

На правах рукописи

Федосов Александр Эрнстович

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОРФОЛОГИИ И ФИЛОГЕНИЯ
ХИЩНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА
RAPHILOMINAE (GASTROPODA, CONIDAE)**

Специальность 03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва, 2008

Работа выполнена в лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Научный руководитель:	доктор биологических наук Ю.И. Кантор
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук А.А. Шилейко кандидат биологических наук Д.О. Алексеев
Ведущая организация:	Институт Океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Защита состоится 9 декабря 2008 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д002.231.01 при Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33. Тел. 954-75-53. Факс. 954-55-34.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения Биологических Наук РАН по адресу: Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан 9 ноября 2008 года

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Т.П. Крапивко

Введение

Класс Gastropoda является одной из самых разнообразных групп морских беспозвоночных животных. Брюхоногие моллюски играют значительную роль в морских бентосных сообществах всех широт. Они распространены от приливно-отливной зоны до абиссальных глубин и вносят существенный вклад в биомассу сообществ всех грунтов. Личинки брюхоногих моллюсков многочисленны в планктоне и являются важным звеном пищевых цепей планктонных сообществ.

Особое место в системе брюхоногих моллюсков занимает надсемейство Conoidea. Моллюски этой группы известны благодаря сложным механизмам питания, позволившим им освоить питание самыми разнообразными бентосными беспозвоночными и даже рыбами. Conoidea численно доминируют во многих сообществах, а в некоторых широтах составляют более половины хищных видов брюхоногих.

При сравнительно хорошей изученности моллюсков рода *Conus* прочие представители надсемейства, объединяемые сборным названием турриформных Conoidea, остаются крайне слабо изученными. При этом турриформные коноидеи характеризуется огромным разнообразием, и насчитывают не менее 679 родов и около 10000 описанных видов.

Немногочисленные работы, посвящённые анатомии и пищевой биологии турриформных Conoidea, показали, что эволюция группы связана со становлением характерного механизма питания коноидей. Преобразование морфологии в эволюции Conoidea связано со специализацией органов пищеварительной системы, обеспечивающих этот механизм: хобота, ядовитой железы и, особенно, радулы. В результате у продвинутых представителей надсемейства появляются сильно специализированные полые зубы радулы, напоминающие по форме иглу шприца, служащие для впрыскивания секрета ядовитой железы в ткани жертвы.

При этом представители некоторых продвинутых групп надсемейства, в типе характеризующихся наличием полых высокоспециализированных зубов радулы, демонстрируют необъяснимую тенденцию к редукции или полной утрате радулы, а также ядовитой железы и прочих органов, обеспечивающих характерный для механизма питания Conoidea. В контексте общего направления преобразования

структур пищеварительной системы в эволюции Conoidea, эти представители заслуживают особого внимания.

Представители подсемейства Raphitominae, являющегося одним из самых больших в семействе Conidae (57 родов, не менее 605 современных видов), распространены повсеместно и обитают в самых разнообразных условиях – от коралловых рифов до абиссальных глубин, в том числе и на гидротермальных высачиваниях. Raphitominae характеризуются исключительным разнообразием по форме и скульптуре раковины, высота раковины от 1,5 до 165 мм. При этом недавние молекулярно-филогенетические исследования показали, что подсемейство Raphitominae, является одной из немногих групп Conoidea с подтверждённой монофилией. При огромном таксономическом и морфологическом разнообразии подсемейство Raphitominae остаётся крайне слабо изученным. Филогения подсемейства и его родственные отношения неясны, многие рода и группы близких родов Raphitominae нуждаются в ревизии.

Предварительные исследования показали, что подсемейство Raphitominae является исключительно разнообразным не только по строению раковины, но и по строению переднего отдела пищеварительной системы. Особый интерес к изучению строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae связан с тем, что в этом подсемействе неоднократно отмечались представители, характеризующиеся частичной или полной утратой радулы, хобота, ядовитого аппарата, а иногда и слюнных желёз.

Эволюционный смысл редукции этих высоко специализированных органов остаётся совершенно непонятным. Также не ясно, была ли редукция переднего отдела пищеварительной системы уникальным событием в эволюции Raphitominae, или она имела место в нескольких параллельно эволюционирующих ветвях подсемейства.

Цель настоящей работы – выявление основных путей преобразования переднего отдела пищеварительной системы в эволюции подсемейства Raphitominae, в том числе, связанных с редукцией органов, и прояснение родственных отношений в подсемействе.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить строение раковины и радулы, а также методом реконструкции по серийным срезам морфологию переднего отдела пищеварительной системы максимально доступного числа представителей подсемейства Raphitominae.
2. Выявить основные закономерности эволюции переднего отдела пищеварительной системы, в частности тенденции к редукции радулы, характерной для некоторых представителей подсемейства Raphitominae.
3. На основании изучения первичной структуры 16S рРНК реконструировать филогенетические отношения внутри подсемейства.
4. На основании изученных морфологических и молекулярных признаков выяснить филогенетические отношения Raphitominae и определить статус некоторых таксономически сложных родов подсемейства.

Научная новизна. Для 66 видов Raphitominae впервые изучено строение переднего отдела пищеварительной системы. Для 23 видов впервые получены данные о строении радулы. Найдено 11 безрадульных видов. Впервые на основании морфологических данных переопределён статус (монофилия/парафилия) 14 наиболее крупных родов Raphitominae. Впервые получены данные о последовательности гена 16S рРНК для 26 видов Raphitominae. Впервые показано, что редукция органов переднего отдела пищеварительной системы происходила независимо в параллельно эволюционирующих ветвях подсемейства.

Теоретическое и практическое значение работы. Диссертация вносит вклад в систематику Conoidea, одной из самых многочисленных и разнообразных групп морских брюхоногих моллюсков. Полученные морфологические и анатомические данные важны для решения активно дискутируемого вопроса о происхождении и направлениях эволюции подотряда Neogastropoda и о месте в ней надсемейства Conoidea. Подробное изучение путей эволюции разных групп Raphitominae проясняет смысл эволюционных изменений, связанных с редукцией высоко специализированного комплекса органов переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae и объясняет необыкновенное морфологическое разнообразие

данного подсемейства. Таксономические исследования Raphitominae создают базис для последующих исследований эволюции и разнообразия токсинов Conoidea.

Апробация работы: Материалы работы были доложены на конференции «Морские, пресноводные и наземные моллюски: современные результаты исследований в области таксономии, экологии и филогении» в г. Санкт-Петербурге, 2006 г, на международном малакологическом конгрессе, Бельгия, Антверпен, 2007 г и на научных семинарах лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН. По теме диссертации опубликовано 6 работ, из них три статьи в журналах и три тезиса докладов.

Структура и объём работы: диссертация изложена на 220 страницах (включая 4 таблицы и 87 рисунков); состоит из введения, четырёх глав и выводов. Список литературы включает 87 названий, из них 82 на иностранных языках.

Благодарности: Автор выражает глубокую признательность научному руководителю, д.б.н. Ю.И. Кантору за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах выполнения работы. Также автор признателен проф. Ф. Буше (MNHN) за предоставление материала для данного исследования и к.б.н. А.В. Сысоеву (Зоологический музей МГУ) за помощь в его определении. Автор выражает благодарность Б. Оливеро (Университет Юты, США) за предоставленную возможность работать и собирать материал для данного исследования в экспедиции на Филиппинах. Автор благодарен сотрудникам кафедры Зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ за предоставленную возможность работать в гистологическом кабинете кафедры. Также хотелось бы поблагодарить коллектив лаборатории электронной микроскопии ИПЭЭ РАН и персонально С.И. Метелева за содействие и помощь при работе на электронном микроскопе. Автор выражает благодарность зав. лаб. проф. Т.А. Бритаеву и всему коллективу лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН за понимание и неизменную моральную поддержку во время выполнения данной работы. Отдельно хотелось бы поблагодарить В. Мануверу (Гос. НИИ Генетики) за огромную помощь в молекулярно-филогенетических исследованиях и Н. Пулляндра (MNHN) за помощь в обработке и интерпретации полученных данных. Работа была поддержана грантом РФФИ №06-04-48462-а.

1. Обзор литературы.

