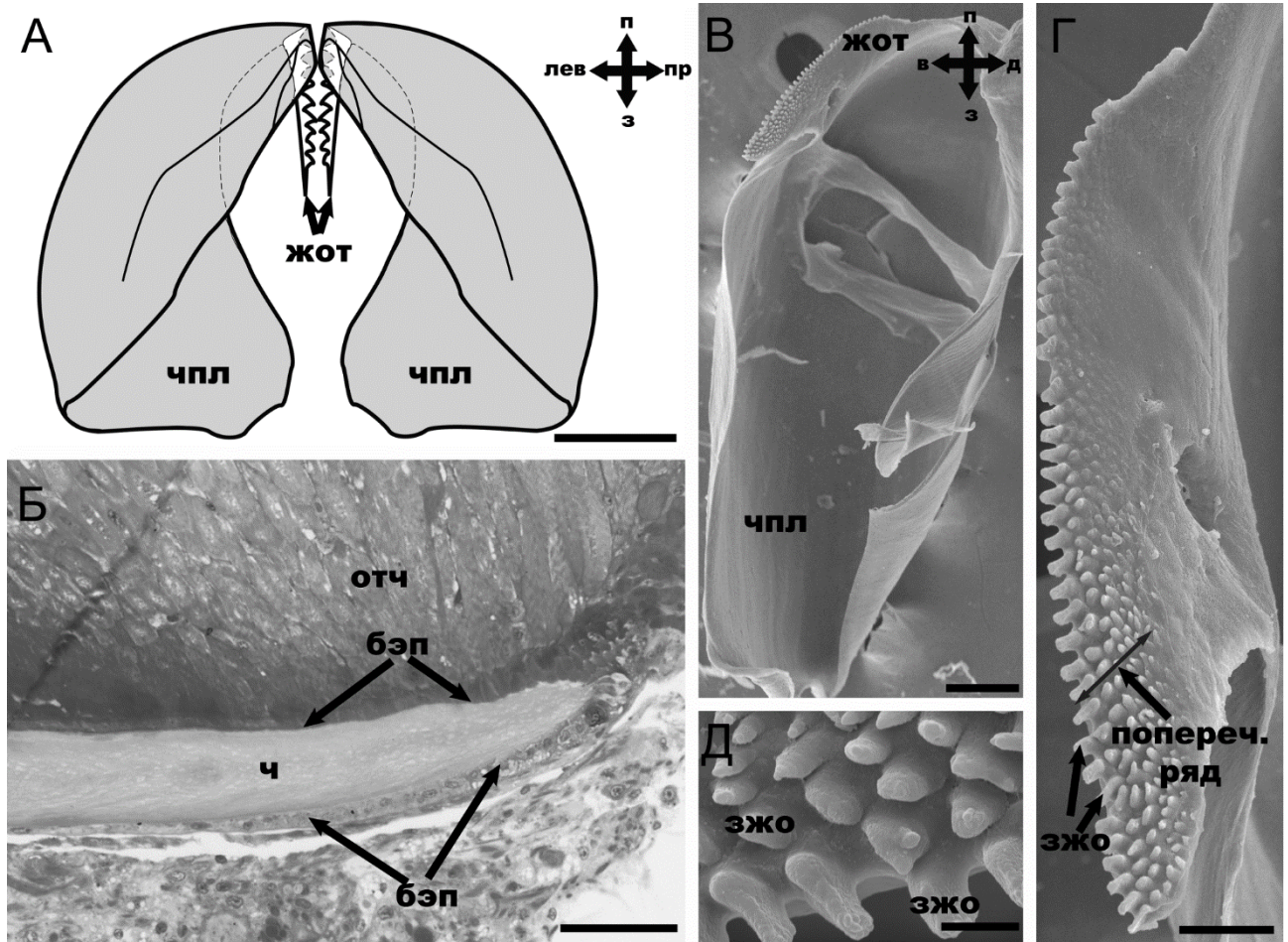


Рисунок 19. Морфология челюстей *Coryphella verrucosa*. А — схема строения челюстей, вид сверху; Б — сагиттальный полутонкий срез через задний край челюстной пластинки; В — общий вид челюстной пластинки, СЭМ; Г — общий вид жевательного отростка, СЭМ; Д — детали строения жевательного отростка, СЭМ. Обозначения: бэп — буккальный эпителий; жот — жевательный отросток; зжо — зубчики жевательного отростка; чпл — челюстная пластинка. Масштаб: А, Б — 1 мм; В, Г — 100 мкм.



Рисунок 20. Морфология радулы *Coryphella verrucosa*, СЭМ. А — часть радулы возле радулярного влагалища; Б — средняя часть радулы; В — часть радулы ниже канта перегиба одонтофора; Г — рабочая зона радулы. Обозначения: лз — латеральный зуб; рз — рахидальный зуб. Масштаб: А, Б — 10 мкм; В — 20 мкм; Г — 120 мкм.

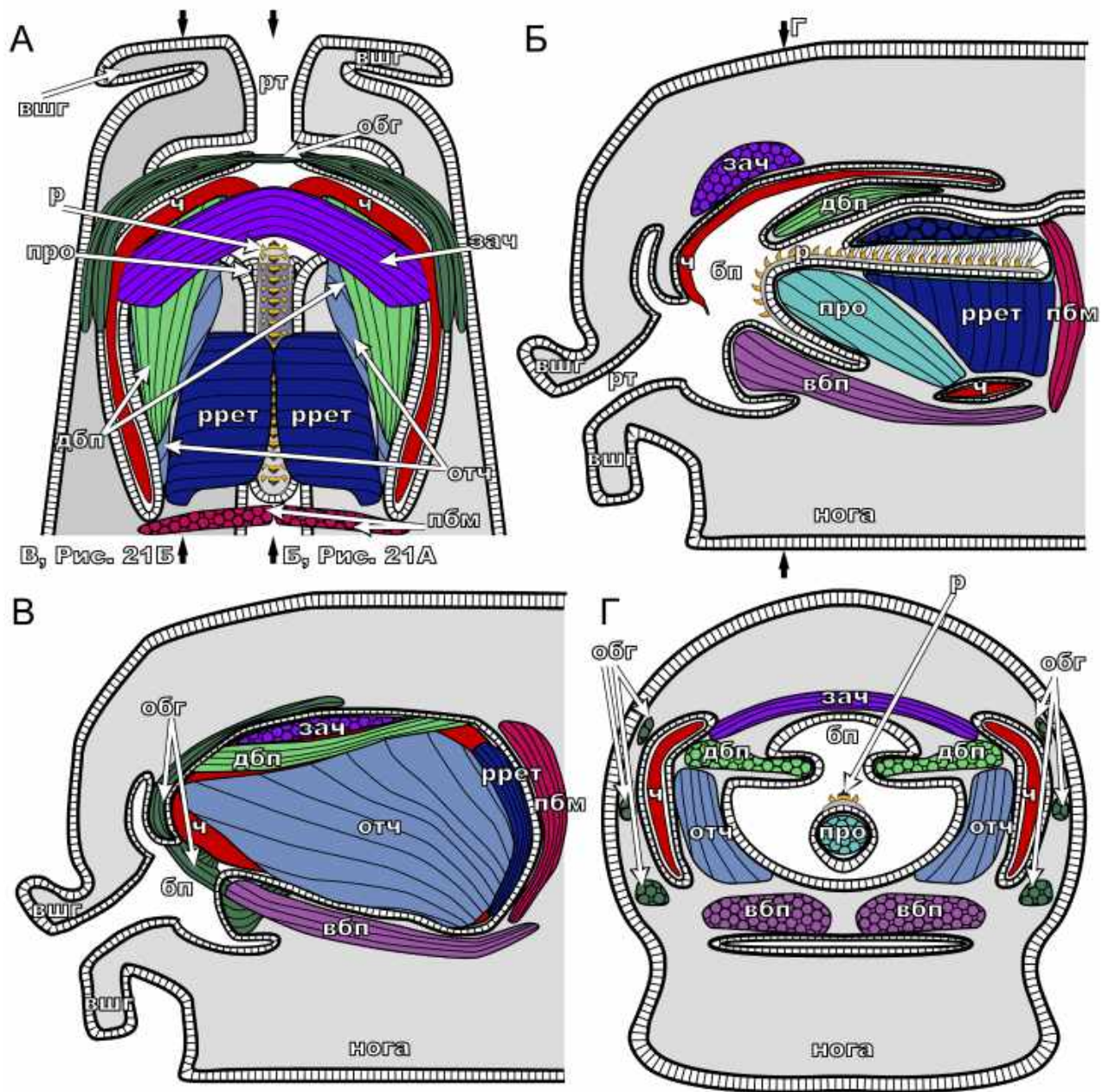


Рисунок 21. Схема строения буккального комплекса органов *Eubranchius rurius*. А — горизонтальный срез; Б — сагиттальный срез в медиальной плоскости; В — сагиттальный срез; Г — поперечный срез. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; вшг — внешние губы; дбп — дорсальный 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.

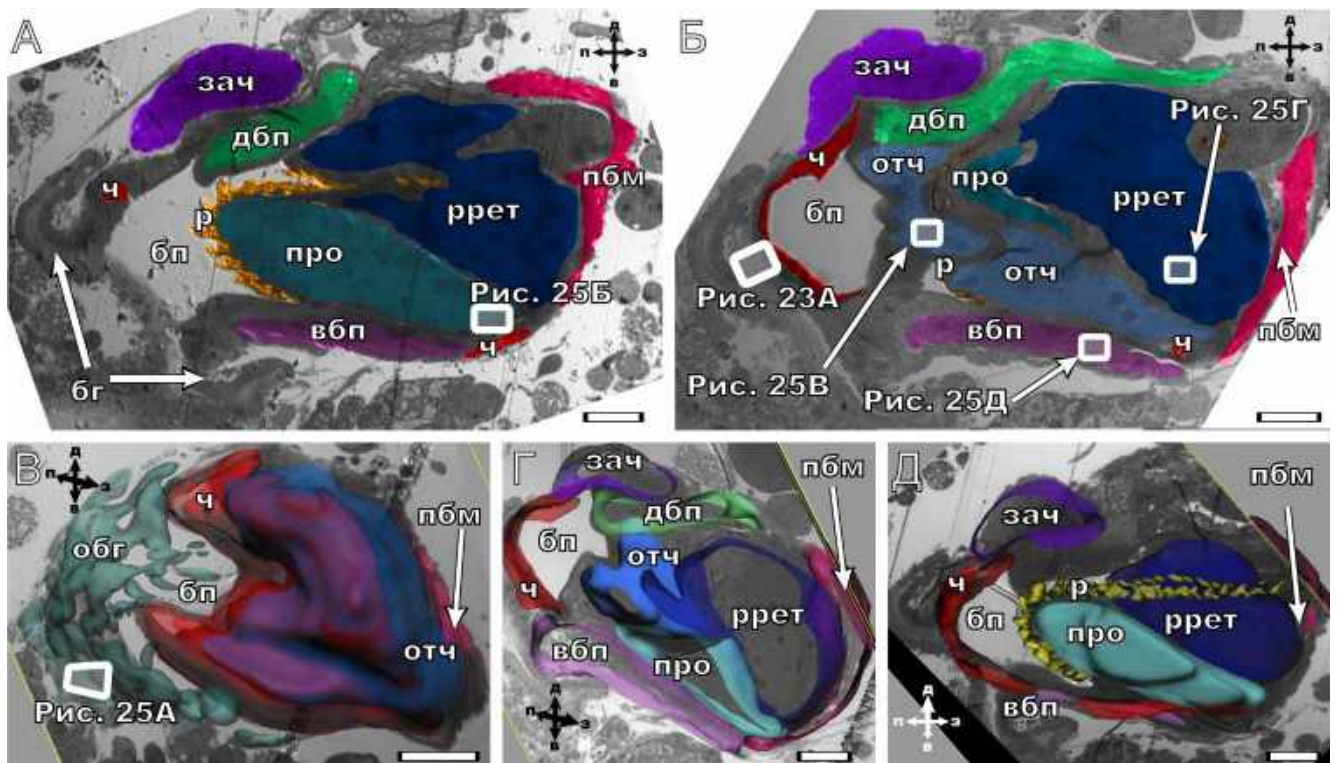


Рисунок 22. Общая морфология буккального комплекса органов *Eubranchius rurium*. А — сагиттальный срез в сагиттальной плоскости; Б — сагиттальный срез в медиальной плоскости; В — трехмерная реконструкция в сочетании с сагиттальным срезом у середины буккального комплекса органов, вид сбоку; Г — трехмерная реконструкция в сочетании с сагиттальным срезом у середины буккального комплекса органов; Д — трехмерная реконструкция в сочетании с медиальным срезом. Обозначения: бг — буккальные губы; бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; 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; ч — челюсть. Масштаб: А—Д — 20 мкм.

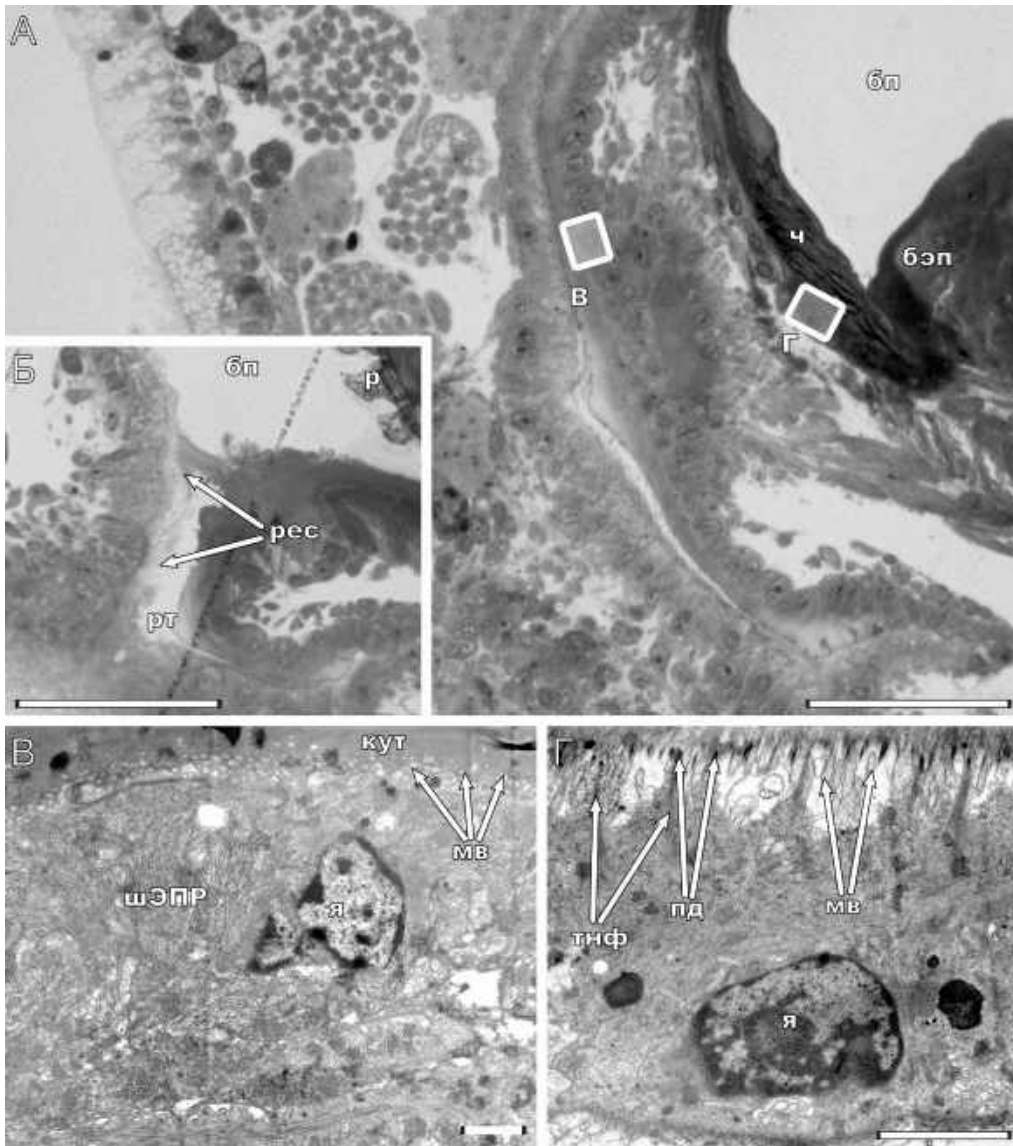


Рисунок 23. Детали строения буккального эпителия *Eubranchius rufium*. А — сагиттальный полутонкий срез через переднюю область буккального комплекса органов, рамки и буквы В и Г обозначают показывают места ультратонких срезов, изображенных на рисунках В и Г соответственно; Б — сагиттальный полутонкий срез через ротовую трубку; В — ультратонкий срез буккального эпителия и кутикулы. Г — ультратонкий срез буккального эпителия, прилегающего к челюстной пластинке. Обозначения: бп — буккальная полость; бэп — буккальный эпителий; кут — кутикула; мв — микровилли; пд — полудесмосомы; р — радула; рес — реснички; рт — ротовая трубка; тнф — тонофиламенты; ч — челюсть; шЭПР — шероховатый ЭПР; я — ядро. Масштаб: А, Б — 50 мкм; В — 1 мкм; Г — 2 мкм.

