

УДК 594.361

ПРОГЕНЕЗ В ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА
Dendronotus (GASTROPODA: NUDIBRANCHIA)© 2016 г. И. А. Екимова^{1,2}, член-корреспондент РАН В. В. Малахов^{1,2}

Поступило 14.12.2015 г.

Проведен анализ строения и постларвального онтогенеза радулы у 11 видов рода *Dendronotus* Alder et Hancock, 1845. Выявлено 4 типа строения радулы у взрослых моллюсков. Приводятся доводы в пользу того, что мелкие виды рода *Dendronotus* произошли путем прогенеза.

DOI: 10.7868/S0869565216110293

Голожаберные моллюски рода *Dendronotus* Alder et Hancock, 1845 широко распространены на территории шельфов boreальных и арктических морей северного полушария, где играют существенную роль в биоценозах гидроидных обрастающих. К настоящему времени род *Dendronotus* включает 19 видов. Тем не менее филогенетические отношения внутри рода остаются практически не изученными. Существует ряд работ [1–3], в которых были приведены молекулярно-филогенетические древа для данного рода, однако число исследованных видов невелико и не предлагается ни одной концепции их происхождения и эволюционных отношений. В систематике рода *Dendronotus* наибольшее значение имеет морфология радулы. В других группах брюхоногих моллюсков показано, что морфология радулы может существенно меняться в течение постларвального онтогенеза [4, 5]. Специальные исследования онтогенеза радулы у представителей рода *Dendronotus* не проводились.

Цель настоящей работы – проанализировать онтогенетическое развитие радулы у представителей рода *Dendronotus* и попытаться сформулировать гипотезу филогенетических отношений внутри рода с учетом морфологических и молекулярно-генетических данных.

Мы проанализировали развитие радулярного аппарата видов рода *Dendronotus* в постларвальном онтогенезе. Всего было изучено 145 особей на разных стадиях развития, относящихся к 11 видам: *Dendronotus albus* MacFarland, 1966, *Dendronotus*

dalli Bergh, 1879, *Dendronotus frondosus* (Ascanius, 1774), *Dendronotus iris* Cooper, 1863, *Dendronotus kalikal* Ekimova, Korshunova, Schepetov, Neretina, Sanamyan et Martynov, 2015, *Dendronotus kamchaticus* Ekimova, Korshunova, Schepetov, Neretina, Sanamyan et Martynov, 2015, *Dendronotus lacteus* (Thompson, 1840), *Dendronotus niveus* Ekimova, Korshunova, Schepetov, Neretina, Sanamyan et Martynov, 2015, *Dendronotus primorjensis* Martynov, Sanamyan et Korshunova, 2015, *Dendronotus rufus* O'Donoghue, 1921, *Dendronotus venustus* MacFarland, 1966. Размеры особей варьировались в пределах от 1 до 100 мм. Исследования радулы проводили с помощью сканирующих электронных микроскопов CamScanS4 (“Cambridge”, Великобритания) и Jeol JSM (“Jeol”, Япония). Для проверки гипотезы о филогенетических отношениях видов рода *Dendronotus* использовали молекулярно-филогенетические древа, представленные в предшествующих работах по таксономии рода [2, 3].

Радула *Dendronotus* – полисерийная, имеет в своем составе до 40 поперечных рядов, каждый из которых содержит один мощный центральный зуб и от 6 до 18 латеральных зубов. У взрослых особей исследуемых видов выявили четыре основных типа организации радулы. Тип, который мы условно называем “dalli”, характерен для трех видов: *D. dalli*, *D. niveus*, *D. kamchaticus*. Центральный зуб – треугольной формы, гладкий. На режущей кромке отсутствуют зубчики. Ребра на поверхности зуба редуцированы вплоть до полного исчезновения. Латеральные зубы слабо загнуты с выраженным центральным зубцом и несколькими мелкими зубчиками в основании. Тип “lacteus” характерен для четырех исследуемых видов: *D. lacteus*, *D. albus*, *D. rufus*, *D. kalikal*. Центральный зуб радулы этого типа несет 25–40 мелких зубчиков по внешней кромке, от которых по поверхности зуба отходят длинные тонкие ребра. Морфология латеральных зубов различается у