Содержит два подраздела. Первый посвящён истории изучения систематики надсемейства Conoidea. В этом подразделе в хронологическом порядке рассматриваются основные научные труды и методологические подходы, внесшие вклад в изучение систематики и филогении Conoidea. Кроме того, в этой главе описываются некоторые, важные для систематики черты строения моллюсков надсемейства Conoidea.

Второй раздел посвящён обзору особенностей морфологии, таксономии, разнообразия и распространения, и биологии питания представителей подсемейства Raphitominae (Conoidea: Conidae). В разделе также рассмотрены тенденции морфологических преобразований переднего отдела пищеварительной системы в эволюции Raphitominae.

2. Материалы и методы.

Материалом для данного исследования послужили коллекции Парижского музея естественной истории (MNHN). Частично материал этих коллекций был собран в середине-конце прошлого века в океанографических экспедициях в северной Атлантике, в тропической Атлантике в районе побережья Бразилии и в различных районах тропической Индо-Пацифики. Другая часть материала была собрана в ходе экспедиций Парижского музея естественной истории, Panglao'05 (Филиппины) и Santo'06 (Вануату). Материал последних экспедиций был собран и зафиксирован специально для анатомических и молекулярных исследований.

Изучение моллюсков начиналось с фотографирования раковины и измерения основных её параметров (высоты раковины, высоты последнего оборота и высоты устья). Строение переднего отдела пищеварительной системы исследовали методом реконструкций серийных срезов соответствующей части моллюска. Строение радулы, изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа Tescan. Для выделения, очистки, амплификации и снятия с геля ДНК использовались стандартные методики.

Всего было исследовано около 115 экземпляров моллюсков, относящихся к 68 видам, 27 из этих видов на данный момент не описаны. Исследованные виды относятся к 25 родам, из них 3 остаются новыми для науки. Таксономия

подсемейства (родовой состав) приводится по Sysoev in Taylor *et al*, 1993, определения на основании неопубликованных на данный момент материалов коллективной монографии Р.Н. Килбурна и А.В. Сысоева. Для неописанных видов использована открытая номенклатура или номера, соответствующие коллективной монографии. Для 66 видов было исследовано строение переднего отдела пищеварительной системы, сделаны подробные описания и реконструкции. При этом было получено и проанализировано 68 серий, состоящих в общей сложности из 20000-23000 срезов. Строение радулы было изучено для 23 видов, кроме того, было показано, что 11 из 68 исследованных видов не имеют радулы. Последовательность гена 16S рРНК исследована для 26 видов, для которых известно строение переднего отдела пищеварительной системы.

3. Морфологическая часть

Общие черты строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae. Исследование большого числа представителей подсемейства Raphitominae позволило выявить у них наиболее характерные черты и закономерности строения, в первую очередь относящиеся к переднему отделу пищеварительной системы, не связанные с редукцией органов.

Наиболее характерной чертой строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae, обнаруженной у всех представителей подсемейства, но ни разу не отмеченной в других группах Conoidea, является гистологическое строение пропульсаторного органа ядовитой железы. У всех Raphitominae он состоит из одного слоя мышечных волокон и не имеет слоя соединительной ткани.

Другой признак, характерный для абсолютного большинства Raphitominae – строение слюнных желез. Если для большинства групп Conoidea свойственны слюнные железы ацинозного строения, то для Raphitominae и близкого подсемейства Mangeliinae, характерны трубчатые слюнные железы. Исключениями являются виды, утратившие слюнные железы при общей редукции органов переднего отдела пищеварительной системы и два вида, *Buccinaria jonkeri* и Raphitominae gen.16 sp.1. Эти два вида характеризуются переходным трубчато-ацинозным строением слюнных желез.

Для большинства представителей Raphitominae характерно наличие септы, обнаруженной также у немногих видов рода *Copius* и некоторых представителей семейства Terebridae. Септа присутствует более чем у 80% исследованных видов, однако, даже между явно близкими видами отмечены значительные различия в положении и степени выраженности септы.

Большинство сублиторальных и некоторые батимальные представители Raphitominae имеют интроверт, характерный также для некоторых Terebridae. Крупные представители Raphitominae, населяющие батимальные и абиссальные глубины не имеют интроверта.

Общее разнообразие.

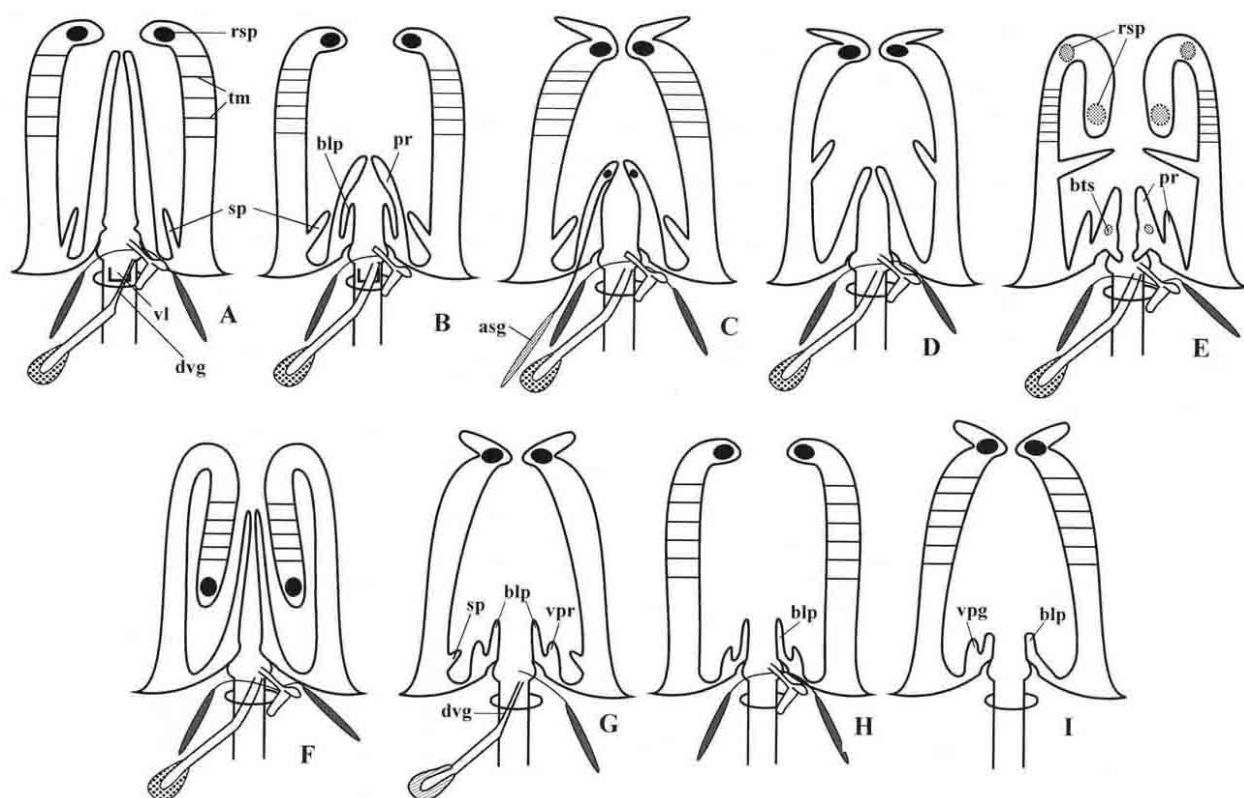


Рис. 1. Основные типы строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae (по: Kantor, Taylor, 2002): A. *Kermia barnardi*; B. *Paramontana rufozonata*; C. *Phymorhynchus* spp.; D. *Thatheria mirabilis*; E. *Gymnobela pyrrhogramma*, *Hemidaphne reeveana*; F. *Hemilienardia maleti*, *Philbertia purpurea*; G. *Pseudodaphnella granicostata*; H. *Gymnobela emertoni*; I. *Teretiopsis* spp., *Raphitoma linearis*, *Abyssobela atoxica*. asg – дополнительные слюнные железы; blp – буккальные губы; dvg – проток ядовитой железы; pr – хобот; rs – радулярное влагалище; rsp – сфинктер ринхостомы; sp – септа; tm – поперечные мышцы; vg – ядовитая железа; vl – клапан Леблейна; vpg – редуцированная ядовитая железа; vpr – редуцированный хобот.