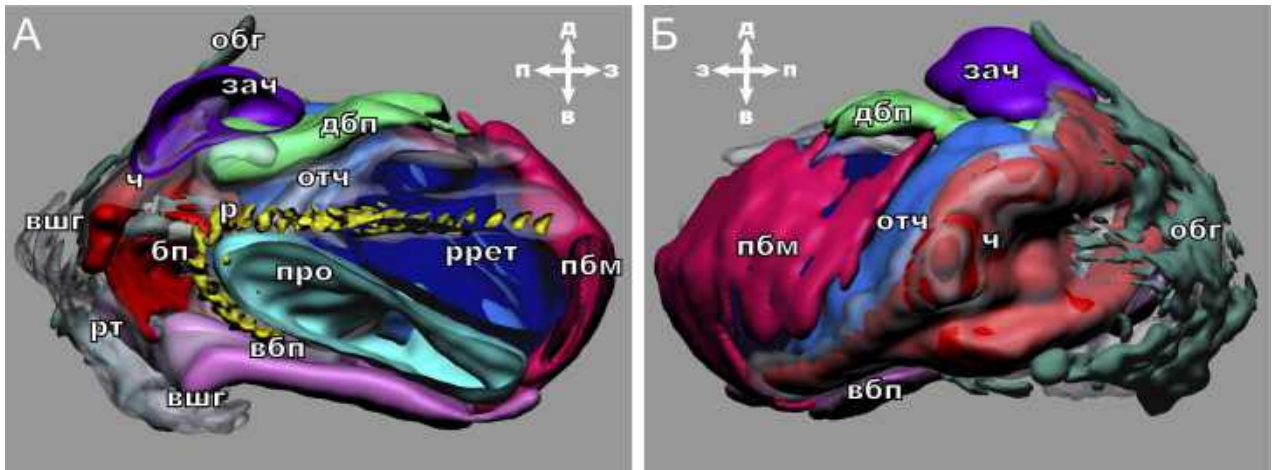


Рисунок 24. Трехмерная реконструкция мускулатуры правой половины буккального комплекса органов *Eubranchius rurium*. А — медиальный вид; Б — вид правой половины сбоку. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; вшг — внешняя губа; дбп — дорсальный буккальный протрактор; 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.

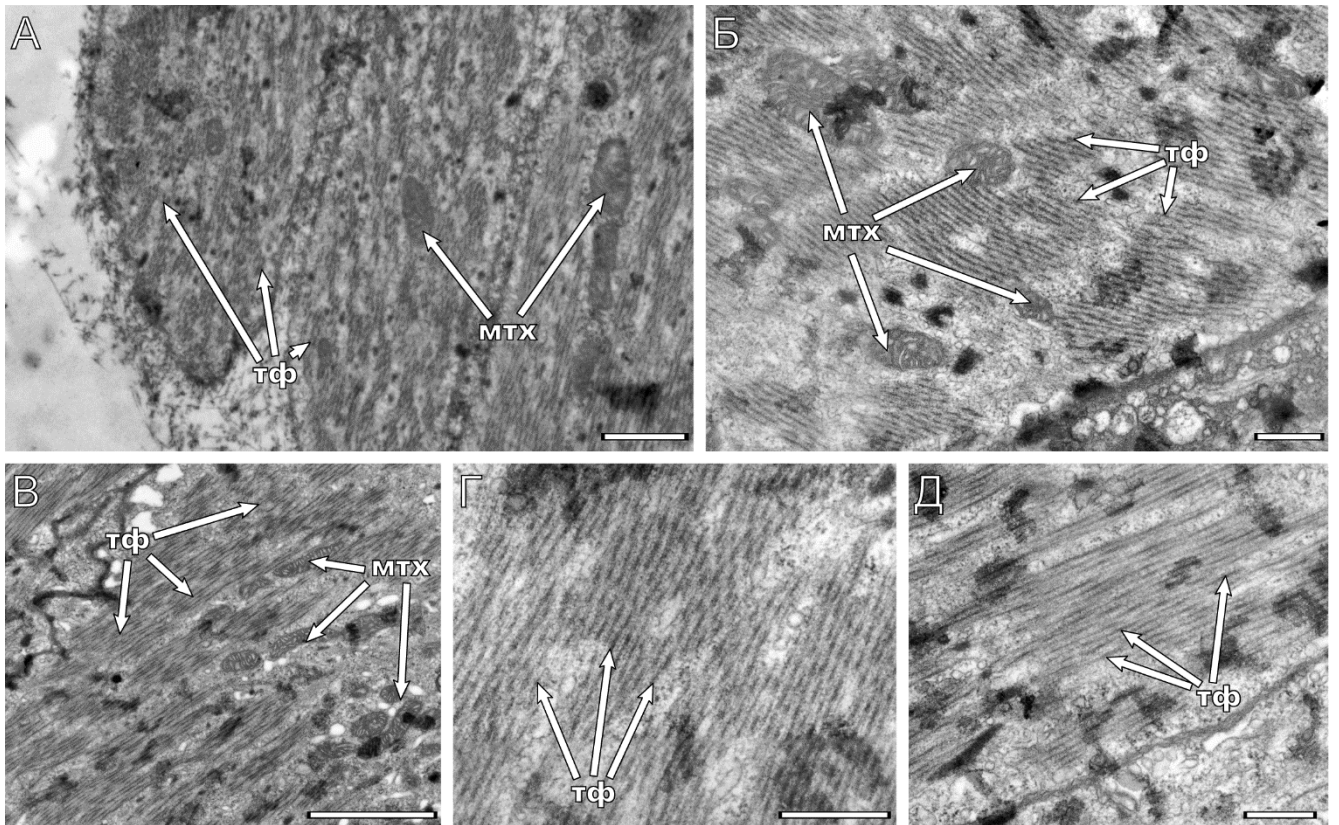


Рисунок 25. Тонкая морфология буккальной мускулатуры *Eubranchius rurium*. А — ультратонкое строение открывателя буккальных губ; Б — ультратонкое строение протрактора одонтофора; В — ультратонкое строение открывателя челюстей; Г — ультратонкое строение радулярного ретрактора; Д — ультратонкое строение вентрального буккального протрактора. Обозначения: мтх — митохондрии; тф — толстые филаменты. Масштаб: А, Б — 1 мкм; В — 2 мкм; Г, Д — 0,5 мкм.

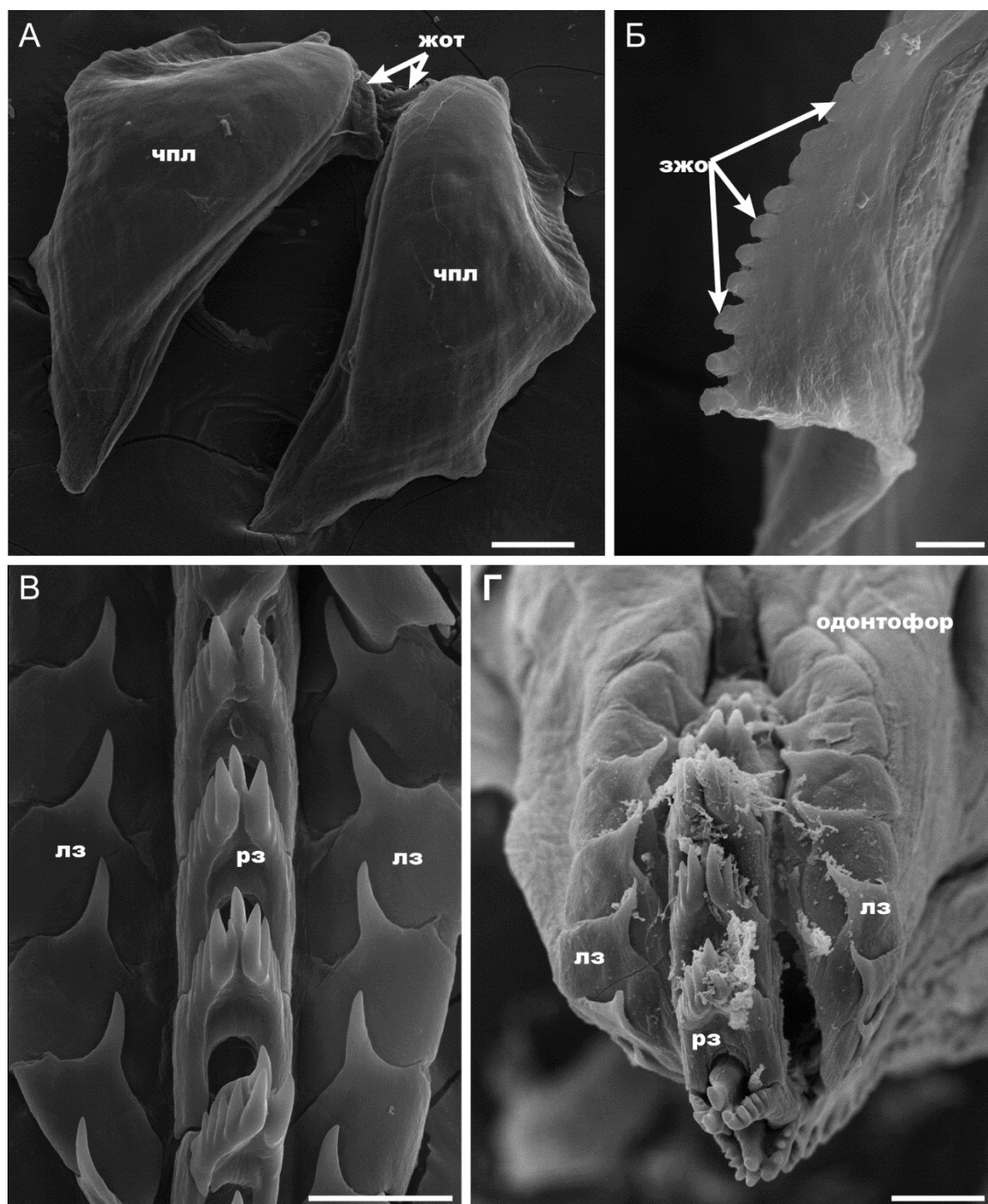


Рисунок 26. Буккальное вооружение *Eubranchius rurius*. А — общий вид челюстей; Б — жевательный отросток; В — радула в расправленном виде; Г — рабочая зона радулы. Обозначения: жот — жевательный отросток; эжо — зубчики; лз — латеральный зуб; рз — рахидальный зуб; чпл — челюстная пластинка. Масштаб: А — 100 мкм; Б — 10 мкм; В, Г — 30 мкм.

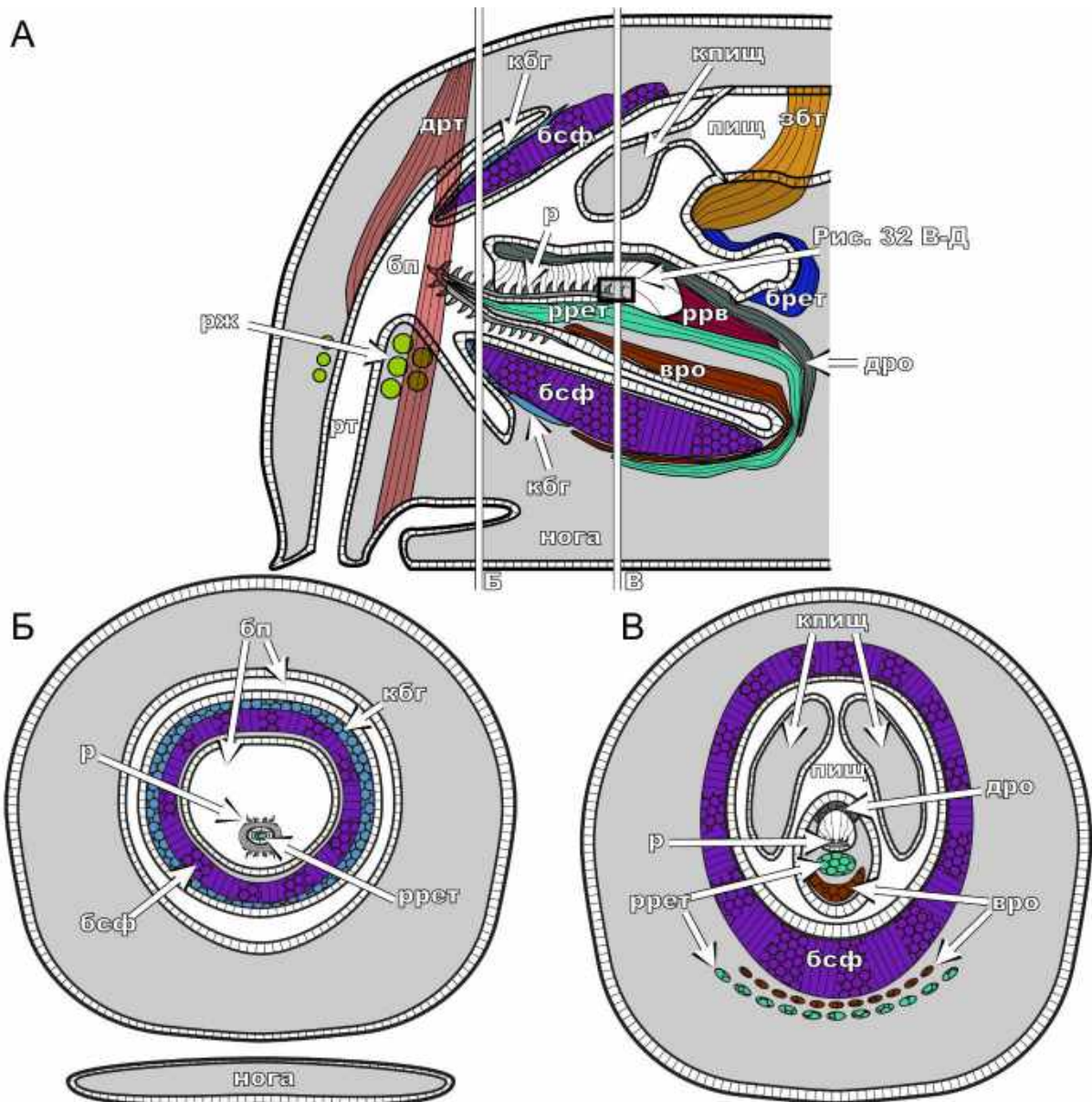


Рисунок 27. Схема строения буккального комплекса органов *Vaussiereia elegans*. А — сагиттальный срез; Б — поперечный срез в передней части буккального комплекса органов; В — поперечный срез в средней части буккального комплекса органов. Обозначения: бп — буккальная полость; брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; клищ — карман пищевода; пищ — пищевод; р — радула; рж — ротовая железа; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