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

E-mail: ekira@yandex.ru; irenekimova@gmail.com

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

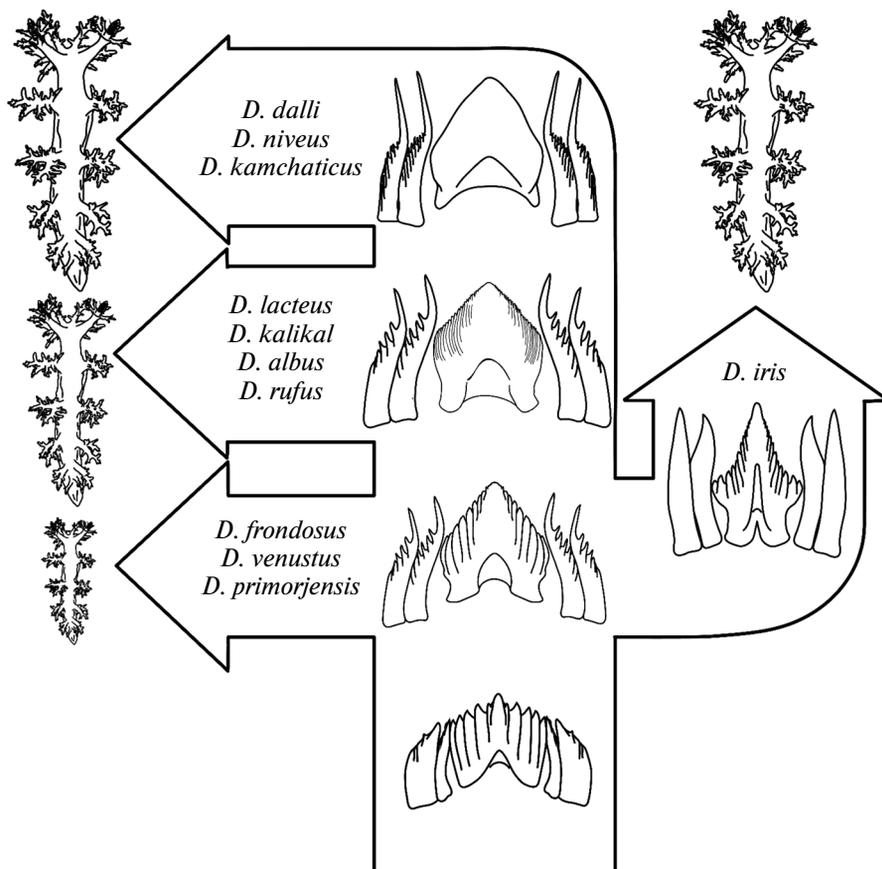


Рис. 1. Обобщенная схема морфологического преобразования радулы в ходе постларвального онтогенеза различных видов рода *Dendronotus*.

разных видов: от треугольных и гладких до изогнутых с выраженными острыми зубчиками. Для видов *D. frondosus*, *D. primorjensis* и *D. venustus* характерен тип радулы “frondosus”, при котором центральный зуб радулы несет 15–20 крупных зубчиков. Они продолжают по поверхности зуба очень глубокими ребрами. Латеральные зубы — с крупными зубчиками, изогнутые и по форме напоминают гребенку. Наконец, четвертый тип “iris” характерен только для одного вида *D. iris*. Центральный зуб — удлиненно-треугольный, несет 10–15 крупных зубчиков, однако, в отличие от остальных исследуемых видов, у *D. iris* имеется также крупный центральный зубец. Латеральные зубы зубчиков не имеют.

Исследования онтогенеза радулы представителей группы “dalli” показали, что развитие радулы проходит в несколько этапов. Самый ранний этап ювенильной радулы характеризуется сильно зубренным центральным зубом квадратной формы с выраженным центральным зубцом, 4–8 боковыми зубчиками и глубокими ребрами. Латеральных зубов — 1–2 с зачатками зубчиков. На следующей стадии онтогенеза радула представителей группы “dalli” проходит этап “frondosus”, а

затем этап “lacteus”. Таким образом, в онтогенезе моллюсков из группы “dalli” можно выделить четыре основных этапа формирования радулы, которые совпадают с типами организации радулы взрослых моллюсков рода *Dendronotus*.

Представители группы “lacteus”, помимо взрослого состояния признака, проходят в своем онтогенезе этап ювенильной радулы и этап “frondosus”. У *D. iris* в онтогенезе радулы можно выделить три стадии: ювенильная радула, радула “frondosus” и радула типа “iris”, свойственная половозрелым особям. Соответственно у представителей группы “frondosus” в онтогенезе мы выявили всего два этапа — ювенильный и взрослый, т.е. тип радулы “frondosus”. Обобщенная схема развития радулярного аппарата в процессе постларвального онтогенеза разных видов рода *Dendronotus* представлена на рис. 1.