Кантор и Тэйлор (Kantor, Taylor, 2002), исследовав строение 20 представителя, выделили девять различных вариантов строения переднего отдела пищеварительной системы (Рис. 1), различающихся, в первую очередь, степенью редукции радулы и прочих органов, обеспечивающих классический токсоглоссный механизм питания. На основании данных о строении 66 дополнительно изученных представителей, количество принципиальных типов строения возросло до 16. Схемы, иллюстрирующие новые типы строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae, приведены на рисунке 2. Ниже рассматриваются основные тенденции эволюции переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae, обусловившие такое огромное разнообразие вариантов её строения.

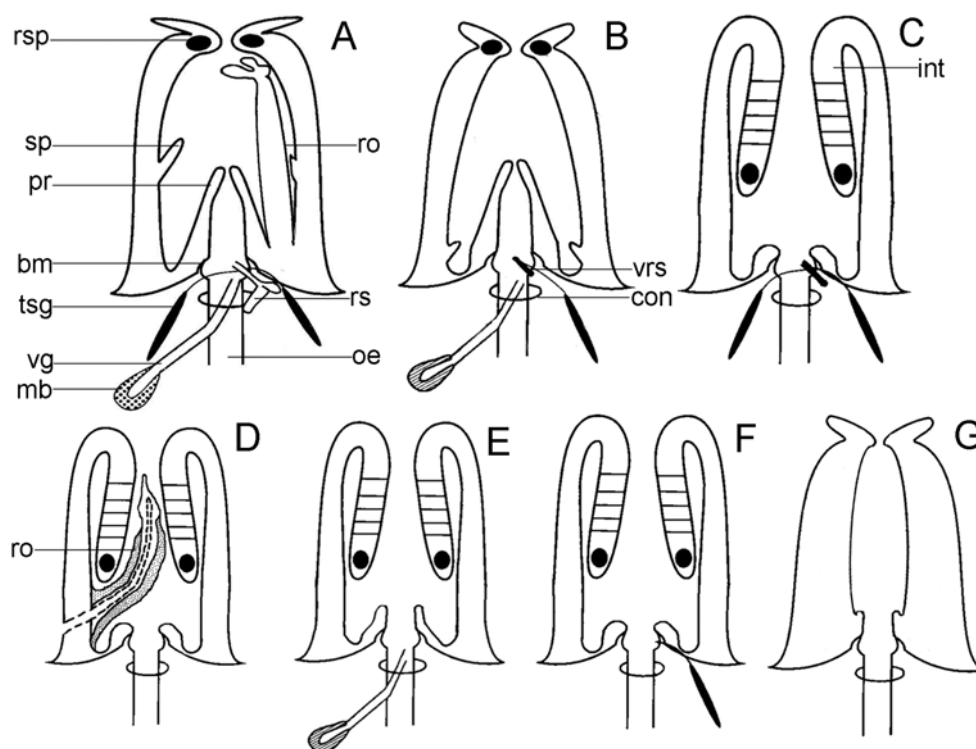


Рис. 2. Новые типы строения переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae. A – *Vepracula vepratica*; B – *Daphnella boholensis*; C. – *Pseudodaphnella nexa*; D – *Tritonoturris subbrissoides*; E – *Raphitoma* sp.58; F – *Philbertia felina*, *Diaugasma olyra*; G – *Mioawateria* sp.1, *M.* sp.3. **bm** – буккальная масса; **con** – окологлоточное нервное кольцо; **int** - интроверт; **mb** – пропульсаторный орган ядовитой железы; **oe** – пищевод; **pr** – хобот; **ro** – вырост ринходеума; **rs** – радулярное влагалище; **rsp** – сфинктер ринхостома; **sg** – слюнная железа; **sp** – септа; **vg** – ядовитая железа; **vrs** – редуцированное радулярное влагалище.

Редукция. Необыкновенное разнообразие вариантов строения пищеварительной системы в подсемействе в первую очередь связано с выраженной

тенденцией к редукции радулы, хобота, ядовитой и слюнных желез, наблюдающейся у различных представителей подсемейства.

В той или иной степени редукция органов переднего отдела пищеварительной системы отмечена у 23 представителей Raphitominae. При частичная редукция структур переднего отдела пищеварительной системы отмечается как у крупных представителей подсемейства (*Spergo fusiformis*, *Bathybela nudator*, *Gymnobela emertoni* (высота раковины не менее 25,3 мм)), так и у мелких (*Pseudodaphnella granicostata*, *Daphnella (Diaugasma) olyra*, *Daphnella boholensis*, *D. lifouana*), высота раковины которых не превышает 7-10 мм. Полная редукция органов переднего отдела пищеварительной системы отмечается, как правило, у мелких представителей подсемейства, высота раковины которых не превышает 1,5 см. Единственное исключение – *Abyssobella atoxica* (высота раковины исследованного экземпляра 23,4 мм). Виды, характеризующиеся редукцией органов пищеварительной системы, отмечены как в Атлантике, так и в Индо-Пацифике. В обоих фаунистических районах они встречаются от сублиторальных глубин до абиссали.

Явная тенденция к утрате органов переднего отдела пищеварительной системы отмечается в 13 родах подсемейства из 35 изученных на данный момент, то есть, в каждом третьем изученном роде. При этом почти во всех крупных родах, где изучено более 4 видов, за исключением рода *Kermia*, обнаружены безрадульные представители. Кроме того, пять родов известны только по представителям, характеризующимся утратой части или всех органов переднего отдела пищеварительной системы.

Это явно говорит о том, что редукция и полная утрата органов переднего отдела пищеварительной системы является для Raphitominae не единичным событием, а чётко выраженной тенденцией.

Радула, хобот, ядовитый аппарат и слюнные железы могут быть хорошо развиты, почти любая из этих структур может отсутствовать при наличии прочих, любая из них может сохраняться при редукции остальных, наконец, все структуры могут быть редуцированы. Все эти варианты не могли возникнуть в результате однократного эволюционного события, связанного с редукцией, так как они не могут быть выведены друг из друга. Из этого можно сделать вывод, что редукция

происходила неоднократно в параллельной эволюции разных групп Raphitominae. Сосуществование в одном подсемействе представителей, демонстрирующих настолько разные варианты строения пищеварительной системы, связанные с редукцией говорит о том, что эта тенденция является одной из основных в эволюции Raphitominae.

Образование аутапоморфных структур. В некоторых случаях происходит образование *de novo* аутапоморфных органов переднего отдела пищеварительной системы, лежащих, в полости ринхоцеля. Эти дополнительные органы, называемые в литературе APS (accessory proboscis structure – Taylor, 1990), в подсемействе Raphitominae были обнаружены как у вида с полным набором органов переднего отдела пищеварительной системы (*Vepracula vepratrica* – Рис. 2А), так и у вида, демонстрирующего полную редукцию радулы, хобота, слюнных желез и ядовитого аппарата (*Tritonoturris subbrissoides* – Рис. 2D).

Случаи возникновения новых структур в полости ринхоцеля были отмечены ранее для представителей других семейств Conoidea. В подсемействах Crassispirinae и Zemasinae семейства Turridae возникновение новых органов в полости ринхоцеля всегда сопровождается значительной редукцией переднего отдела пищеварительной системы (Sysoev, Medinskaya, 2003; Fedosov, Kantor, 2008). В семействе Terebridae APS встречается как у видов с редуцированной пищеварительной системой (*Terebra affinis*), так и у видов, не демонстрирующих признаков редукции (*Hastula bacillus*). Для Raphitominae (и для семейства Conidae в целом) формирование дополнительных структур в ринхоцеле отмечается впервые.

Если орган, лежащий в ринхоцеле *Vepracula vepratrica* по своему строению в целом соответствует APS Terebridae, то структура, обнаруженная у *Tritonoturris subbrissoides*, имеет строение уникальное для Conoidea.

Возможные механизмы эволюционных преобразований переднего отдела пищеварительной системы Raphitominae. Биологический смысл редукции сложившегося комплекса органов переднего отдела пищеварительной системы, обеспечивающего необычайно эффективный механизм питания Conoidea, не совсем ясен. По всей видимости, утрате радулы предшествует специализация питания, при которой классический способ питания Conoidea теряет свои преимущества. Возможно, что, специализация питания связана с переходом к

питанию малоподвижными животными. Частичная или полная редукция прочих органов переднего отдела пищеварительной системы, объясняется функциональной взаимосвязью органов, обеспечивающих классический механизм питания *Conoidea*, и, вероятно, эволюционирующих как единый модуль.