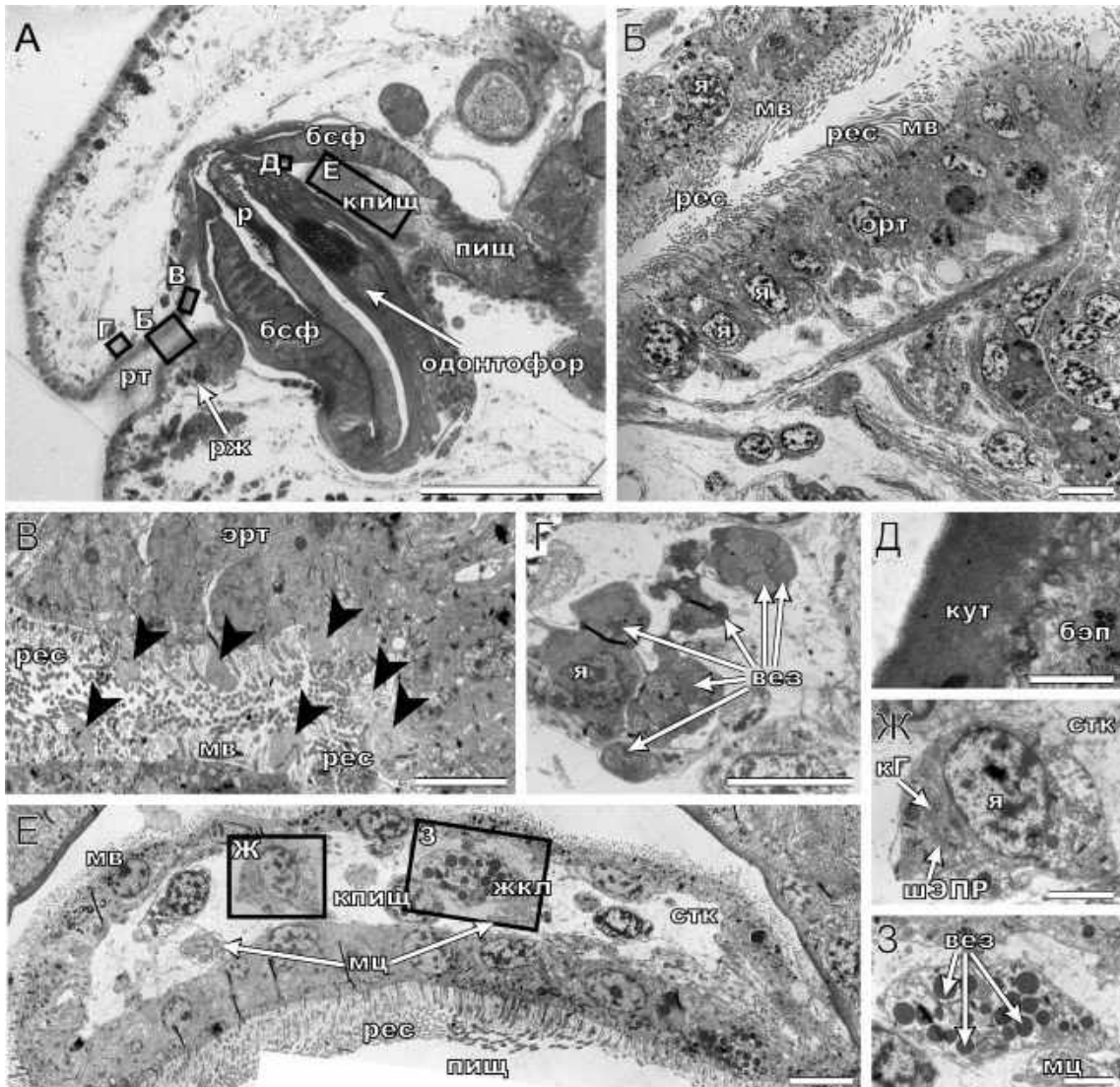


Рисунок 28. Тонкое строение буккальных эпителиев и желез *Vaussiereia elegans*. А — сагиттальный срез; Б — эпителий ротовой трубки; В — апикальная часть эпителия ротовой трубки; Г — субэпителиальная железа ротовой трубки; Д — буккальный эпителий; Е — карман пищевода; Ж, З — клетки кармана пищевода. Обозначения: бсф — буккальный сфинктер; бэп — буккальный эпителий; вез — везикулы; жкк — железистая клетка; кГ — комплекс Гольджи; кпищ — карман пищевода; кут — кутикула; мв — микровилли; мкк — мышечные клетки; киш — пищевод; р — радула; рес — реснички; рж — ротовая железа; рт — ротовая трубка; стк — соединительная ткань; шЭПР — шероховатый ЭПР; эрт — эпителий ротовой трубки; я — ядро. Масштаб: А — 200 мкм; Б, В, Г — 5 мкм; Д — 1 мкм; Е — 5 мкм; Ж, З — 2 мкм.

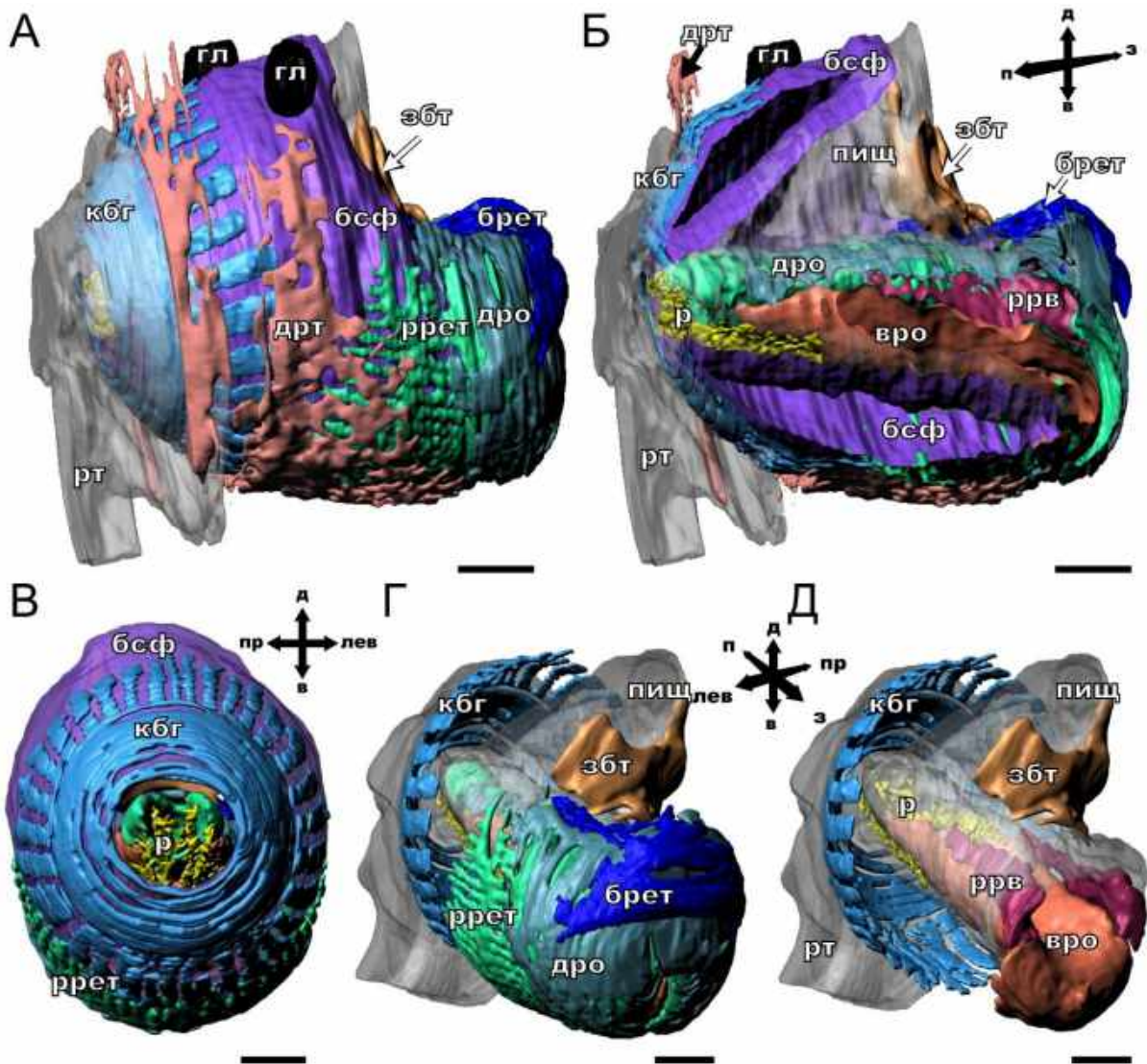


Рисунок 29. Трехмерная реконструкция буккальной мускулатуры *Vaussiereia elegans*. А — вид сбоку с внешней стороны; Б — медиальный вид; В — фронтальный вид; Г — вид сзади сбоку, буккальный сфинктер не показан; Д вид сзади сбоку, буккальный сфинктер и ретрактор радулы не показаны.

Обозначения: брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; vro — вентральный ретрактор одонтофора; гл — глаз; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; киш — пищевод; р — радула; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка. Масштаб: А—Д — 50 мкм.

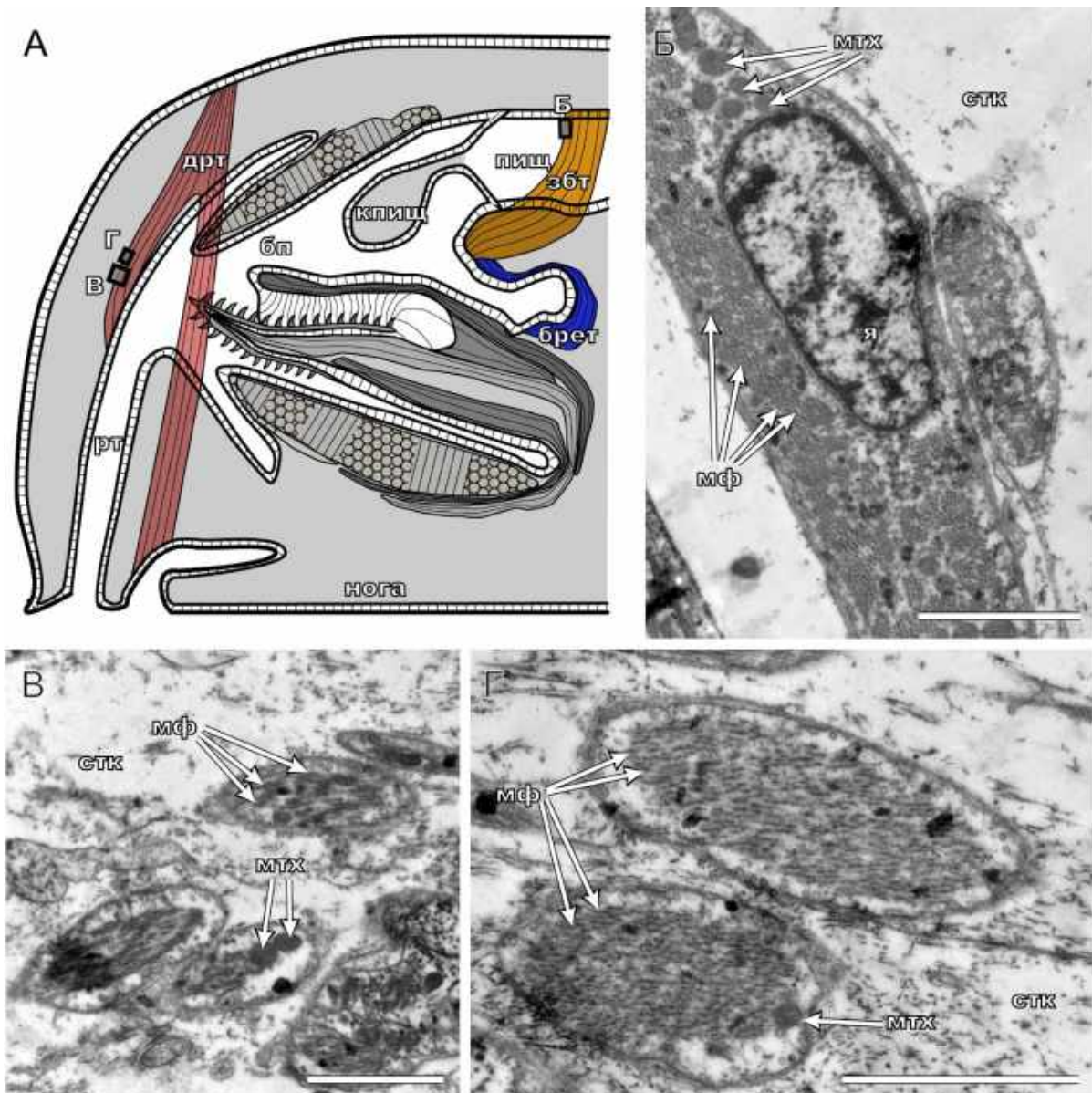


Рисунок 30. Тонкая морфология внешней буккальной мускулатуры *Vaussierea elegans*. А — схема строения буккального комплекса органов; рамки и буквы Б—Г маркируют участки ультратонких срезов, показанных на рисунках Б—Г; Б — тонкая морфология заднего буккального тензора, ТЭМ; В — тонкая морфология дилататора ротовой трубки, ТЭМ; Г — тонкая морфология дилататора ротовой трубки, ТЭМ.

Обозначения: бп — буккальная полость; брет — буккальный ретрактор; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кпищ — карман пищевода; мтх — митохондрии; мф — миофибриллы; пищ — пищевод; рт — ротовая трубка; стк — соединительная ткань; я — ядро. Масштаб: Б—Г — 2 мкм.

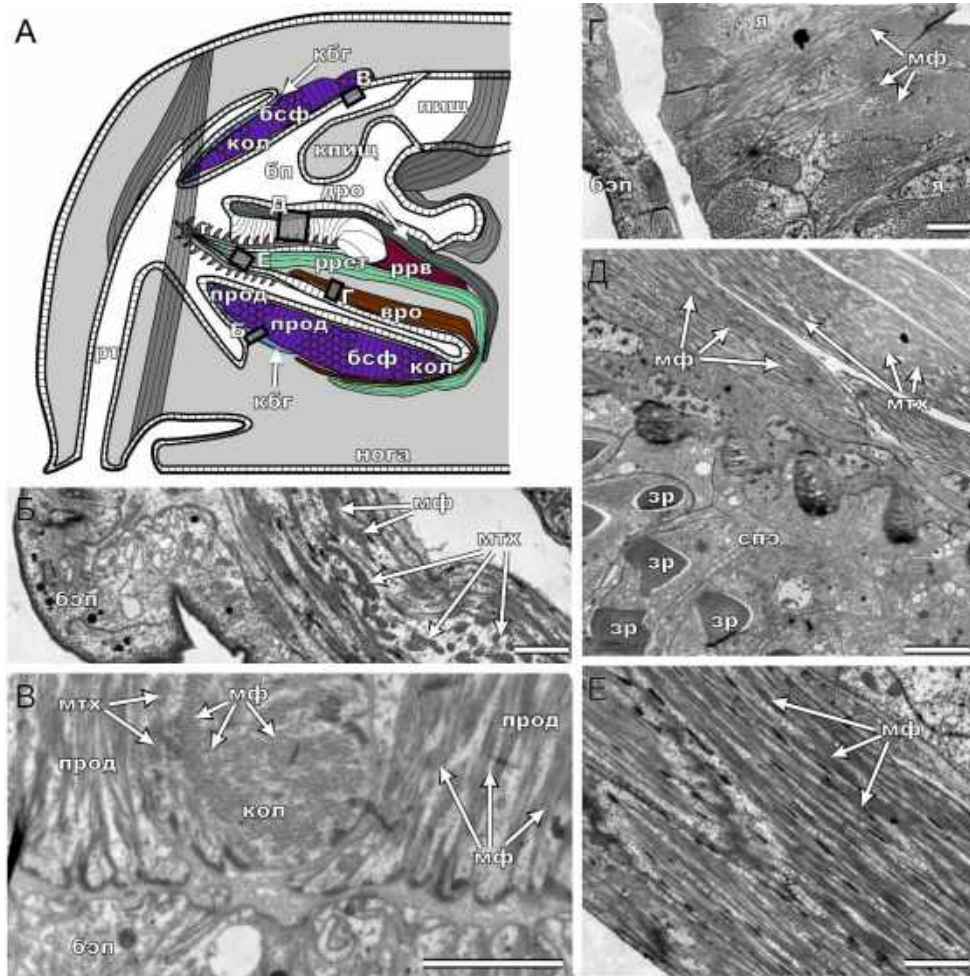


Рисунок 31. Тонкая морфология внутренней буккальной мускулатуры *Vaussiereia elegans*. А — схема строения буккального комплекса органов; рамки и буквы Б—Е маркируют участки ультратонких срезов, показанных на рисунках Б—Е; Б — тонкая морфология констриктора буккальных губ, ТЭМ; В — тонкая морфология буккального сфинктера, ТЭМ; Г — тонкая морфология вентрального ретрактора одонтофора, ТЭМ; Д — тонкая морфология дорсального ретрактора одонтофора, ТЭМ; Е — тонкая морфология ретрактора радулы, ТЭМ. Обозначения: бп — буккальная полость; бсф — буккальный сфинктер; бэп — буккальный эпителий; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; зр — зуб радулы; кбг — констриктор буккальных губ; кол — участок кольцевой мускулатуры; кпищ — карман пищевода; мтх — митохондрии; мф — миофибриллы; пищ — пищевод; прод — участок продольной мускулатуры; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; спэ — супрарадулярный эпителий; я — ядро. Масштаб: Б—Е — 2 мкм.

