

УДК 594.3:591.431

## ГИСТОЛОГИЯ СТЕНКИ ХОБОТА И ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПИТАНИЯ МОЛЛЮСКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА COLINAE (BUCCINIDAE: GASTROPODA)

А. Р. Косьян

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: kosalisa@yandex.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

**Гистология стенки хобота и предполагаемые механизмы питания моллюсков подсемейства Colinae (Buccinidae: Gastropoda).** – Косьян А. Р. – Изучена гистология стенки хобота 15 видов букцинид подсемейства Colinae. Стенка хобота имеет разнообразное строение и может отличаться даже у видов одного рода. Типичная структура представлена тонкими наружным кольцевым и внутренним продольным слоями мышц. Такое строение найдено у видов *Retifusus parvus*, *R. jessoensis* и *Retimohnia bella*, первый из которых, скорее всего, использовал яд для обездвиживания жертвы. Утолщение или увеличение числа слоев мышц и соединительной ткани в стенке, обнаруженное у других изученных видов родов *Plicifusus*, *Colus*, *Latisipho* и *Aulacofusus*, могло быть вызвано увеличением механической нагрузки на хобот во время питания. Хотя структура стенки хобота отражает скорее особенности питания, нежели филогенетическое родство, она может быть использована в видовой систематике.

*Ключевые слова:* букциниды, гастроподы, Colinae, пищеварительная система, питание, хищничество, анатомия, хобот.

**Histology of the proboscis wall and possible mechanisms of feeding of mollusks from the subfamily Colinae (Buccinidae: Gastropoda).** – Kosyan A. R. – We studied the histological structure of the proboscis wall of 15 species of the buccinid subfamily Colinae. The proboscis wall has a varied structure which may differ even in the species of the same genus. Typical structure was represented by two thin layers of muscles, the outer circular and the inner longitudinal. This basic type was found in *Retifusus parvus*, *R. jessoensis*, and *Retimohnia bella*, the first one probably using some venom to immobilize the prey. The thickening or development of additional muscle layers and connective tissue, found in other studied species of the genera *Plicifusus*, *Colus*, *Latisipho*, and *Aulacofusus*, may be caused by heavy mechanical loads to the proboscis while feeding. Although the proboscis structure reflects the peculiarities of feeding mechanism rather than phylogenetic relationships, it may be used as systematic character on a specific level.

*Key words:* buccinids, gastropods, Colinae, digestive system, feeding, predation, anatomy, proboscis.

### ВВЕДЕНИЕ

Хобот – характерная черта морских плотоядных брюхоногих моллюсков, являющаяся важнейшим приспособлением к хищничеству и возникавшая параллельно и независимо в разных группах (Ponder, 1973; Kantor, 2002). Хобот представляет собой мускульный гидростатический орган, способный осуществлять сложные движения: открывать или просверливать раковины двустворчатых моллюсков, захватывать и удерживать крупную добычу, доставать труднодоступные пищевые объекты из укрытий, копать и т.д. В подавляющем большинстве случаев

эта работа осуществляется с помощью радулы, которая находится внутри. Анатомия и функциональная морфология хобота подробно изучена у *Vuccinum undatum* (Wilmann, 1942) и *Conus* (Green, Kohn, 1989). А. И. Мединской (Medinskaya, 1992) было проведено гистологическое исследование хоботов представителей 6 семейств неогастропод, обнаружившее разнообразие строения их стенок, обусловленное, по мнению автора, различиями в спектре и механизме питания моллюсков. Сложное строение стенки хобота существенно различалось даже у представителей одного семейства, что подразумевает быстрые эволюционные изменения в близкородственных группах.

Известно, что систематика большинства морских брюхоногих моллюсков основана на признаках раковины и радулы, которые, однако, обладают большой изменчивостью. Мы показали, что в ряде случаев анатомические признаки переднего отдела пищеварительной системы, в частности, хобота, различаются у разных родов букцинид и, наряду с признаками раковины и радулы, позволяют более точно проводить родовую диагностику (Kosyan, Kantor, 2009). В данной работе более детально исследовано строение стенки хобота 15 видов букцинид обширного малоизученного подсемейства *Colinae* и проведен сравнительный анализ полученных данных. С одной стороны, изучение гистологии хоботов близкородственных видов поможет оценить значение строения стенки хобота в систематике этой группы, с другой – сделать предположения о рационе и механизмах питания представителей *Colinae*, об образе жизни которых почти ничего не известно.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фиксированные моллюски были отобраны из коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Музея Института биологии моря ДВО РАН (г. Владивосток). Срезы хоботов толщиной 5 мкм были изготовлены по стандартной методике, окрашены гематоксилином и эозином и исследованы под световым микроскопом.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По гистологическому строению стенки (но не по функциям) исследованные хоботы *Colinae* можно разделить на три типа.