Обилие вариантов строения переднего отдела пищеварительной системы, в том числе связанных с утратой радулы в подсемействе *Raphitominae*, по-видимому, можно объяснить возникновением данной группы в результате пedomорфоза. Это предположение уже высказывалась ранее (Kantor, Taylor, 2002) и могло бы объяснить упрощение строения пищеварительной системы. При онтогенезе моллюсков передний отдел пищеварительной системы “прогрессивно недоразвивается”, этим можно объяснить особенности строения некоторых структур переднего отдела пищеварительной системы *Raphitominae*.

Из литературных данных (Ball, *et al*, 1997; Ball, 2002) известно, что слюнные желёзы *Nucella lapillus* (Muricidae), имеющие у взрослого моллюска ацинозное строение, проходят в развитии стадию парных полых трубчатых зачатков, открывающихся в буккальную полость. Развитие ацинозных слюнных желёз *Conoidea*, в том числе, подсемейств, близких к *Raphitominae* и *Mangeliinae*, по всей видимости, протекает так же. Трубчатые слюнные железы *Raphitominae* и *Mangeliinae* могут представлять собой удлинённые зачатки ацинозных слюнных желёз, остановившиеся в развитии и сохраняющиеся в таком состоянии в течение всей жизни моллюска.

Точно так же можно трактовать просто устроенные, лишённые элементов вооружения вершины зубы большинства мелких *Raphitominae*. Согласно данным Нибаккена (Nybakken, 1990) в онтогенезе моллюсков рода *Conus* происходит последовательное усложнение строения зубов радулы от простых шиловидных до высоко специализированных, несущих сложные элементы вооружения. Простая форма зубов некоторых *Raphitominae* может быть связана с ранней остановкой развития радулярного влагалища, в результате которой система одонтобластов, обеспечивающих формирование зубов сложного строения у большинства представителей *Conidae*, недоразвивается.

Пропульсаторный орган ядовитой железы *Raphitominae* имеет характерное строение и всегда состоит только из одного слоя мускулатуры, тогда как у

представителей всех прочих групп Conoidea он устроен сложнее и может включать три и даже более мускульных слоёв, как правило, разделённых слоем соединительной ткани. Относительно более простое строение пропульсаторного органа Raphitominae также может быть результатом остановки его развития на ранней стадии. Остановка развития органов переднего отдела пищеварительной системы на всё более ранних стадиях может приводить к недоразвитию основных органов переднего отдела пищеварительной системы, радулы, хобота, ядовитого аппарата и слюнных желёз. Это, соответственно, ведёт к утере во взрослом состоянии комплекса органов, ответственного за классический для коноидей механизм питания, наблюдающейся во многих параллельных группах Raphitominae.

Ещё одна особенность Raphitominae, наводящая на мысль о пedomорфозе – обилие в подсемействе представителей, характеризующихся исключительно мелкими размерами.

Анализ морфологии некоторых родов Raphitominae. В ходе работы были дополнены данные по морфологии различных родов подсемейства Raphitominae. Из 35 исследованных родов 14 были представлены двумя или более представителями. Для 6 из исследованных родов (*Buccinaria*, *Kermia*, *Leiosyrinx*, *Phymorhynchus*, *Teretiopsis*, *Veprecula*) гипотеза о монофилии не была отвергнута, 8 родов (*Daphnella*, *Gymnobela*, *Hemilienardia*, *Mioawateria*, *Philbertia*, *Pseudodaphnella*, *Raphitoma*, *Tritonoturris*) признаны парафилетическими.

В качестве примеров ниже приведены наши замечания по морфологии и таксономическом статусе двух наиболее крупных родов, Raphitominae, *Gymnobela* и *Daphnella*, на долю которых приходится около половины глубоководной фауны и существенная часть мелководных представителей подсемейства. В родовых очерках использованы данные о распространении представителей разных родов в Мировом Океане, помогающие интерпретировать особенности эволюции и распределения морфологических признаков в разных родах.

1. *Daphnella* Hinds, 1844

Была исследована морфология представителей семи видов рода, относящихся к подроду *Daphnella*: *D. boholensis*, *D. cladara*, *D. lifouana*, *D. ornata*, *D. pulvisculus* и двум видам, остающимся неописанными на данный момент: *D. sp. aff. ticaonica* и

D. sp.2. Кроме номинативного подрода была исследована морфология *D. (Diaugasma) olyra*, а из литературы (Kantor, Taylor, 2002) были взяты данные по морфологии *D. (Hemidaphne) reeveana*. Для представителей всех видов была изучена морфология переднего отдела пищеварительной системы. Для представителей *D. cladara*, *D. mitrellaformis*, *D. ornata*, *D. pulvisculus* и *D. sp.2*, было исследовано строение зубов радулы. В ходе исследований было показано, что у *D. boholensis*, *D. lifouana* зубы радулы отсутствуют. У *D. (Diaugasma) olyra* радулярный аппарат полностью отсутствует.

Все исследованные нами виды рода населяют тропические воды Тихого океана. Исследованные в данной работе экземпляры собраны с батимальных глубин в районе Новой Каледонии, Кораллового моря и хребта Лоялти (*D. cladara* – около 520 м, *D. mitrellaformis* – около 350 м, *D. pulvisculus* – 270-450 м, *D. sp.2* – 600-900 м), а так же с глубин верхней сублиторали (10-50 метров) в районе Вануату (*D. boholensis*, *D. lifouana*, *D. ornata*, *D. sp. aff. ticaonica* (114м), *D. (Diaugasma) olyra*).