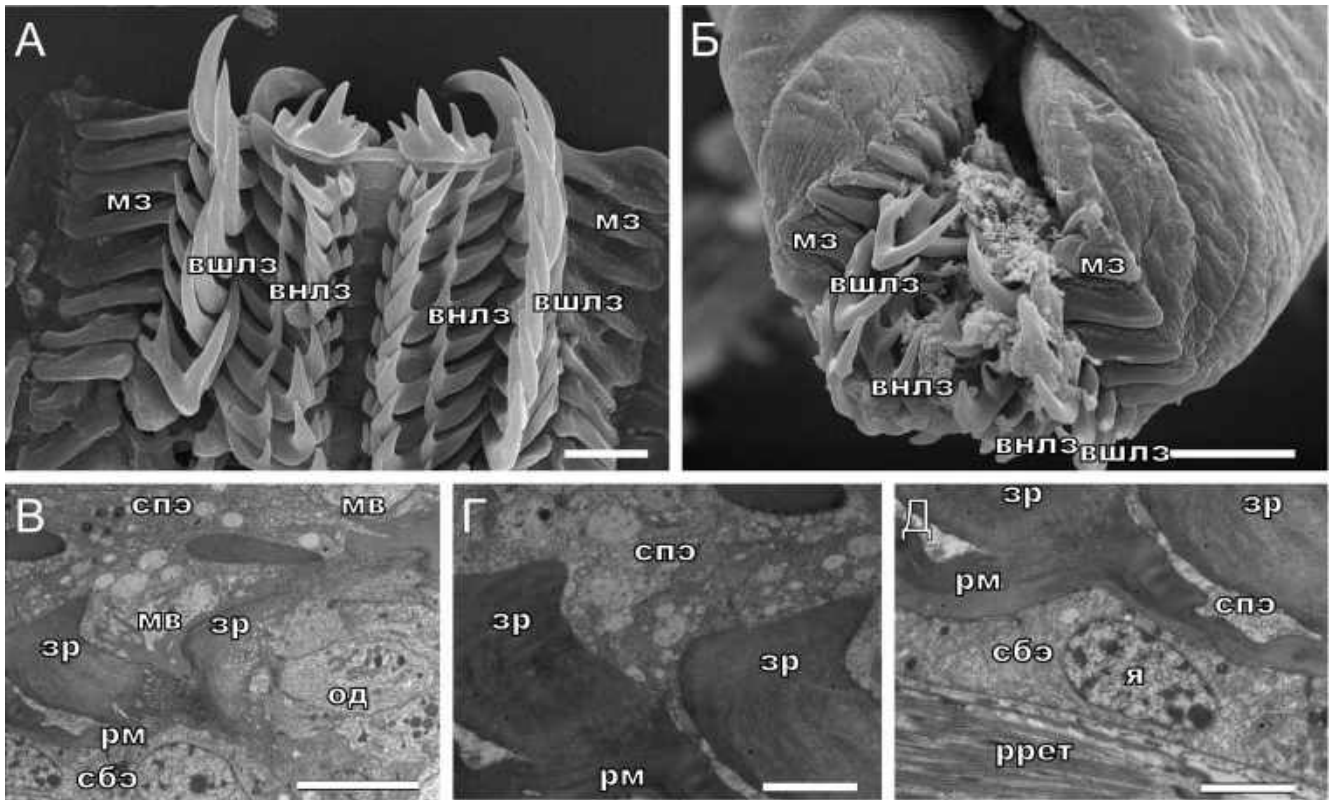


Рисунок 32. Морфология радулы *Vaussiereia elegans*. А — радула в расправленном виде; Б — рабочая зона радулы. Обозначения: внлз — внутренний латеральный зуб; вслз — внешний латеральный зуб; зр — зуб радулы; мв — микровилли; мз — маргинальный зуб; од — одонтобласт; рз — рахидальный зуб; рм — радулярная мембрана; ррет — ретрактор радулы; сбэ — субрадулярный эпителий; спэ — супрарадулярный эпителий; я — ядро. Масштаб: А — 10 мкм; В — 20 мкм.

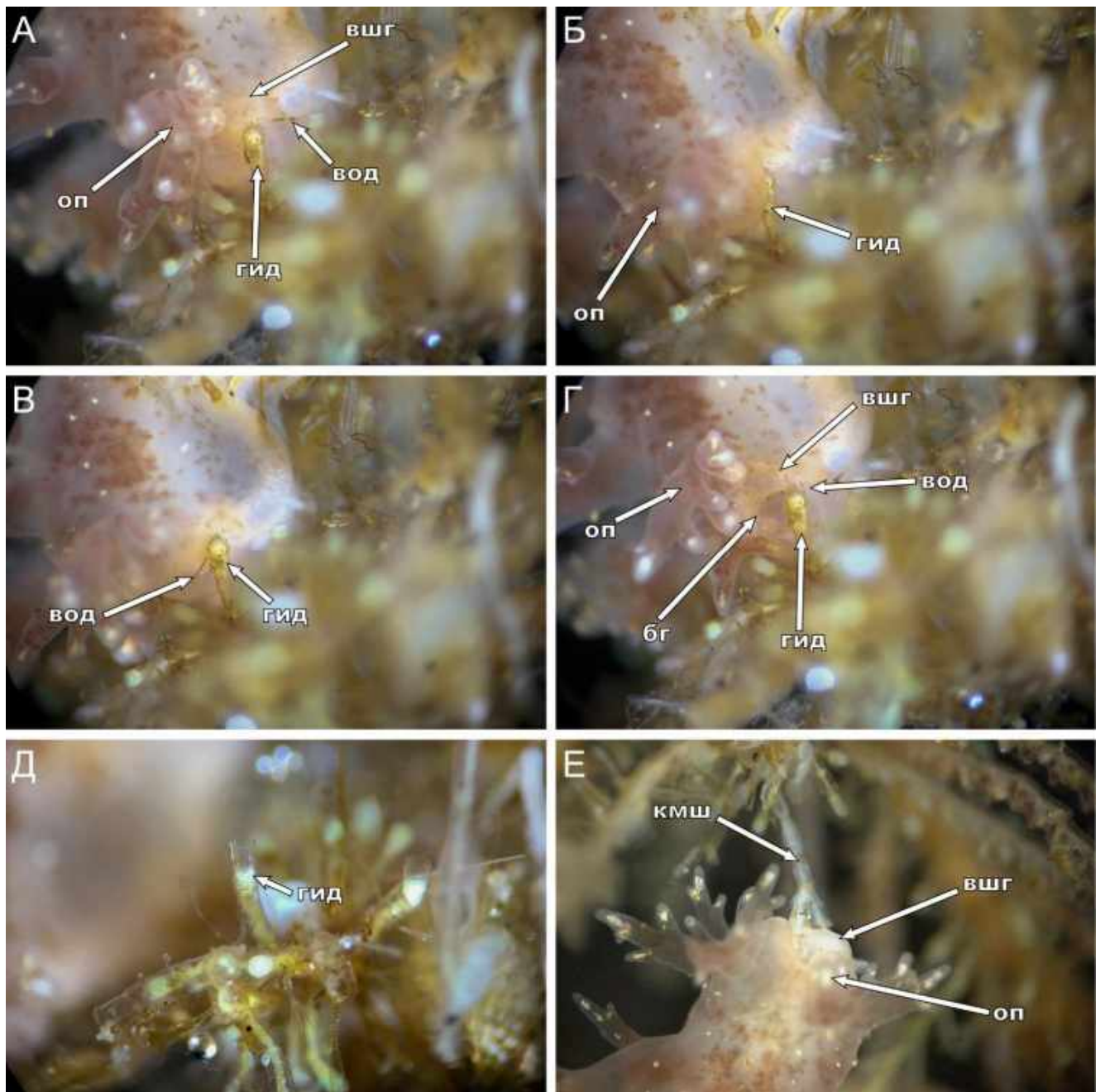


Рисунок 33. Процесс питания *Dendronotus frondosus*, макрофотографии. А — ощупывание субстрата с помощью орального паруса. Б — охватывание гидранта внешней губой; Б — буккальный комплекс органов напротив сайта сверления, внешние губы открыты, буккальные губы закрыты; В, Г — захват обрастания (водорослей) с поверхности колонии; Д — нетронутый гидрант, очищенная гидротека после того, как моллюск соскреб обрастания; Е — соскребание обрастаний с поверхности колонии мшанки *Eucratea loricata* (Linnaeus, 1758). Обозначения: бг — буккальные губы; вод — водоросли; вшг — внешняя губа; гид — гидрант; кмш — колония мшанки; оп — оральный парус.

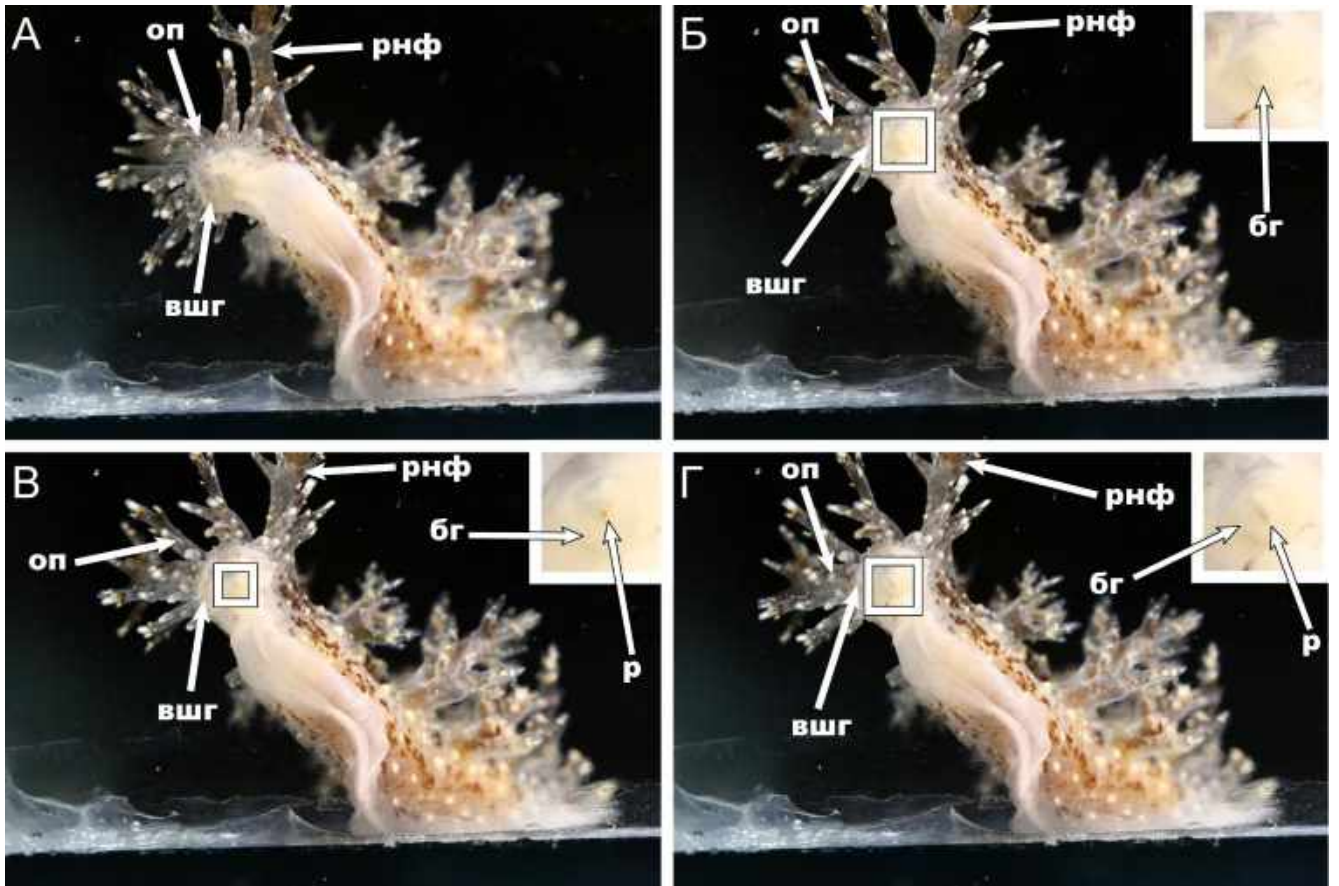


Рисунок 34. Скребущие движения радулы *Dendronotus frondosus*, макрофотографии. А — выбор участка соскребания. Б—Г — процесс соскребывания, в квадратных рамках в правом верхнем углу показано ротовое отверстие крупным планом; Б — буккальный комплекс органов напротив сайта сверления, внешние губы открыты, буккальные губы закрыты; В — буккальные губы открыты, радула выдвинута, зубы радулы соприкасаются с субстратом; Г — буккальные губы открыты, радула отодвигается назад. Обозначения: бг — буккальные губы; вшг — внешняя губа; оп — оральные парусы; р — радула; рнф — ринофор.

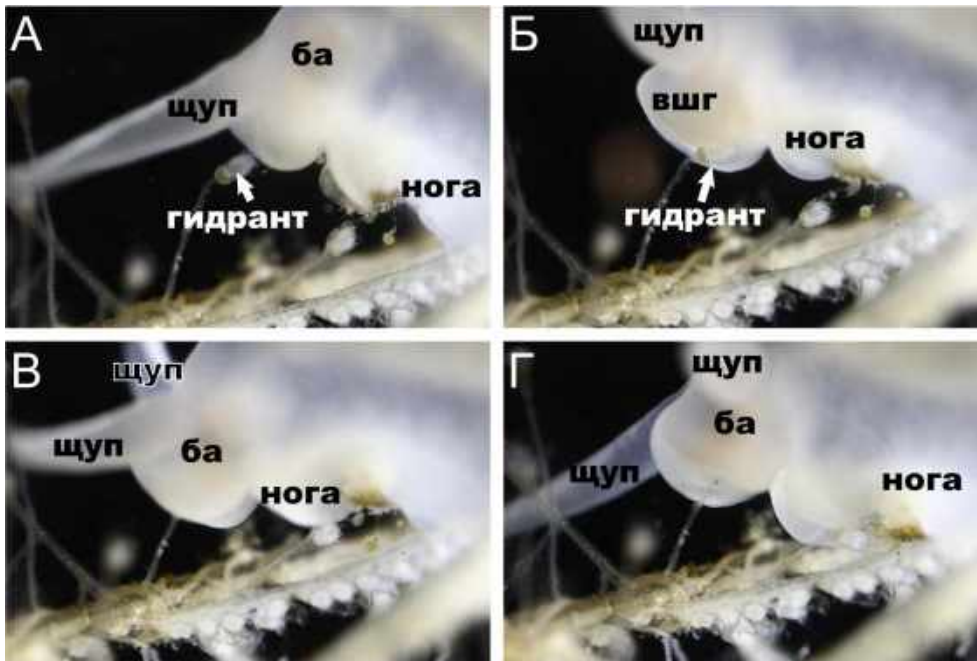


Рисунок 35. Процесс питания *Coryphella verrucosa*, макрофотографии. А — распознавание пищи (Время: 0 с); Б — захват пищи, моллюск засасывает полипа (Время: 13 с); В — измельчение полипа внутри буккальной полости (Время: 17 с); Г — окончание процесса питания, полип полностью потреблен (Время: 26 с).

Обозначения: ба — буккальный аппарат; вшг — внешняя губа; щуп — щупальце.