1. У большинства видов: *Colus islandicus* (Mohr, 1786), *Retimohnia bella* (Ozaki, 1958), *Retifusus parvus* (Dall, 1877), *R. jessoensis* (Schrenk 1863), *Plicifusus elaeodes* (Dall, 1907), *P. maehirai* (Tiba, 1980) и *P. kroeyeri* (Møller, 1842) стенка хобота состоит из двух мышечных слоев: наружного кольцевого (cm1) (располагающегося сразу под эпителием) и внутреннего продольного (lm1) (находящегося под кольцевым). Толщина мышечных слоев представителей *Retimohnia* и *Retifusus* одинаково небольшая, приблизительно равна толщине покровного эпителия, зато присутствует большое количество соединительной ткани, подстилающей слой продольных волокон (таблица, рис. 1, В, D – E). Мышечные слои представителей *Colus* и *Plicifusus* значительно толще покровного эпителия, причем толщина слоя продольных волокон существенно превосходит толщину слоя кольцевых, а соединительная

ткань присутствует в небольших количествах в виде вкраплений в продольный мышечный слой (см. таблицу, рис. 1, А, С, рис. 2 А).

Типы гистологического строения стенки хобота Buccinidae

Тип строения	Вид	Ep	Cm1	Cm2	Lm1	Lm2	Sm	Cnt	Источник
1	<i>Colus islandicus</i>	1	2	–	3	–	–	4	Здесь
1	<i>Retimohnia bella</i>	1	2	–	3	–	–	4	То же
1	<i>Retifusus parvus</i>	1	2	–	3	–	–	4	«
1	<i>Retifusus jessoensis</i>	1	2	–	3	–	–	4	Kosyan, Kantor, 2009
1	<i>Plicifusus elaeodes</i>	1	2	–	3	–	–	4	Здесь
1	<i>Plicifusus maehirai</i>	1	2	–	3	5	–	4	То же
1	<i>Plicifusus kroeyeri</i>	1	2	–	3	–	–	4	«
2	<i>Aulacofusus brevicauda</i>	1	2	4	3	6	–	5	«
2	<i>Aulacofusus herendeeni</i>	1	2	4	3	6	–	5	«
2	<i>Plicifusus bambusus</i>	1	2	4	3	6	–	–	«
2	<i>Latisipho hypolispus</i>	1	2	4	3	5	–	–	Kosyan, 2006
2	<i>Latisipho hallii</i>	1	2	4	3	5	–	–	То же
3	<i>Plicifusus rhyssus</i>	1	3	5	2	4	–	–	Kosyan, 2012
3	<i>Colus kujianus</i>	1	3	–	2	4	–	5	Здесь
3	<i>Plicifusus hastarius</i>	1	3	–	2	4	–	5	Kosyan, Kantor, 2009
2	<i>Neptunea bulbacea</i>	1	3	5	4	6	–	2	Medinskaya, 1992
1	<i>Buccinum middendorffii</i>	1	3	–	4	5	–	2	То же
4	<i>Pisania tincta</i>	1	2	–	4	–	3	–	Kosyan, Kantor, 2004
2	<i>Ancistrolepis</i>	1	2	4	3	5	–	6	То же
1	<i>Busycon carica</i>	1	2	4	5	–	–	3	«

*Примечание.* Ep – эпителий, Cm1 – наружный слой кольцевых мышечных волокон, Cm2 – внутренний слой кольцевых мышечных волокон, Lm1 – наружный слой продольных мышечных волокон, Lm2 – внутренний слой продольных мышечных волокон, Sm – спиральные мышечные волокна, Cnt – соединительная ткань; 1 – 6 – очередность расположения слоев в стенке хобота, от эпителия внутрь.