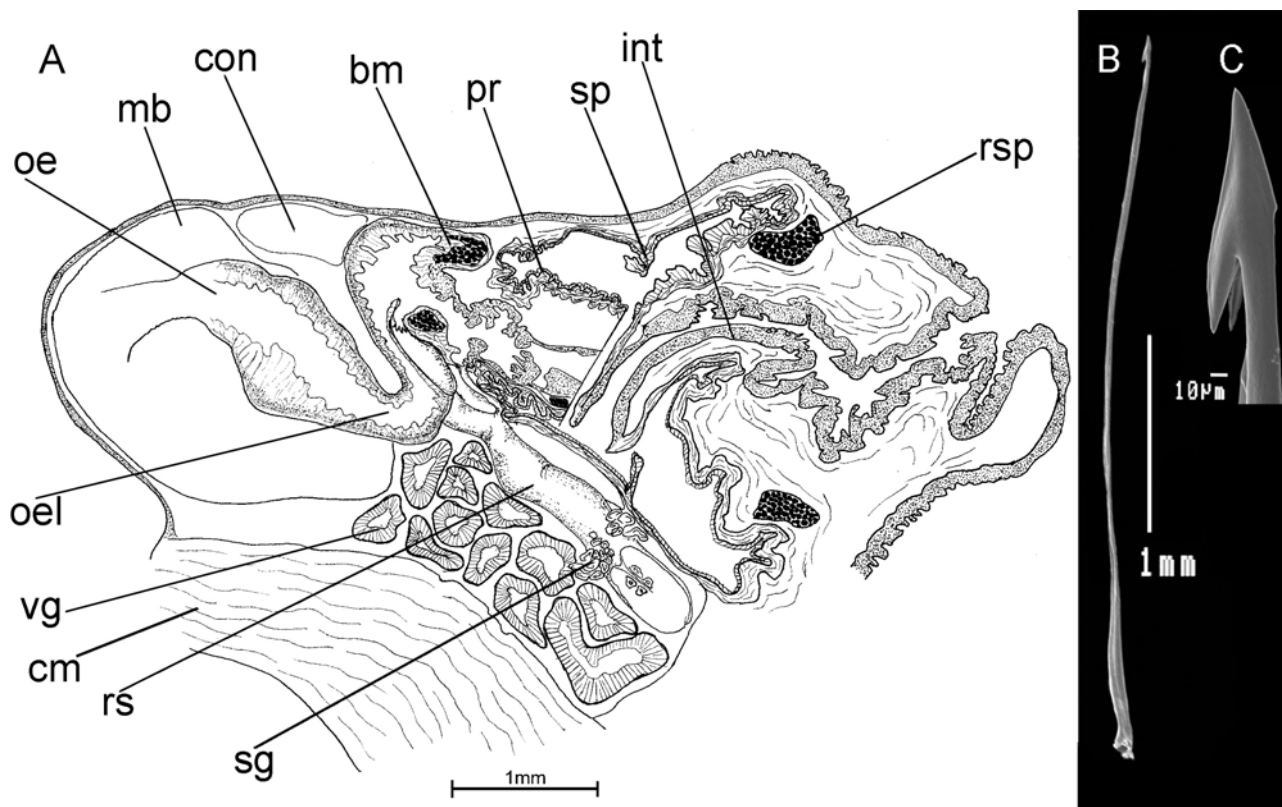


Рис. 3. Морфология *Daphnella cladara*. А. Схема продольного среза переднего отдела пищеварительной системы. Хобот показан не полностью. **bm** – буккальная масса; **cm** – колюмеллярный мускул; **con** – окологлоточное нервное кольцо; **int** - интроверт; **mb** – пропульсаторный орган ядовитой железы; **oe** – пищевод; **oel** – петля пищевода; **pr** – хобот; **rs** – радулярное влагалище; **rsp** – сфинктер ринхостома; **sg** – слюнная железа; **sp** – септа; **vg** – ядовитая железа. В. Зуб радулы, общий вид. С. Строение вершины зуба радулы.

Исследованные нами виды «рода» кардинально различаются по строению переднего отдела пищеварительной системы. У исследованных батинальных видов, характеризующихся довольно крупной раковиной (не менее 1,5 см) органы переднего отдела пищеварительной системы, хобот, радула, ядовитая и слюнные железы, всегда присутствуют и хорошо развиты. При этом в деталях строения переднего отдела пищеварительной системы и зубов радулы исследованные глубоководные виды довольно сильно различаются.

У *D. cladara* зубы радулы необычайно длинные, около 3,7 мм, отношение длины зуба к высоте устья около 22%, что на 1-2 порядка больше среднего для Raphitominae. Вершина имеет необычное строение, несёт две отчётливые зазубрины, направленные в сторону адапикального отверстия.

D. pulviscula и *D. sp.2* сходны между собой по строению переднего отдела пищеварительной системы и зубов радулы. Зубы радулы у обоих видов имеют шиловидную форму и простую вершину. Основание зубов имеет характерную скульптуру из многочисленных бугорков. Отношение длины зуба к высоте устья *D. pulviscula* и *D. sp.2* составляет 1,2 и 1,4% соответственно.

Зубы радулы *D. mitrellaformis* по относительному размеру и строению напоминает зубы видов рода *Gymnobela*, однако, зазубрины на вершине зуба очень слабо выражены.

У некрупных сублиторальных видов рода радула и прочие органы, обеспечивающие отравление жертвы при питании могут присутствовать (*D. ornata*, *D. sp. aff. ticaonica*). У других видов (*D. boholensis*, *D. lifouana*), при сохранении ядовитой железы, слюнных желёз и хобота обнаруживается сильная редукция радулы, зубы радулы отсутствуют. У *D. (Hemidaphne) reeveana* наблюдается значительная редукция хобота при сохранении зубов радулы. Наконец, у *D. (Diaugasma) olyra* из органов переднего отдела пищеварительной системы сохраняется только слюнная железа. Общей чертой всех мелководных представителей является наличие хорошо развитого интроверта, занимающего во ввёрнутом состоянии существенную часть объёма ринхоцея.

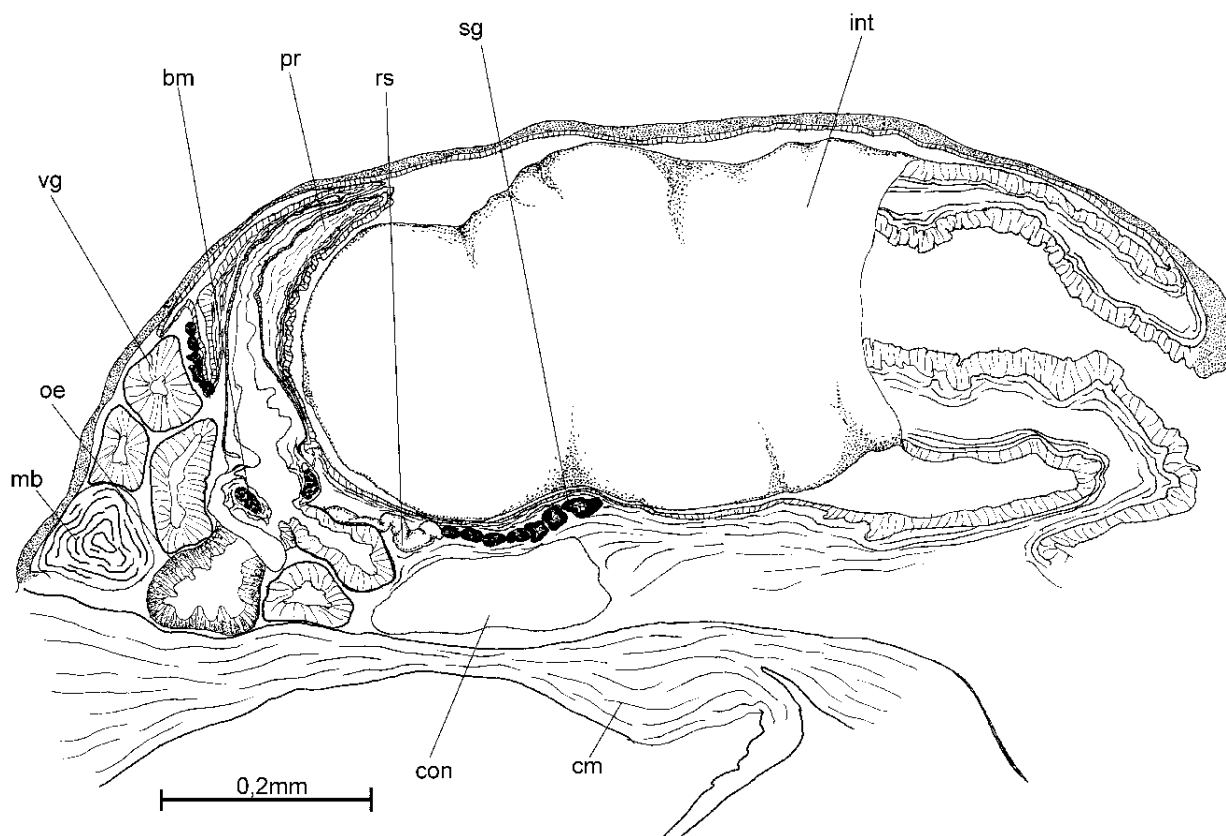


Рис. 4. Схема продольного среза переднего отдела пищеварительной системы *Daphnella bohollensis*. **bm** – буккальная масса; **cm** – колюмеллярный мускул; **con** – окологлоточное нервное кольцо; **int** – интrovers; **mb** – пропульсаторный орган ядовитой железы; **oe** – пищевод; **pr** – хобот; **sg** – слюнная железа; **vg** – ядовитая железа.