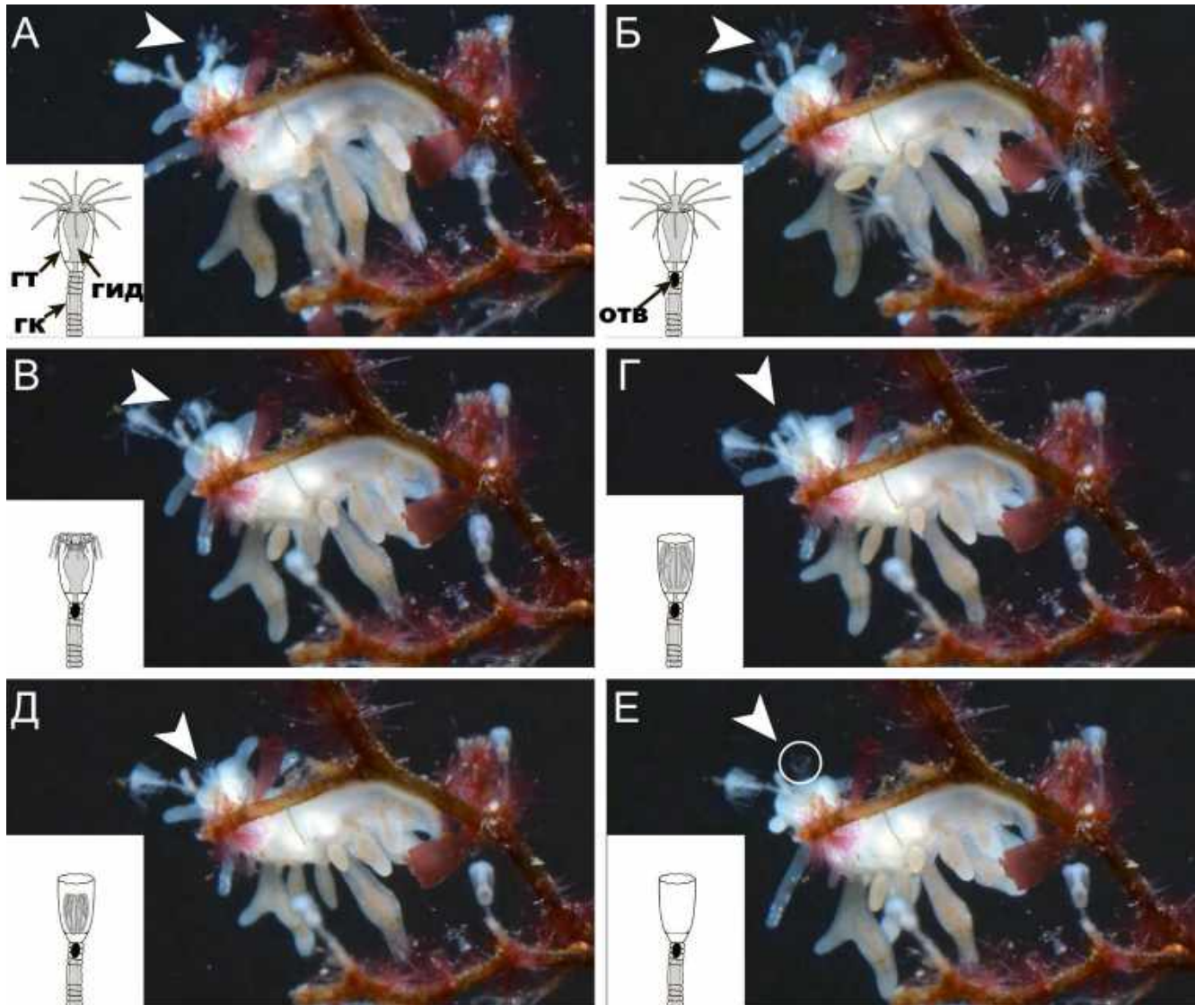


Рисунок 36. Процесс питания *Eubranchius rupertus*. На каждом рисунке представлено схематическое изображение гидроидного полипа. А — обнаружение добычи (Время: 0 мин); Б — просверливание отверстия в перисарке (6 мин); В—Д — всасывание гидранта (Длительность: 15 минут; 21 минута съемки); Е — окончание процесса питания, указателем стрелки обозначена добыча, кругом обведена пустая гидротека (Время: 24 мин). Обозначения: гид — гидрант; гк — гидрокаулюс; гт — гидротека.

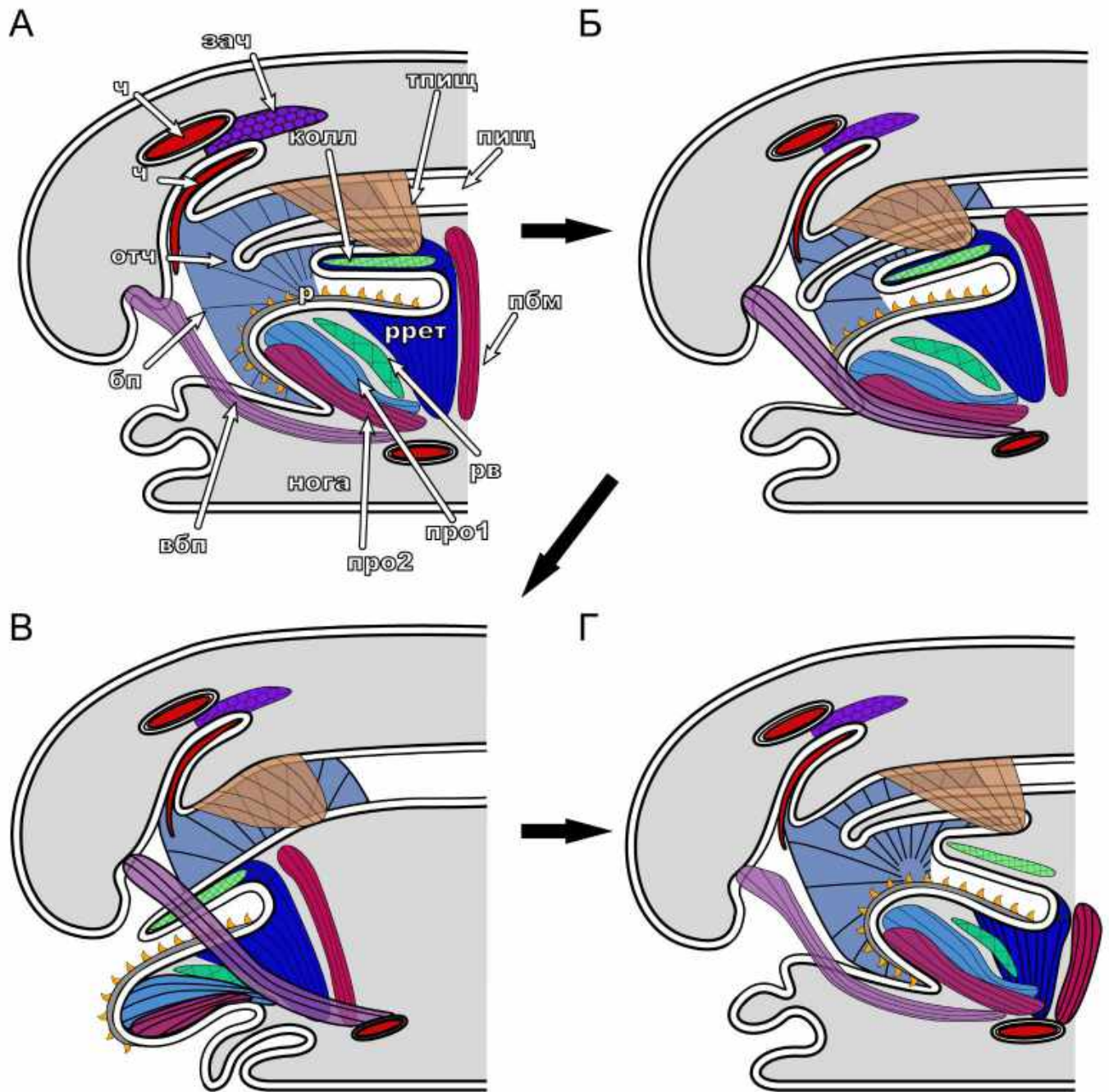


Рисунок 37. Процесс питания *Dendronotus frondosus* до стадии проглатывания пищи, вид сбоку.

Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; иотч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про1 — протрактор одонтофора 1; про2 — протрактор одонтофора 2; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; ч — челюсть.

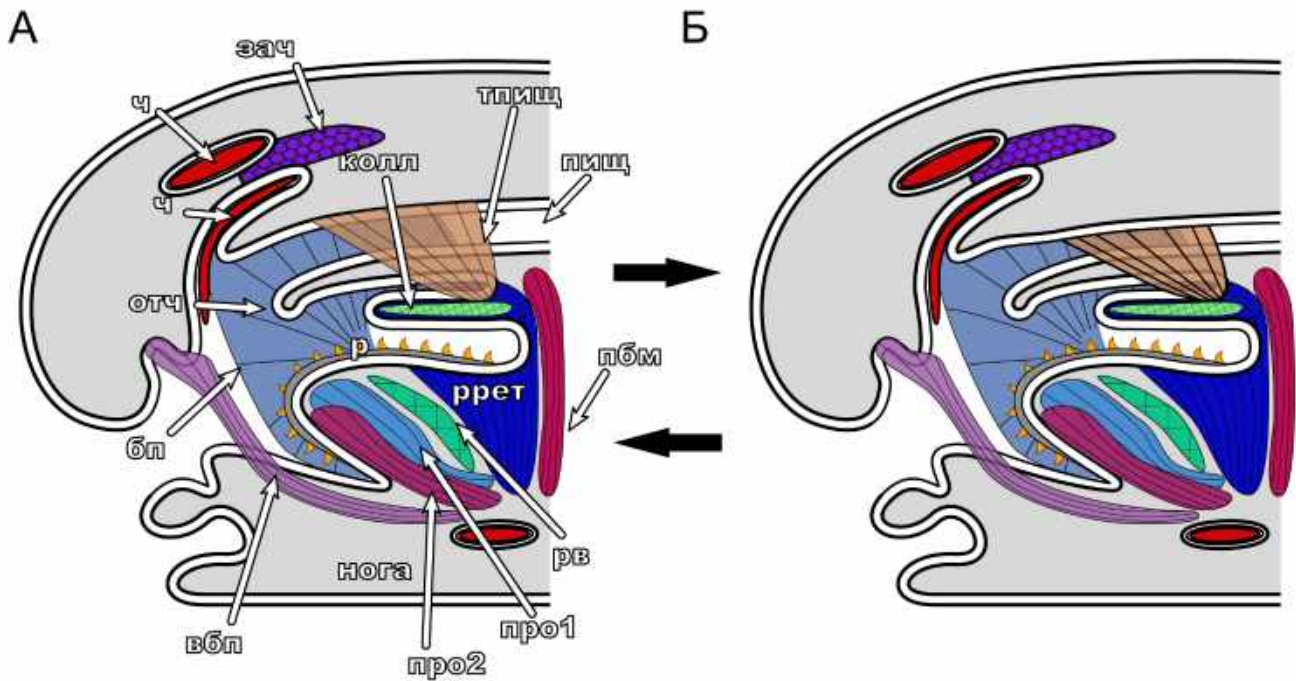


Рисунок 38. Процесс питания *Dendronotus frondosus*, вид сбоку. Проглатывание пищи. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — вентральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про1 — протрактор одонтофора 1; про2 — протрактор одонтофора 2; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; ч — челюсть.

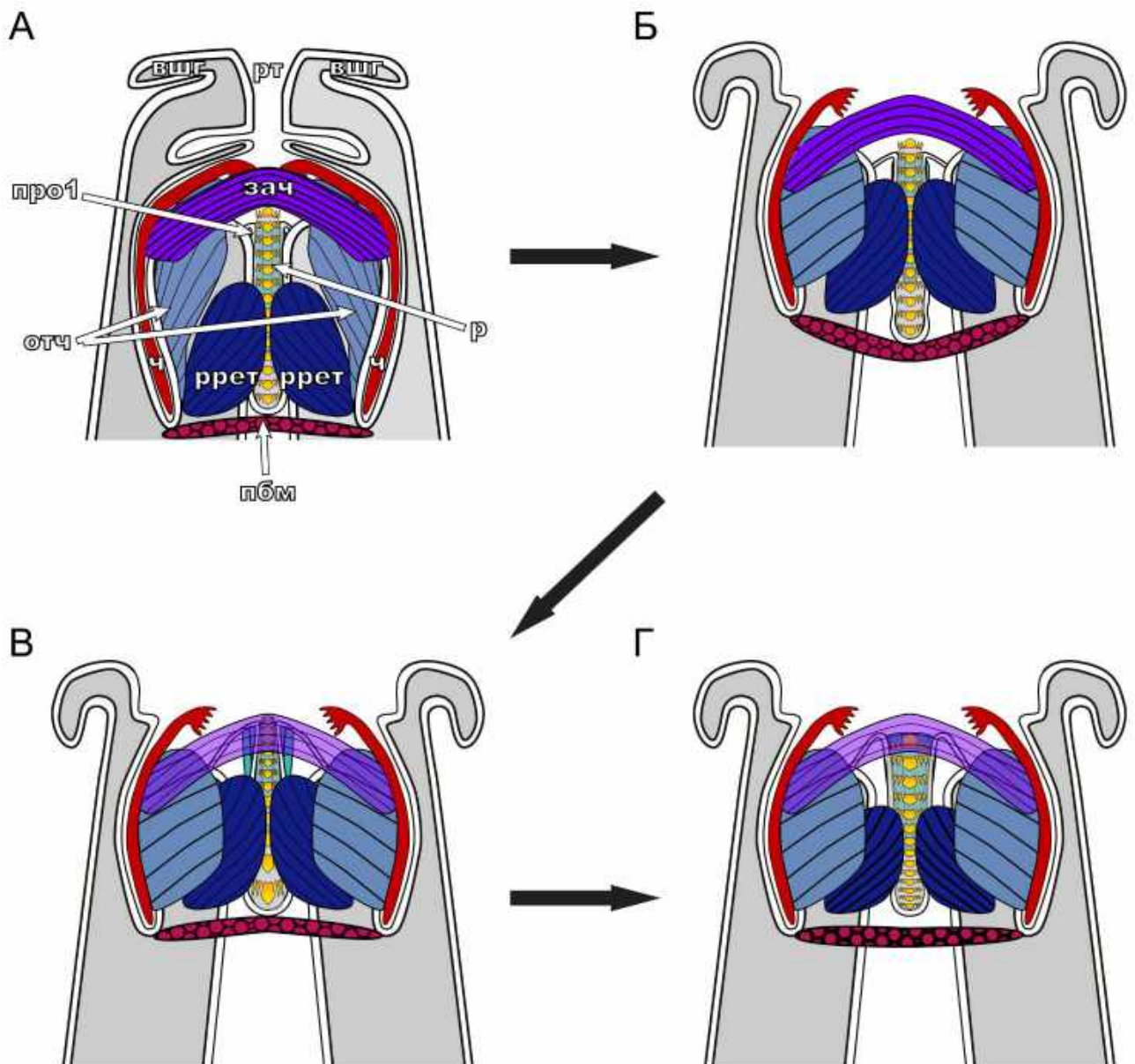


Рисунок 39. Процесс питания *Dendronotus frondosus* до стадии проглатывания пищи, вид сверху, дорсальные отростки челюстей, протрактор одонтофора 2 и ventральный буккальный протрактор не показаны. Обозначения: бп — буккальная полость; вбп — ventральный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; колл — коллостиль; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про1 — протрактор одонтофора 1; р — радула; рв — радулярный валик; ррет — ретрактор радулы; тпищ — тензор пищевода; ч — челюсть.

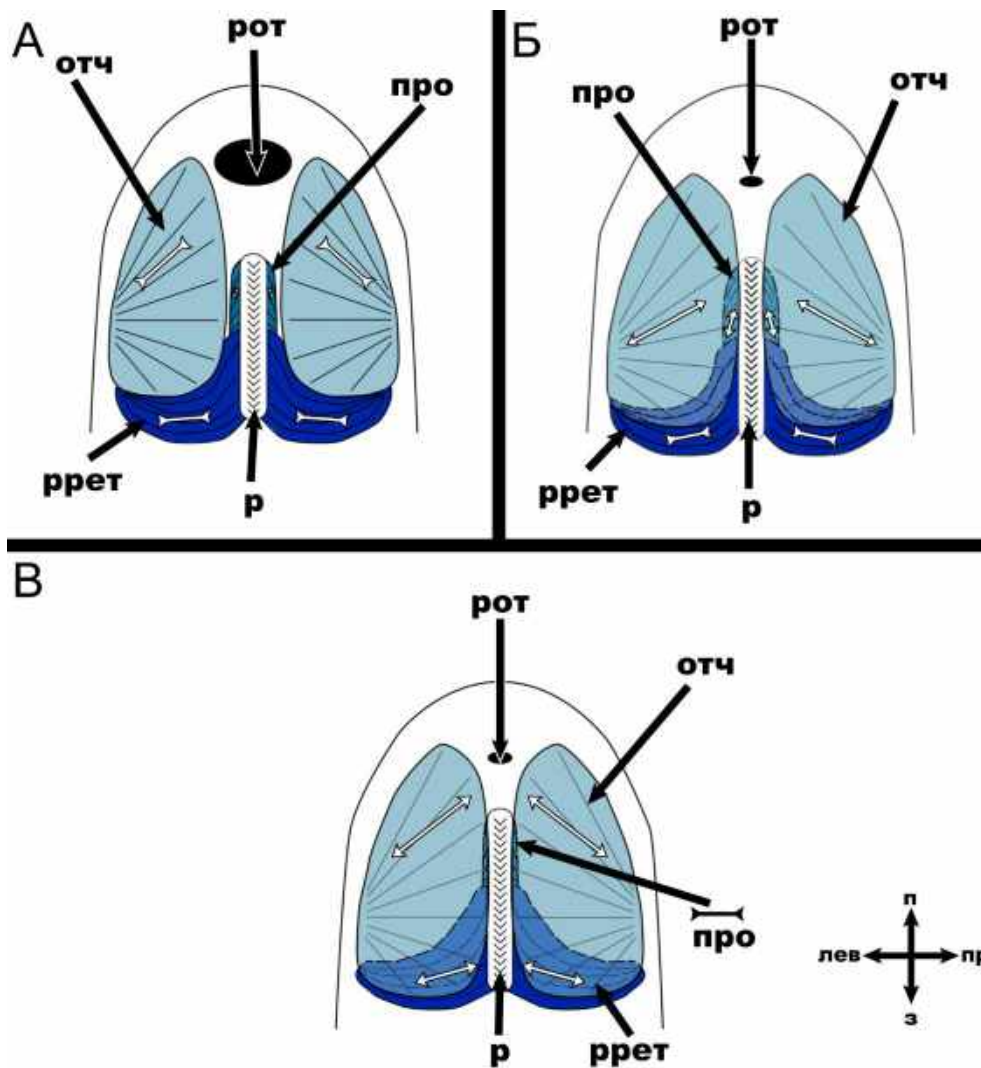


Рисунок 40. Схема основных стадий процесса питания *Coryphella verrucosa*, фронтальный вид. А — захват пищи; Б, В — движение мускулатуры во время измельчения полипа в буккальной полости. Белые стрелки наружу и внутрь показывают расслабление и сокращение мышц соответственно.