Несомненный интерес представляет сравнительный анализ размеров половозрелых особей рода *Dendronotus*. Виды групп “dalli” и “iris” имеют самые крупные размеры (до 120 мм). Период постларвального онтогенеза вида *D. niveus* из этой группы до половозрелого состояния занимает 9–10 мес. при общей продолжительности жизни

около 1 года [3]. Стадию половозрелости моллюски достигают при длине от 60 мм. Виды группы “lacteus” также характеризуются крупными (но все же меньшими, чем у представителей групп “dalli”) размерами — у разных видов они могут достигать от 40 до 100 мм. Самыми мелкими являются представители группы “frondosus”, которые имеют размеры до 25 мм, а достижение половозрелого состояния со стадии ранних ювенилей проходит всего за 2–3 мес. при размере моллюсков от 8 мм.

Можно предположить, что самые мелкие представители рода *Dendronotus* — виды группы “frondosus” — происходят от крупных голожаберных моллюсков (например, от форм, сходных с представителями группы “dalli”), но их развитие останавливается на ранней стадии. В соответствии с этим развитие радулы представителей группы “frondosus” останавливается на ранней стадии, проходя всего два этапа. Сохранение организмом ювенильных или личиночных черт на поздних этапах онтогенеза обозначается термином педоморфоз. Это явление имеет два аспекта: прогенез, т.е. ускорение полового созревания относительно развития остальных структур и функций организма, и неотения — замедление развития других органов относительно наступления полового созревания. В первом случае организмы сохраняют мелкие размеры, характерные для личинок или ювенильных форм, во втором — достигают нормальных размеров, сохраняя при этом личиночное состояние большинства органов [6]. Таким образом, для представителей группы “frondosus” мы предполагаем наличие процесса прогенеза.

Прогенетическое происхождение можно предполагать и для представителей группы “lacteus”. Развитие радулы особей этой группы проходит не в два (как у моллюсков из группы “frondosus”), а в три этапа. Важно отметить, что по своим размерам виды группы “lacteus” занимают промежуточное положение между “frondosus” и “dalli”.

Отдельную линию эволюции, вероятно, представляют собой особи *D. iris*. В своем онтогенезе они проходят этап ювенильной радулы и этап “frondosus”, но затем развитие радулы отклоняется от общего плана, и она приобретает строение, свойственное представителям только этого вида.

Современные филогенетические деревья рода *Dendronotus*, построенные молекулярно-генетическими методами [2, 3], обнаруживают хорошие совпадения со схемой морфологической эволюции, представленной на рис. 1. *D. iris*, согласно этой схеме, формирует отдельную кладу, сестринскую по отношению ко всем рассмотренным в настоящей работе видам. Виды группы “frondosus” образуют сестринскую кладу по отношению к видам, включенным в группы “lacteus” и “dalli” [3]. К сожалению, молекулярно-генетические данные, имеющиеся в отношении последних двух групп, недостаточны для того, чтобы судить о филогенетических отношениях между видами в этих группах.

Исследования тонкой морфологии радулы выполнены при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (соглашение 14–50–00034), сбор материала — гранта РФФИ 15–04–02580.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Stout C., Pola M., Valdés A. Phylogenetic Analysis of *Dendronotus* Nudibranchs with Emphasis on Northeastern Pacific Species // *J. Molluscan Stud.* 2010. V. 76. P. 367–375.
2. Stout C., Wilson N., Valdés A. A New Species of Deep-Sea *Dendronotus* Alder & Hancock (Mollusca, Nudibranchia) from California, with an Expanded Phylogeny of the Genus // *Invertebrate Systematics.* 2011. V. 25. P. 60–69.
3. 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 // *Zool. J. Linnean Soc.* 2015. V. 174. № 4. P. 841–886.
4. Herbert G., Merle D., Gallardo C. A Developmental Perspective on Evolutionary Innovation in the Radula of the Predatory Neogastropod Family Muricidae // *Amer. Malacol. Bull.* 2007. V. 23. № 1. P. 17–32.
5. Thompson T.E. Studies on the Ontogeny of *Tritonia hombergi* Cuvier (Gastropoda: Opisthobranchia) // *Philos. Trans. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 1962. V. 245. № 722. P. 171–218.
6. Rupert E.E., Fox S.F., Barnes R.D. *Invertebrate Zoology. A Functional Evolutionary Approach.* 7th ed. Belmont: Thomson Brooks/Cole, 2004. 963 p.