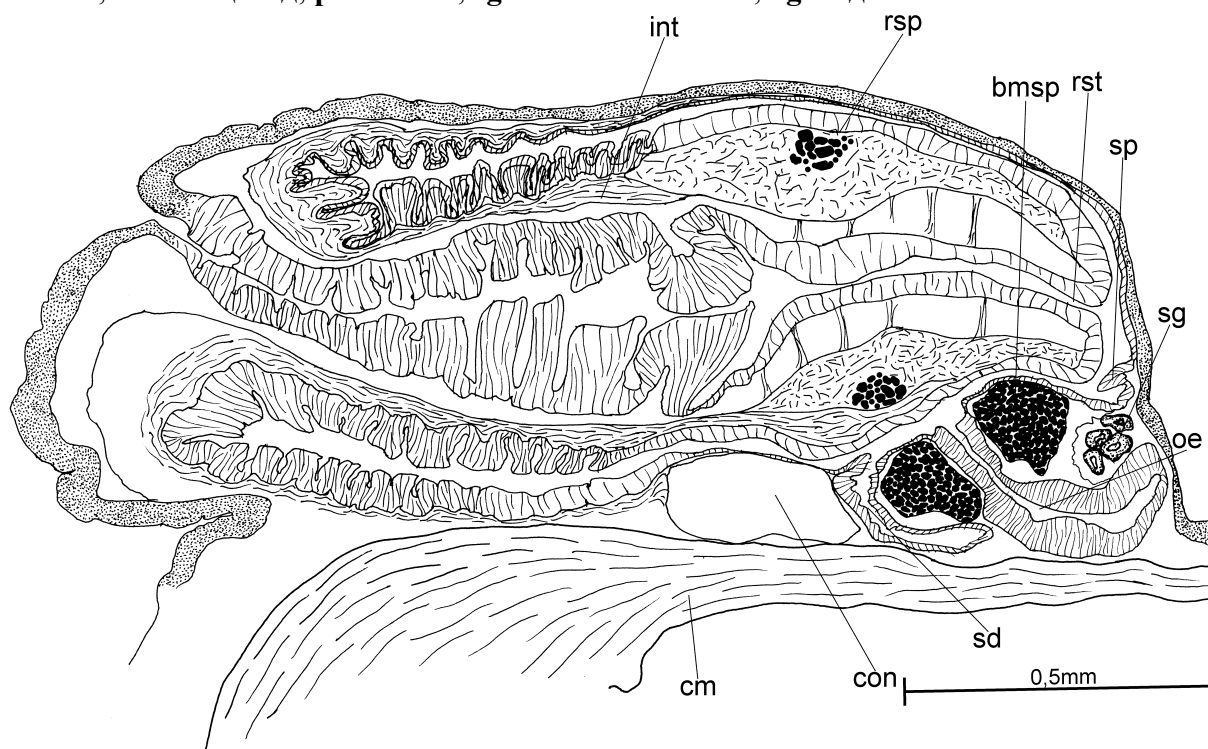


Рис. 5. Схема продольного среза переднего отдела пищеварительной системы *Daphnella (Diaugasma) olyra*. **bmsp** – сфинктер буккальной массы; **cm** – колюмеллярный мускул; **con** – окологлоточное нервное кольцо; **int** – интrovers; **oe** – пищевод; **rsp** – сфинктер ринхостомы; **sd** – проток слюнной железы; **sg** – слюнная железа; **sp** – септа.

Анализ строения переднего отдела пищеварительной системы и зубов радулы представителей рода *Daphnella* позволяет условно разделить исследованных представителей на несколько групп, характеризующихся разным строением этих структур:

1. *D. cladara*
2. *D. pulvisculus*, *D. sp.2*
3. *D. ornata*, *D. sp. aff. ticaonica*
4. *D. bohollensis*, *D. lifouana*
5. *D. (Diaugasma) olyra*

Для причисления *D. mitrellaformis* к одной из групп по морфологии требуется дополнительное исследование переднего отдела пищеварительной системы, а для *D. (Hemidaphne) reeveana* – исследование строения радулы.

Такое разнообразие вариантов строения у видов рода *Daphnella* говорит о том, что этот род явно сборный и его современная таксономия не отражает родства его представителей. Род требует ревизии.

2. *Gymnobela* Verrill, 1884

В ходе данной работы была исследована морфология представителей десяти видов рода *Gymnobela*: *G. engonia*, *G. frielei*, *G. ioessa*, *G. yoshidai* и шести неописанных видов, предварительно отнесённых к роду *Gymnobela*: *G. sp.1*, *G. sp.7*, *G. sp.15*, *G. sp.30*, *G. sp.32*, *G. sp.61*, *G. sp.91*. Для всех этих видов была исследована морфология переднего отдела пищеварительной системы. Данные по морфологии *G. emertoni* и *G. pyrrhogramma* были взяты из литературы (Kantor, Taylor, 2002). Было исследовано строение зубов радулы *G. yoshidai*, *G. sp.1*, *G. sp.15*, *G. sp.30*. Данные о строении зубов радулы *G. engonia*, *G. frielei*, *G. ioessa*, *G. emertoni*, *G. pyrrhogramma* были взяты из литературы (Bouchet, Waren, 1980; Sysoev, 1997; Kantor, Taylor, 2002).

G. frielei, *G. emertoni*, *G. engonia*, *G. pyrrhogramma* населяют Атлантические воды северного полушария. *G. yoshidai* и *G. ioessa* распространены на батимальных глубинах в Индо-Пацифике, включая воды Новой Каледонии (Sysoev, Bouchet, 2001). Все неописанные на данный момент виды, фигурирующие в данной работе,

известны по единичным экземплярам, собранным в районе Новой Каледонии, Кораллового моря и Вануату.

Почти у всех исследованных представителей рода присутствует полный набор структур переднего отдела пищеварительной системы, радулы, хобота, ядовитого аппарата и слюнных желёз, и эти органы хорошо развиты. Единственным исключением является *G. emertoni*, у которой полностью отсутствует ядовитая железа, а радула, хобот и слюнная железа очень сильно редуцированы.

Зубы радулы у большинства исследованных представителей рода *Gymnobela*, очень хорошо развиты, отношение длины зуба радулы к высоте устья составляет более 1,5 – 2% , а у *G. frielei* – 5,7%. На вершине зуба имеются две хорошо выраженных зазубрины, одна из них направлена в сторону небольшого адапикального отверстия, другая – в противоположную сторону. В совокупности они образуют подобие наконечника на вершине зуба.

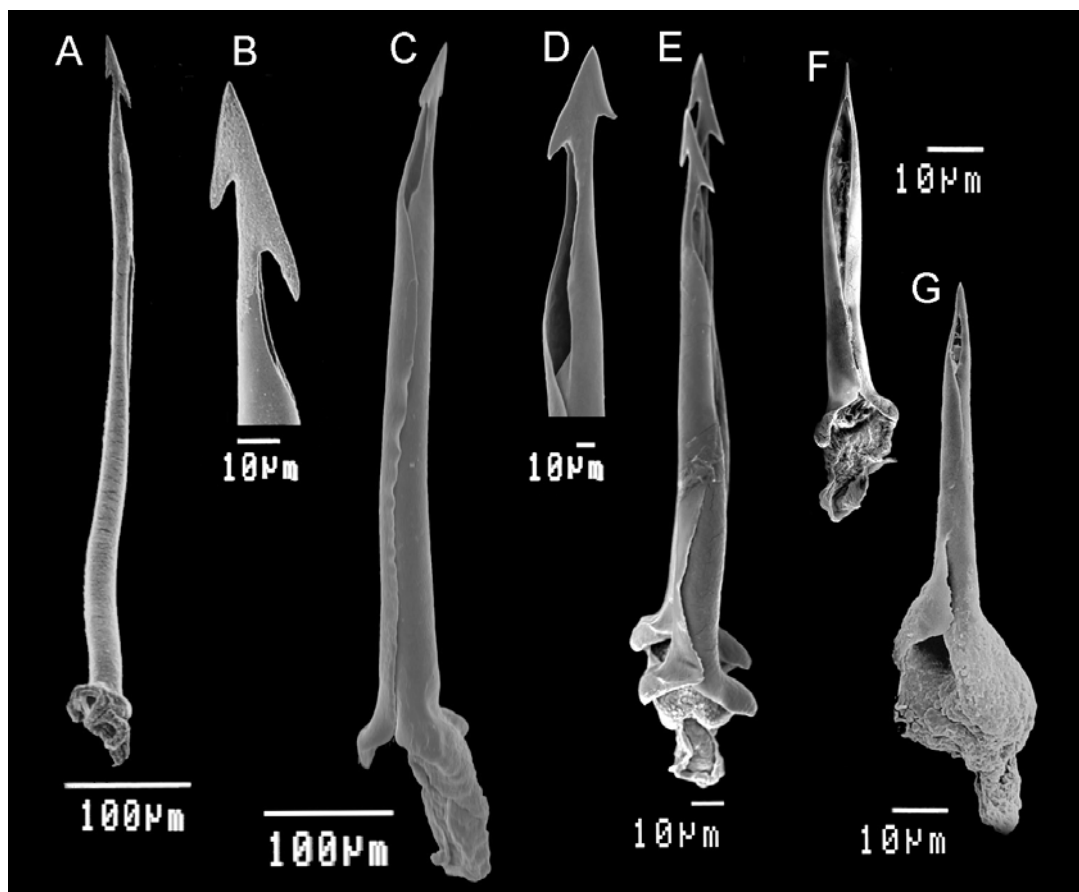


Рис. 6. Зубы радулы некоторых представителей рода *Gymnobela*: A, B. *Gymnobela pyrrhogramma* A – общий вид; B – вершина (Kantor, Taylor, 2002); C, D. *Gymnobela yoshidai*, C – общий вид; D – вершина E. *Gymnobela* sp.30; F. *Gymnobela* sp.1; G. *Gymnobela emertoni* (Kantor, Taylor, 2002)

Иное строение имеют зубы радулы *G. emertoni* и *G. sp.1*. Зубы относительно короткие (отношение длины зуба радулы к высоте устья 0,29% и 0,75% соответственно). Вершина имеет простое строение, лишена зазубрин, лезвий и прочих элементов вооружения.