Обозначения: отч — открыватели челюстей; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы.

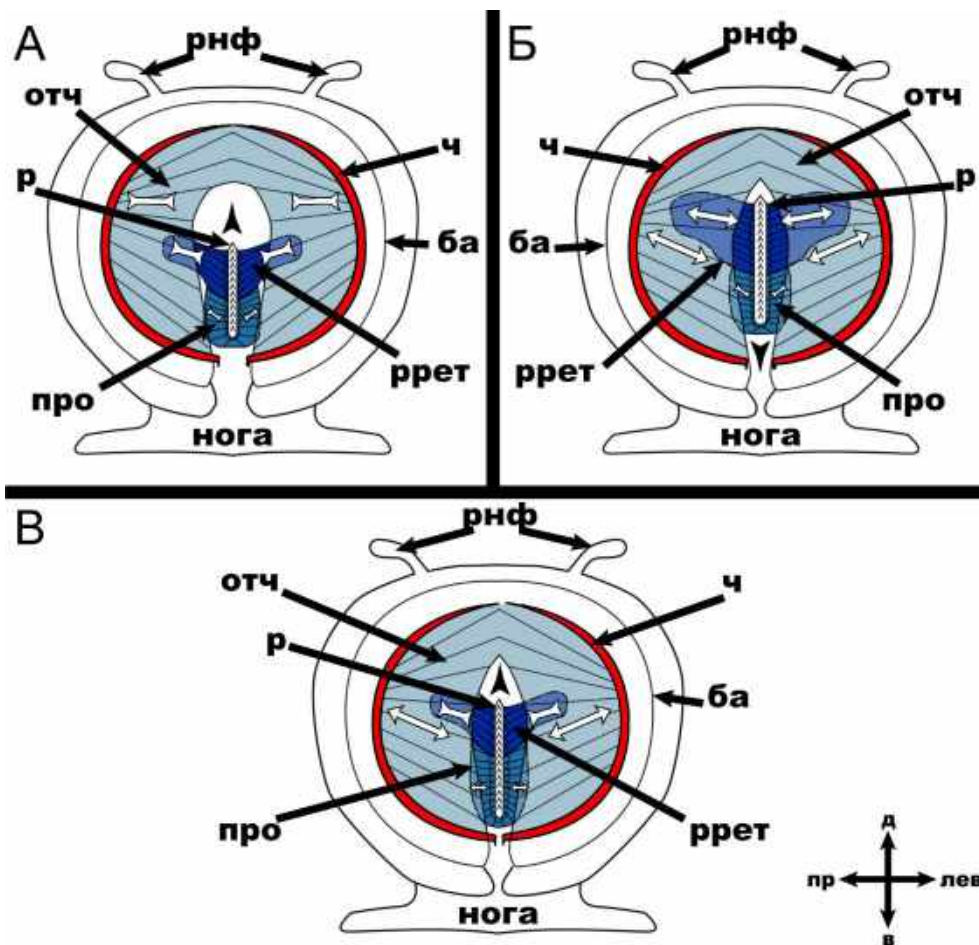


Рисунок 41. Схема основных стадий процесса питания *Coryphella verrucosa*, поперечный вид. А — захват пищи; Б, В — движение мускулатуры во время измельчения полипа в буккальной полости. Белые стрелки наружу и внутрь показывают расслабление и сокращение мышц соответственно; указатели стрелок показывают движения радулы и одонтофора. Обозначения: ба — буккальный аппарат; отч — открыватели челюстей; про — протрактор одонтофора; р — радула; рнф — ринофоры; ррет — ретрактор радулы; ч — челюсть.

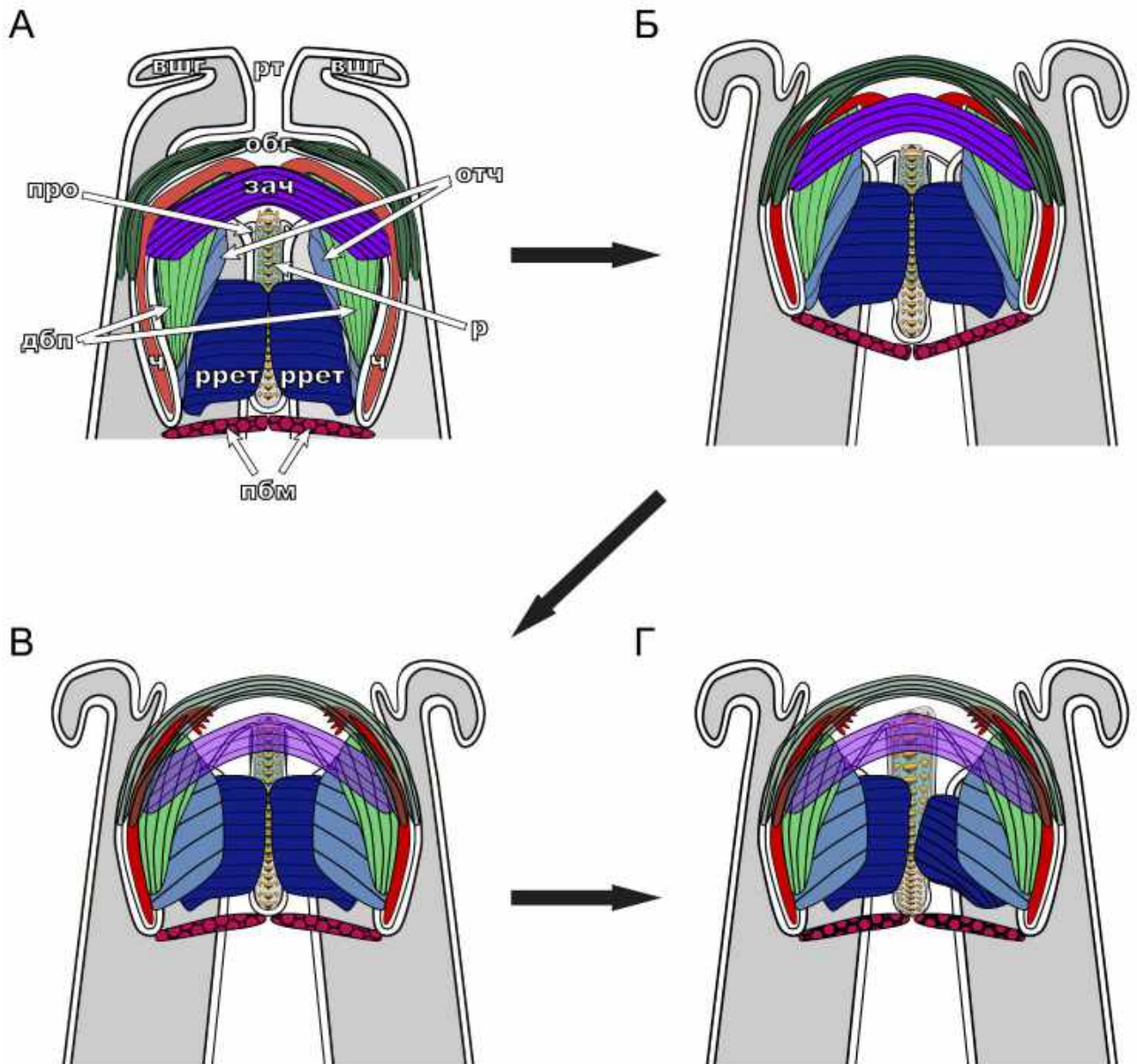


Рисунок 42. Стадии процесса питания *Eubranchius rufium* от открывания рта до начала сверления, вид сверху, начало сверху слева. Обозначения: вшг — внешние губы; дбп — дорсальный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; збт — задний буккальный тензор; обг — открыватель буккальных губ; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; ч — челюсть.

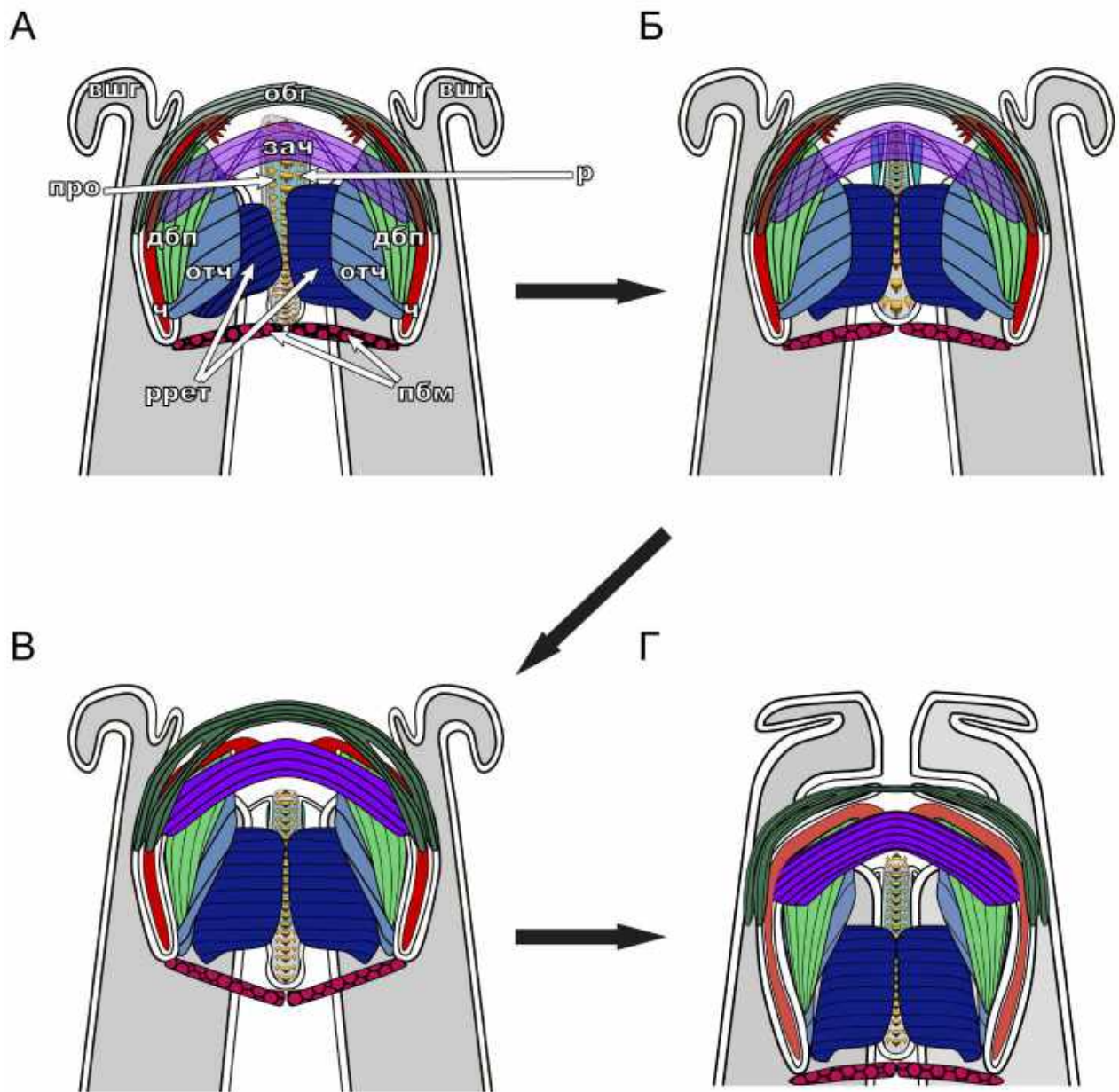


Рисунок 43. Стадии процесса питания *Eubranchius rurius* от сверления до закрывания рта, вид сверху, начало сверху слева. Обозначения: вшг — внешние губы; дбп — дорсальный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; збт — задний буккальный тензор; обг — открыватель буккальных губ; отч — открыватель челюстей; пбм — поверхностная буккальная мышца; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; ч — челюсть.

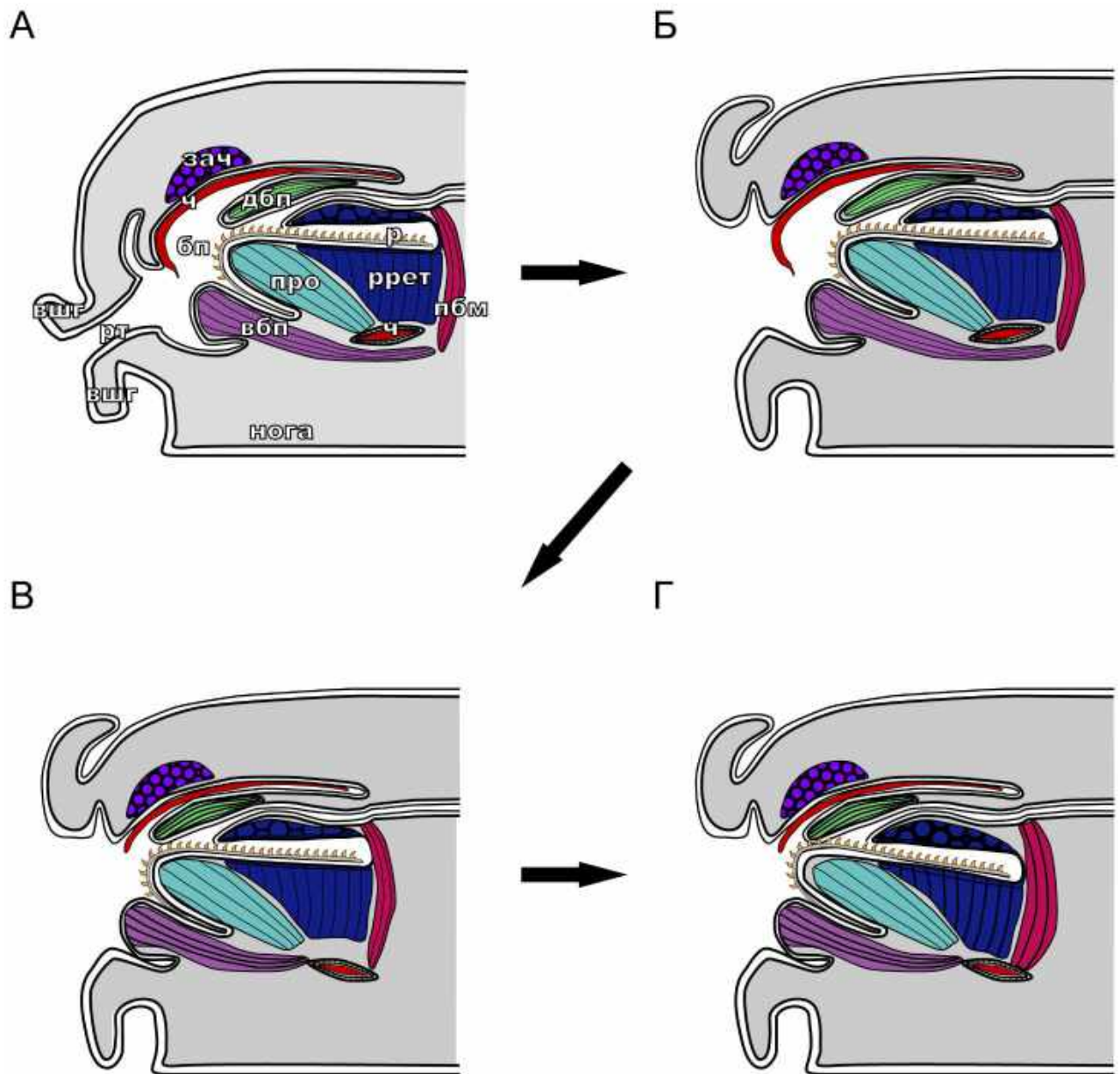


Рисунок 44. Стадии процесса питания *Eubranchius rurium* от открывания рта до начала сверления, вид сбоку, начало сверху слева. Обозначения: бп — буккальная полость; вшг — внешние губы; дбп — дорсальный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; збт — задний буккальный тензор; обг — открыватель буккальных губ; пбм — поверхностная буккальная мышца; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; ч — челюсть.

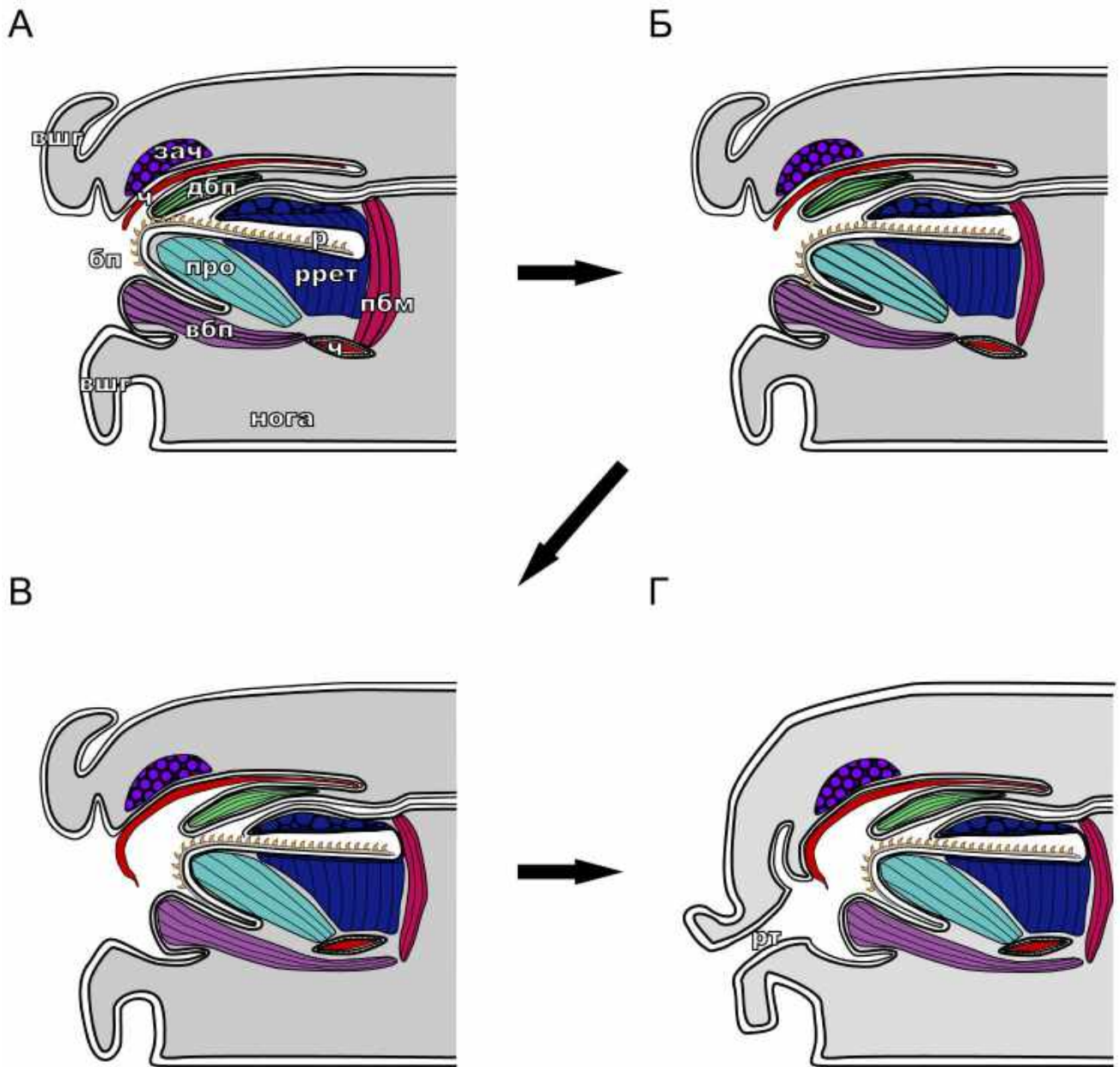


Рисунок 45. Стадии процесса питания *Eubranchius rufium* от сверления до закрывания рта, вид сбоку, начало сверху слева. Обозначения: бп — буккальная полость; вшг — внешние губы; дбп — дорсальный буккальный протрактор; зач — закрыватель челюстей; збт — задний буккальный тензор; обг — открыватель буккальных губ; пбм — поверхностная буккальная мышца; про — протрактор одонтофора; р — радула; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка; ч — челюсть.

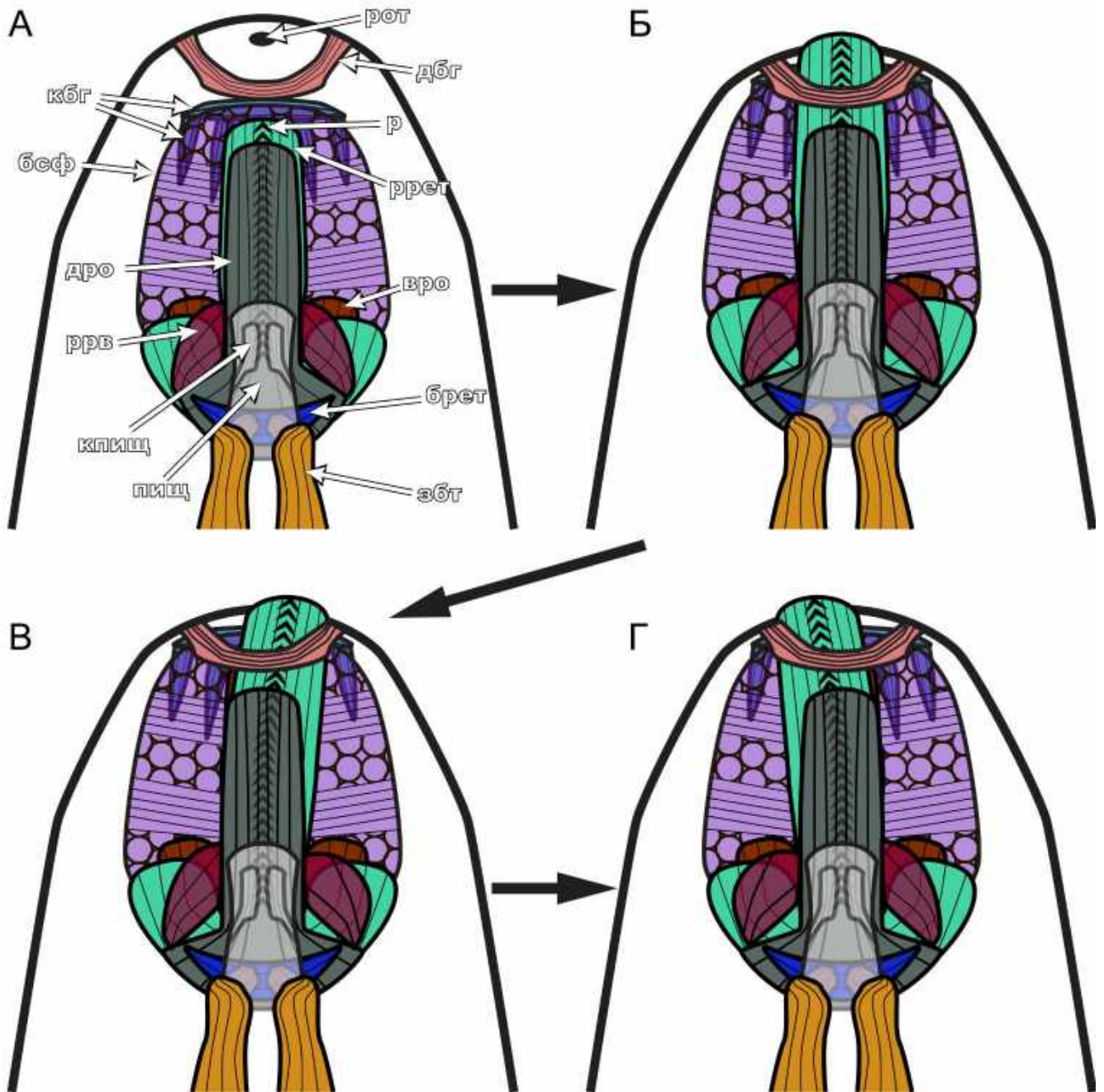


Рисунок 46. Механизм питания *Vaussierea elegans*, стадия сверления, вид сверху. Обозначения: брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; кпищ — карман пищевода; пищ — пищевод; р — радула; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

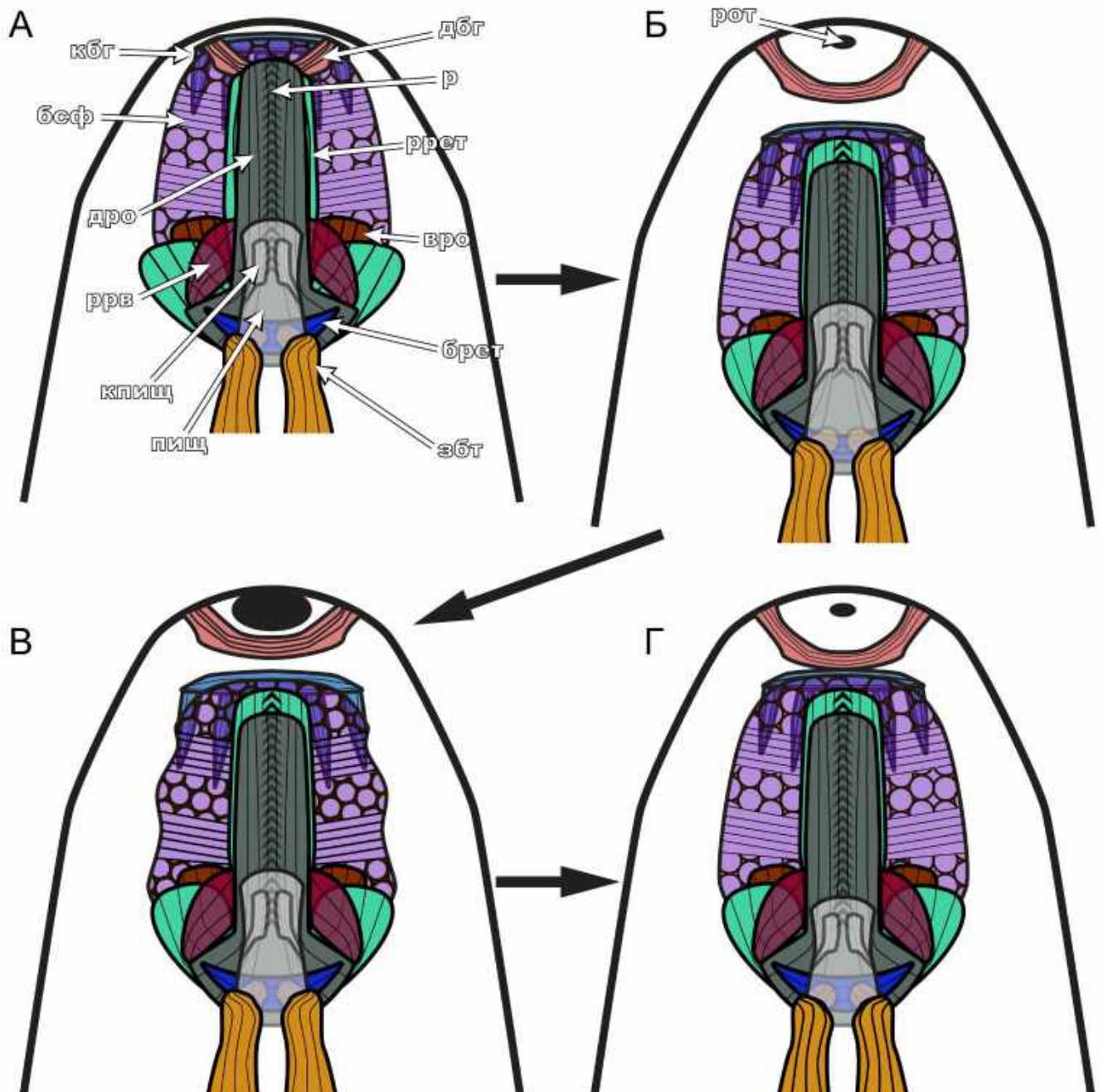


Рисунок 47. Механизм питания *Vaussiereia elegans*, стадия заглатывания, вид сверху. Обозначения: брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; клищ — карман пищевода; пищ — пищевод; р — радула; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

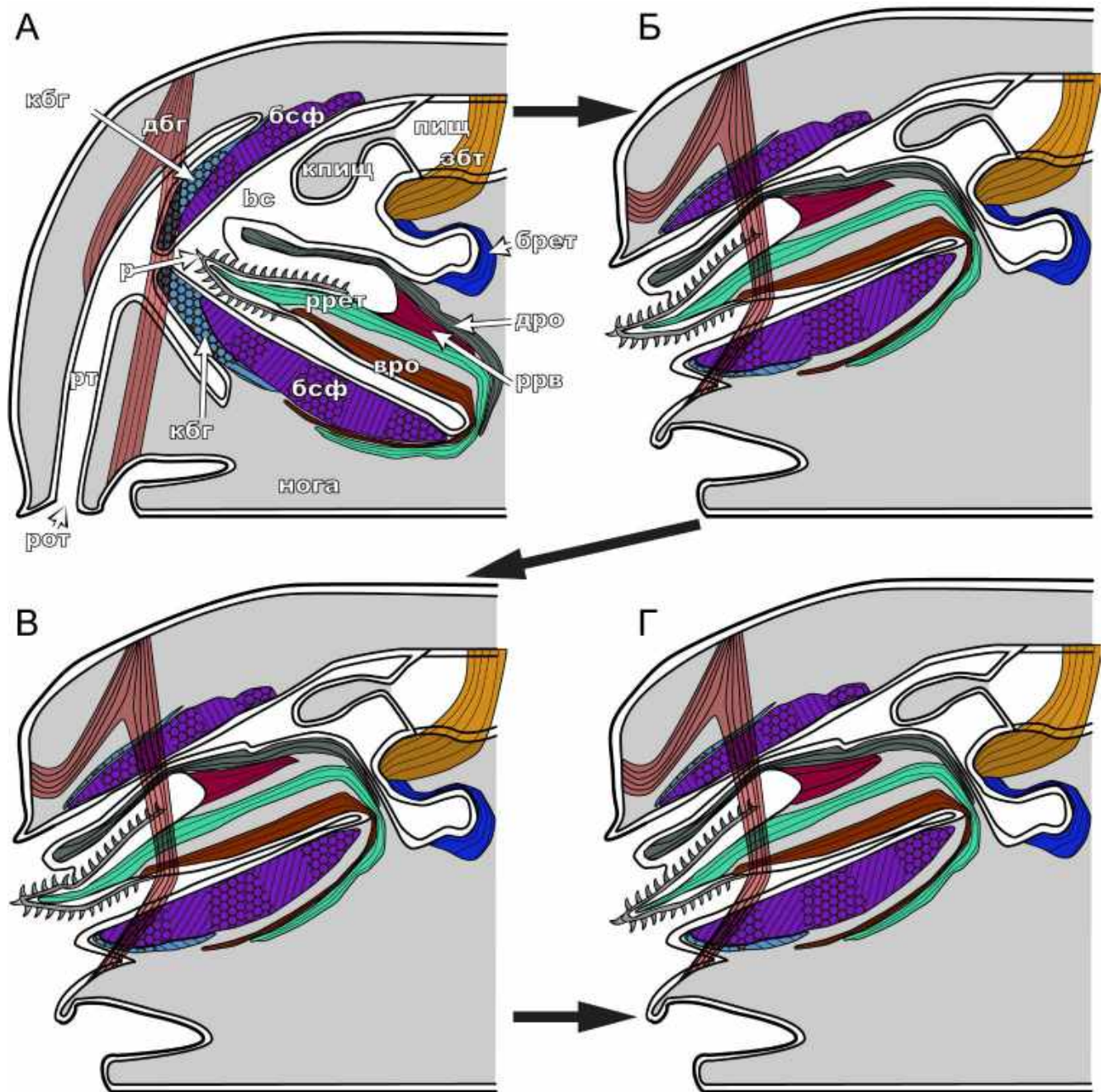


Рисунок 48. Механизм питания *Vaussiereia elegans*, стадия сверления, вид сбоку. Обозначения: бп — буккальная полость; брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; кпищ — карман пищевода; пищ — пищевод; р — радула; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