Всех исследованных представителей можно отнести к трём группам по типу строения радулы и переднего отдела пищеварительной системы:

1. *G. engonia*, *G. frielei*, *G. ioessa*, *G. yoshidai*, *G. sp.7*, *G. sp.15*, *G. sp.30*, *G. sp.32*, *G. sp.61*, *G. sp.91*, *G. pyrrhogramma*.

2. *G. sp.1*.

3. *G. emertoni*.

Согласно морфологическим данным объём рода *Gymnobela*, должен быть пересмотрен. Виды первой группы, близкие по морфологии к типовому виду, *G. engonia* наиболее удовлетворяют диагнозу рода. Вид, предварительно отнесённый к роду *Gymnobela*, *G. sp.1* должен быть описан в составе другого рода. Вид *G. emertoni* должен быть исключён из рода *Gymnobela*.

4. Филогенетический анализ

На основании морфологических данных и данных о последовательности фрагмента гена 16S рРНК была сделана попытка реконструировать родственные отношения некоторых представителей Raphitominae.

Для морфологического анализа были выделены 49 признаков, среди них 25 признаков относятся к строению переднего отдела пищеварительной системы, 10 признаков описывают раковину, 14 признаков – строение зубов радулы.

В качестве внешних групп были взяты *Conus boholensis* (Conidae, Coninae), *Hastula bacillus* (Terebridae) и *Mangelia nebula* (Conidae, Mangeliinae).

Попытка выявить филогенетические отношения всех 88 исследованных морфологически таксонов показала, что для достоверного анализа матрицы, состоящей из такого большого числа таксонов необходимо привлечение существенно большего числа признаков, чем было выделено. Полученная кладограмма обладала практически нулевой информативностью. Большинство узлов оказались политомичны, так что достоверно судить о филогенетических

отношениях между всеми исследованными представителями на основании имеющихся морфологических данных не представляется возможным.

Для увеличения разрешения финальной кладограммы количество анализируемых таксонов было сокращено до 26 (не включая внешних групп). Для дальнейшего анализа были выбраны только те таксоны, для которых были получены данные о последовательности гена 16S рРНК.

На основании анализа матрицы признаков методом Байесовского анализа (MrBayessample) была получена кладограмма, отражающая сходство морфологии исследуемых таксонов (Рис. 7).

Представленная кладограмма характеризуется низкими значениями поддержки большинства узлов, так что достоверно судить о филогенетических отношениях исследованных таксонов не представляется возможным. Однако из общей топологии деревьев можно делать некоторые выводы о таксономии группы в целом и применимости морфологического подхода к филогении Raphitominae.

Формальный анализ данных морфологии подтвердил монофилию Raphitominae. Причём внешний узел, объединяющий крайние таксоны Raphitominae имеет достаточно высокую поддержку. Из трёх рассмотренных внешних групп *Mangelia nebula* по результатам Байесовского анализа оказалась ближе к Raphitominae, чем *Conus boholensis* и *Hastula bacillus*.

Наиболее важной из них является объединение в один монофилетичный таксон видов, характеризующихся редукцией переднего отдела пищеварительной системы (Таксон 1). Этот узел, имеет очень высокую степень достоверности по результатам Байесовского анализа (0,98). Единственный вид, демонстрирующий тенденцию к редукции и не попавший в этот таксон – *Daphnella lifouana*. Этот вид характеризуется редукцией (но не полной утратой) радулярного влагалища, остальные органы переднего отдела пищеварительной системы развиты нормально.

Этот результат, является крайне сомнительным. Он не учитывает высокой частоты гомоплазий (то есть, ярко выраженной тенденции к параллелизмам) в эволюции Raphitominae. В главе, посвящённой обсуждению морфологии исследованных представителей Raphitominae с привлечением данных по их географическому и батиметрическому распределению, было показано, что



Рис. 7. Консенсусное дерево (50% majority rule), суммирующее 73495 элементарных деревьев, полученных методом Байесовского анализа. Значения достоверности (posterior probability) для узлов кладограммы указаны в долях единицы.

редукция органов переднего отдела пищеварительной системы происходила в эволюции явно неоднократно.

В рассматриваемой кладограмме исследованные мелководные представители Raphitominae образуют монофилетичную группу (Таксон 2), однако, внешний узел, образующий этот таксон, поддержан слабо. Кроме того, в этот таксон оказываются включены «глубоководные» представители, характеризующиеся значительной степенью редукции переднего отдела пищеварительной системы, *Teretiopsis abyssalis* и *Mioawateria* sp.3. Этот результат выглядит сомнительно и, по всей видимости, также является артефактом.

Глубоководные виды, характеризующиеся полным набором структур переднего отдела пищеварительной системы, занимают в кладограмме базальное положение по отношению к мелководным представителям подсемейства (Таксон 3).

Была проанализирована последовательность участка гена 16S рибосомальной РНК длиной около 495-500 пар оснований. После выравнивания длина фрагмента возросла до 539 пар оснований. В качестве внешних групп взяты три вида конусов (*C. striatus*, *C. textile*, *C. californicus*) последовательности 16S рРНК этих видов были взяты из базы данных генбанка.

Полученное дерево характеризуется высокой степенью поддержки большинства терминальных узлов. Более глубокие узлы в большинстве случаев не поддерживаны. Топология полученного дерева говорит о монофилии Raphitominae, что следует из 100% поддержки 33-го узла.

Для удобства описания топологии дерева, оно было условно разделено на 6 отдельных таксонов, к которым относятся 31 из 34 исследованных представителей. Среди них только таксоны А и В имеют достоверно высокий уровень поддержки.

Таксоны А, В, и С включают исключительно мелководных (литоральных и сублиторальных) представителей подсемейства и образуют вместе единый таксон, имеющий, однако, недостаточную величину поддержки. Таксоны D, E, и F занимают базальное положение в кладограмме и полностью состоят из «глубоководных» представителей подсемейства (встречающихся на глубине более 250 метров). Такая топология дерева может означать, что глубоководные представители эволюционируют медленнее (что следует из сравнения