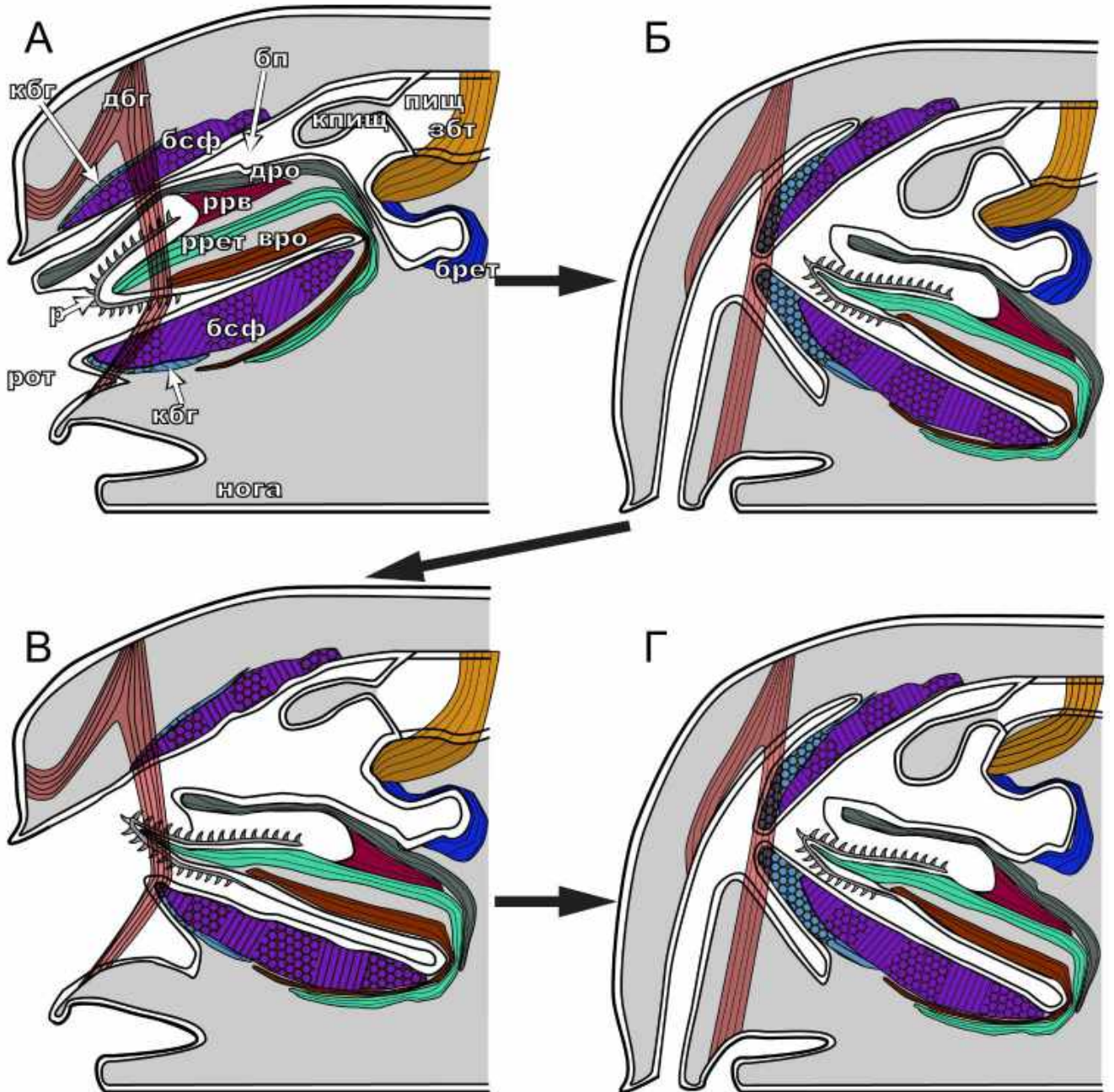


Рисунок 49. Механизм питания *Vaussiereia elegans*, стадия заглатывания, вид сбоку. Обозначения: бп — буккальная полость; брет — буккальный ретрактор; бсф — буккальный сфинктер; вро — вентральный ретрактор одонтофора; дро — дорсальный ретрактор одонтофора; дрт — дилататор ротовой трубки; збт — задний буккальный тензор; кбг — констриктор буккальных губ; кпищ — карман пищевода; киш — пищевод; р — радула; ррв — ретрактор радулярного влагалища; ррет — ретрактор радулы; рт — ротовая трубка.

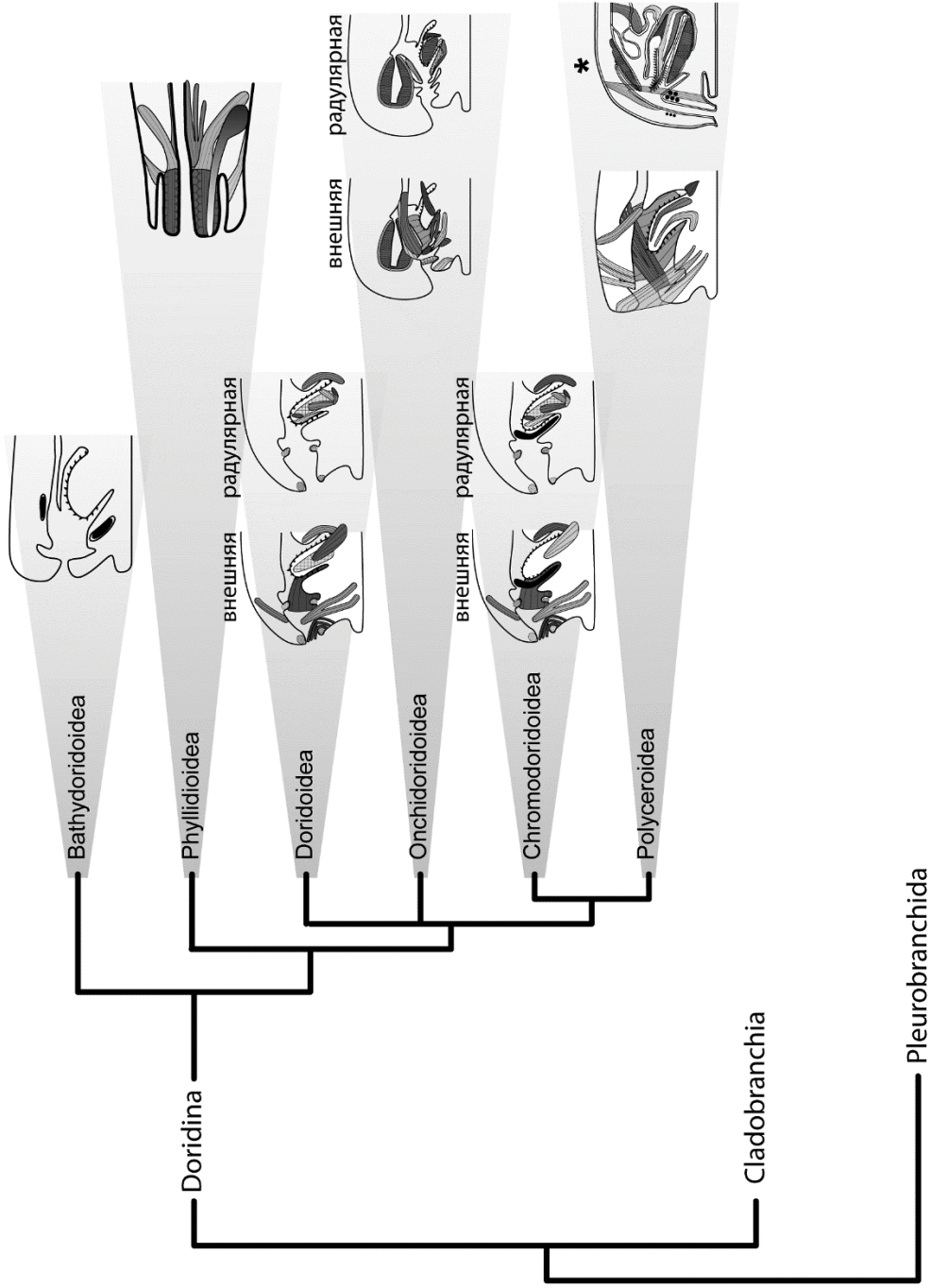


Рисунок 50. Планы строения пищедобывательных аппаратов у голожаберных моллюсков подотряда Doridina. Астерисками отмечены планы строения, выявленные в данной работе. Филогения по: Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Mahguib, Valdés, 2015; Goodheart et al., 2017; Hallas et al., 2017; WoRMS, 2019, с изменениями. Анатомия по: Hancock, Embleton, 1852; Baba, 1937; Young, 1969a; Crampton, 1977; Wägele, 1989, с изменениями; наст. исследование.

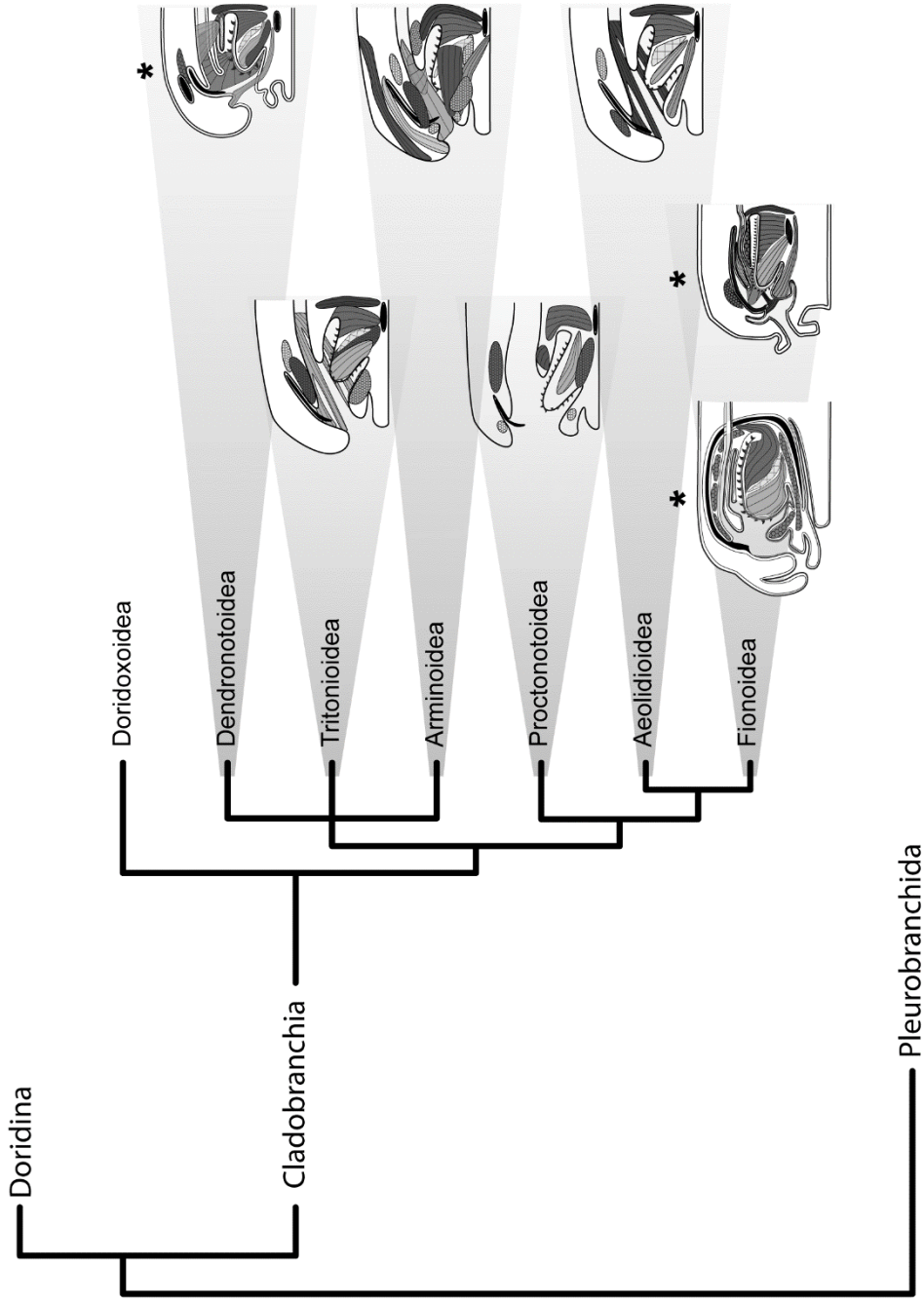


Рисунок 51. Планы строения пищедобывательных аппаратов у голожаберных моллюсков подотряда Cladobranchia. Астерисками отмечены планы строения, выявленные в данной работе. Филогения по: Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Mahguib, Valdés, 2015; Goodheart et al., 2017; Hallas et al., 2019; WoRMS, 2019, с изменениями. Анатомия по: Hancock, Embleton, 1845; Hancock, 1851; Willows, 1978; García, García-Gómez, 1990, с изменениями; наст. исследование.

ПРИЛОЖЕНИЕ II

Таблица 1. Особенности строения пищеводобывательного аппарата у разных надсемейств голожаберных моллюсков.

| Подотряд | Надсемейство | Характерные черты строения пищеводобывательного аппарата | Источник |
|-----------------|---------------------|---|--|
| Doridina | Bathydoridoidea | Есть парные челюсти без жевательных отростков, но с жевательным краем. Данных по буккальной мускулатуре нет | Wägele, 1989 |
| | Phyllidioidea | Отсутствие радулы и одонтофора, пищеводобывательный аппарат преобразован в хобот со слоями кольцевых и продольных мышц, имеется большое количество тонких буккальных ректракторов | Young, 1969a |
| | Doridoidea | Широкая радула с крючковидными зубами, имеется 2 радулярных валика в одонтофоре, множество мышц, оперирующих радулярным аппаратом, большое количество тонких буккальных ретракторов. В передней части буккальной полости есть кутикулярное утолщение с хитиновыми родлетами, напоминающее челюсть | Hancock, Embleton, 1852; Young, 1969a; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1990 |
| | Onchidoridoidea | Наличие специализированной мышечной буккальной помпы, несколько мелких мышечных пучков открывают буккальные губы и ротовую трубку, радула с гипертрофированными латеральными зубами и редуцированным рахидальным, в одонтофоре имеются опорные элементы, в передней части буккальной полости есть дорсальное и вентральное кутикулярные утолщения | Crampton, 1977; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1990 |

Таблица 1 (продолжение). Особенности строения пищеводобывательного аппарата у разных надсемейств голожаберных моллюсков.

| Подотряд | Надсемейство | Характерные черты строения пищеводобывательного аппарата | Источник |
|---------------|------------------|---|---|
| Doridina | Chromodoridoidea | Широкая радула с крючковидными зубами, имеется 2 радулярных валика в одонтофоре, множество мышц, оперирующих радулярным аппаратом, большое количество тонких буккальных ретракторов, в передней части буккальной полости есть парные кутикулярные утолщения, напоминающие челюсти | Young, 1969a; Cattaneo-Vietti, Balduzzi, 1990 |
| | Polyceroidea | Радула с редуцированным рахидальным зубом, латеральными зубами с длинными, крючковидными зубцами, имеется большое количество тонких буккальных ректракторов, радулярные валики тонкие или отсутствуют | Baba, 1937; Young, 1969a; наст. исследование |
| Cladobranchia | Doridoxoidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, радула полисерияльная с мощным рахидальным зубом и многочисленными (18-20 с каждой стороны) крючковидными мелкими латеральными, данные по буккальной мускулатуре отсутствуют | Schrödl et al., 2001 |
| | Dendronotoidea | Парные челюстные пластинки с дорсальными и жевательными отростками, крупная мускулатура в буккальном комплексе органов, в одонтофоре имеется радулярный валик, также присутствует коллостил над радулярным влагалищем. Радула полисерияльная с мощным рахидальным зубом (Dendronotidae) или унисерияльная (Dotidae) | Lambert, 1991; Ekimova et al., 2015; Moles et al., 2016; наст. исследование |

Таблица 1 (продолжение). Особенности строения пищеводобывательного аппарата у разных надсемейств голожаберных моллюсков.

| Подотряд | Надсемейство | Характерные черты строения пищеводобывательного аппарата | Источник |
|---------------|----------------|--|---|
| Cladobranchia | Tritonioidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, крупная мускулатура пищеводобывательного аппарата, сложная мышца, разделяющаяся на мелкие ветви, открывает губы. Радула полисерийная, разделенная продольным углублением на две половины, латеральные зубы схожи между собой по морфологии, рахидальный зуб слабо развит | Willows, 1978; Bulloch, Dorsett, 1979 |
| | Arminoidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, крупная мускулатура пищеводобывательного аппарата, имеется три пары дилататоров ротовой трубки (дорсальные, вентральные и латеральные), в одонтофоре имеется радулярный валик. Радула широкая, полисерийная с мощным рахидальным зубом | García, García-Gómez, 1990 |
| | Proctonotoidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, крупная мускулатура пищеводобывательного аппарата, радула полисерийная | Hancock, 1851 |
| | Aeolidioidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, крупная мускулатура пищеводобывательного аппарата, радула трисерийная или унисерийная | Hancock, Embleton, 1845; Nybakken, McDonald, 1981 |
| | Fionoidea | Парные челюстные пластинки с жевательными отростками, крупная мускулатура пищеводобывательного аппарата, радула трисерийная или унисерийная | Hancock, Embleton, 1845; Nybakken, McDonald, 1981; наст. исследование |