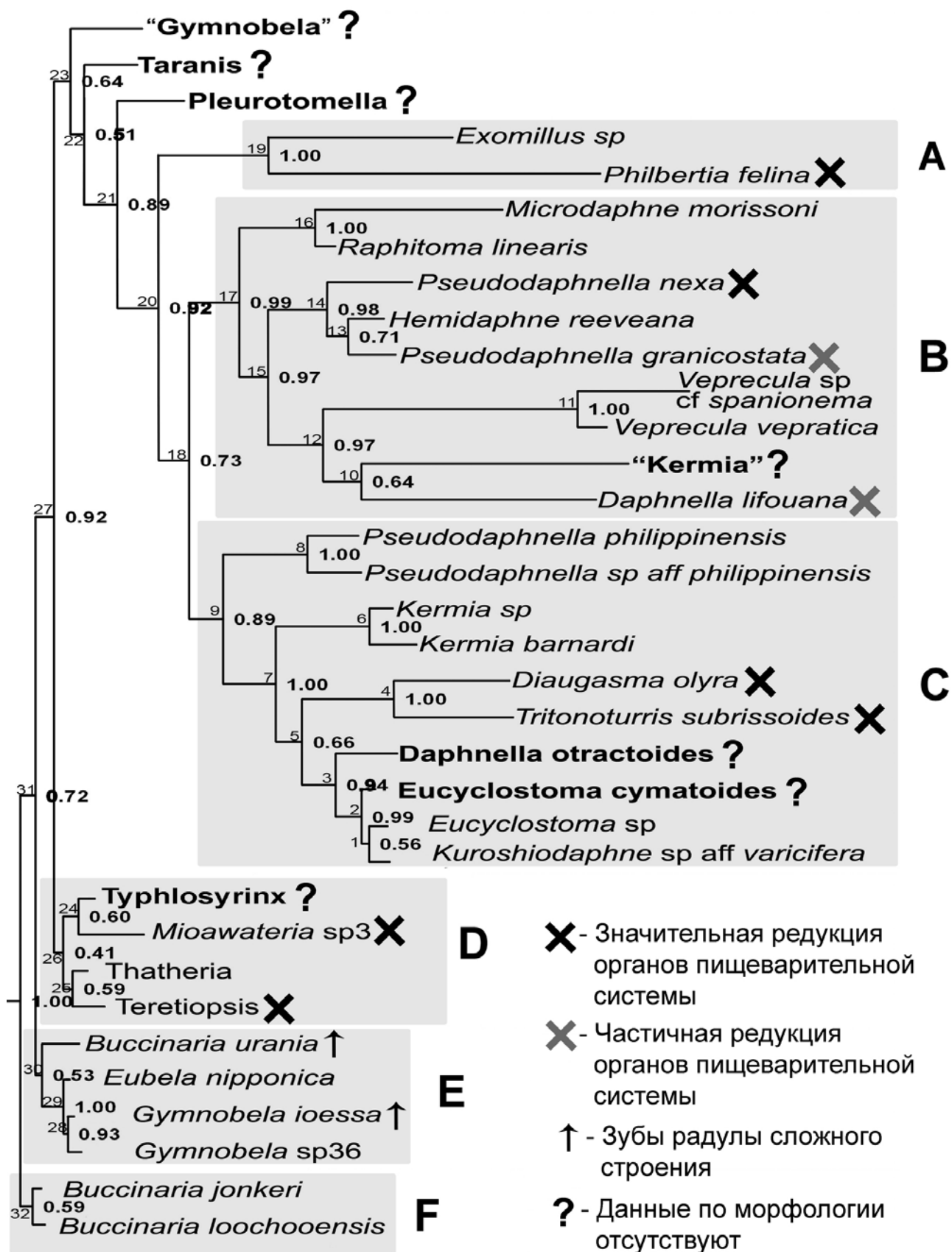


Рис. 86. Модифицированное строго консенсусное дерево, суммирующее 62268 элементарных деревьев, полученных методом Байесовского анализа. Внешние группы исключены. Цифрами показаны номера узлов, жирными цифрами - поддержки узлов в долях единицы.

филогенетических расстояний на кладограмме) и, соответственно, сохраняют многие признаки в предковом состоянии.

Распределение на кладограмме представителей, с редуцированным комплексом органов переднего отдела пищеварительной системы подтверждает предположение о многократной параллельной редукции этих органов в разных ветвях *Raphitominae*. Случаи редукции отмечены в четырёх крупных кладах *Raphitominae* из шести (исключения составляют базальные таксоны E и F). В шести достоверно поддержанных кладах сосуществуют виды с редуцированными органами переднего отдела пищеварительной системы и виды, не демонстрирующие редукции. Из этого следует, что 8 видов, демонстрирующие редукцию переднего отдела пищеварительной системы, рассмотренные в данном исследовании, представляют, по крайней мере, 6 параллельно эволюционирующих ветвей. Заслуживает внимания тот факт, что из всех исследованных видов *Raphitominae* только у представителей базального клада E отмечены зубы радулы сложного строения, напоминающие зубы конусов. Представители остальных таксонов имеют сильно упрощенные зубы радулы, лишённые элементов вооружения вершины или характеризуются редукцией радулы. Это подтверждает предположение о том, что общее упрощение радулярного аппарата является ярко выраженной тенденцией морфологической эволюции *Raphitominae*.

В заключение можно оценить преимущества и недостатки различных подходов к филогении *Raphitominae*. Чисто конхологический подход, явно не в состоянии разрешить филогению подсемейства, хотя, в большинстве случаев может успешно использоваться для определения видовой принадлежности моллюсков. Морфологический подход с использованием признаков строения переднего отдела пищеварительной системы и радулы оказался исключительно полезным и позволил прояснить родственные связи внутри надсемейства *Conoidea*. Однако этот метод оказался недостаточно эффективным в применении к филогении подсемейства *Raphitominae*. В первую очередь это связано с многочисленными примерами параллельной эволюции морфологических признаков, искажающими картину родственных отношений в подсемействе, основанную на морфологии. В этой ситуации использование методов молекулярной филогении является единственным способом оценки родственных

отношений в группе. Однако, «зоологическая» информативность таких построений весьма низка. Кроме того, для значительного числа видов единственным доступным материалом являются коллекции зоологических музеев, не пригодные для применения методов молекулярной филогенетики. Это говорит о необходимости комплексного подхода к филогении группы с изучением как морфологических, так и молекулярных признаков.

Выводы.

1. На основании исследования морфологии 66 новых представителей подсемейства Raphitominae было выделено 7 новых для подсемейства типов строения переднего отдела пищеварительной системы, что увеличило число известных типов до 16. Согласно этим результатам, Raphitominae является наиболее разнообразной группой Conoidea в плане строения переднего отдела пищеварительной системы.
2. Редукция органов переднего отдела пищеварительной системы является характерной тенденцией эволюции Raphitominae. Редукция происходила неоднократно в параллельно эволюционирующих ветвях подсемейства.
3. Большинство изученных нами родов Raphitominae (в принятом объёме) являются парафилетичными. Из 8 родов, для которых было изучено более двух видов, только для одного монофилия пока не опровергнута на основании морфологических и/или молекулярных данных.
4. Филогенетический анализ как морфологических, так и молекулярных признаков подтверждает монофилию Raphitominae.
5. По результатам филогенетического анализа сублиторальные представители подсемейства Raphitominae занимают более продвинутое положение в системе подсемейства. Батимальные и абиссальные виды в плане морфологии и последовательности 16S рРНК ближе к предковому состоянию.
6. Для разрешения филогении Raphitominae необходимо использование как морфологических, так и молекулярных данных. Чисто морфологический подход не в состоянии разрешить филогению группы из-за многочисленных случаев параллельной эволюции морфологических признаков, отмеченных в подсемействе.

Список печатных работ автора, опубликованных по теме диссертации:

1. Fedosov A.E. Anatomy of accessory rhynchodeal organs of *Veprecula vepratica* and *Tritonoturris subbrissoides*: new types of foregut morphology in Raphitominae (Conoidea) // *Ruthenica*, 2007. №17(1-2). – P.33-41.
2. Федосов А.Э. Редукция структур пищеварительной системы у хищных брюхоногих моллюсков надсемейства Conoidea (Gastropoda: Neogastropoda) // *ДАН*, 2008. 419(2). – С.715-717.
3. Fedosov A.E., Kantor Yu.I.. Toxoglossan gastropods of the subfamily Crassispirinae (Turridae) lacking a radula: with a discussion of the status of the subfamily Zemaciinae // *Journal of Molluscan Studies*, 2008. №74. – P.27-35.
4. Ю.И. Кантор, А.Э. Федосов. Характер развития переднего отдела пищеварительной системы в эмбриогенезе *Buccinum undatum* как новое свидетельство против монофилии Neogastropoda // *Морские, пресноводные и наземные моллюски: современные результаты исследований в области таксономии, экологии и филогении. Авторефераты докладов конференции. Санкт-Петербург, 14-17 ноября 2006.* С.15-117.
5. Fedosov A.E. First case of radula-less representatives of the subfamily Crassispirinae (Turridae) with reassessment of taxonomic status of subfamily Zemaciinae (Turridae) // *World congress of malacology. Abstracts. Antwerp, Belgium, 15-20 July 2007.* P. 61-62.
6. Kantor Yu.I., Fedosov A.E. What is supporting the Neogastropoda monophily? New evidence for the parafily // *World congress of malacology. Abstracts. Antwerp, Belgium, 15-20 July 2007.* P. 111.