2. У *Aulacofusus brevicauda* (Deshayes, 1832), *A. herendeeni* (Dall, 1902), *P. bambusus* Tiba, 1980, *Latisipho hypolispus* (Dall, 1891) и *L. hallii* (Dall, 1873) стенка хобота состоит из чередующихся слоев мышц: двух кольцевых и двух продольных (под эпителием расположен слой кольцевых волокон (cm1), затем продольных (lm1), снова кольцевых (cm2) и снова продольных (lm2)); соединительная ткань, если имеется, располагается в месте присоединения самого внутреннего слоя продольных волокон (lm2) к стенке хобота. Надо отметить, что этот внутренний слой – самый толстый и представляет собой продолжения волокон ретракторов хобота, идущих вдоль его стенки с внутренней стороны приблизительно до начала одонтофора. В верхних частях хобота внутренний слой продольных мышц отсутствует (см. таблицу, рис. 2, В, D).

3. У *P. hastarius* Tiba, 1980, *P. rhyssus* (Dall, 1907) и *C. kujianus* Tiba, 1973 стенка хобота, как и в предыдущем случае, состоит из нескольких чередующихся слоев кольцевых и продольных мышечных волокон, а также соединительной ткани, но последовательность слоев другая: первым под эпителием расположен слой продольных волокон (lm1), затем кольцевых (cm1) и самый внутренний – толстый слой продольных волокон (lm2) (см. таблицу, рис. 2, Е, F).

ОБСУЖДЕНИЕ

Различия, обнаруженные в строении стенки хобота не только у разных родов, но и видов (например, у *Plicifusus* – три типа строения, у *Colus* – два), могут говорить о быстрых эволюционных изменениях этой важнейшей части пищеводобывающего аппарата. Известно, что анатомия и радулы *Colus*, *Plicifusus* и *Latisipho* практически идентичны, и роды дифференцируются по раковине (Kosyan, 2006; Kosyan, Kantor, 2012). В этих случаях строение стенки хобота можно было бы использовать в качестве таксономического признака.

Дивергенция Вусциidae, как и других представителей неогастропод, происходила в результате пищевой специализации, что в первую очередь сказалось на функциональной анатомии хобота. О питании представителей подсемейства Colinae практически ничего не известно; некоторые предположения можно сделать, исходя из содержимого желудков, особенностей строения стенки хобота и пищеварительной системы. Наиболее простой тип строения, при котором стенка хобота состоит только из двух тонких слоев мышц (№ 1 в таблице), согласно А. И. Мединской (Medinskaya, 1992) может

быть характерен для моллюсков, у которых роль хобота в добывании добычи второстепенна, например, питающихся падалью, сидячими организмами или использующих яд для обездвиживания жертв. У исследованных нами наиболее мелких *Retifusus* и *Retimohnia* (с высотой раковины менее 35 мм) мышечные слои в стенке хобота тонкие, что может говорить о такой небольшой механической нагрузке. У трех представителей *Retifusus* нами обнаружены очень крупные слюнные железы и особое строение слюнных протоков: они могут формировать объемные расширения, или слюнные мешки, возможно, для перекачивания больших объемов слюны от слюнных желез в глотку. Этот факт может служить косвенным подтверждением предположения об использовании яда, вырабатываемого слюнными железами.

Утолщение стенки хобота за счет утолщения внутреннего слоя продольных мышечных волокон (как у *Colus islandicus*, *P. maehirai*, *P. kroeyeri*, *P. elaeodes*) или

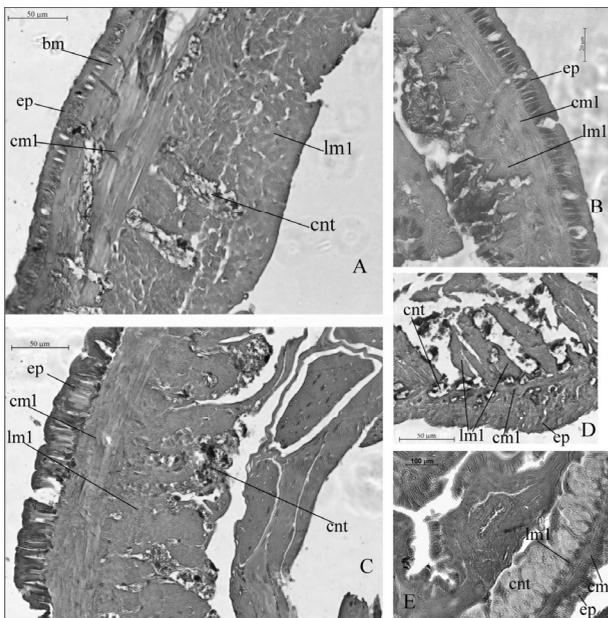
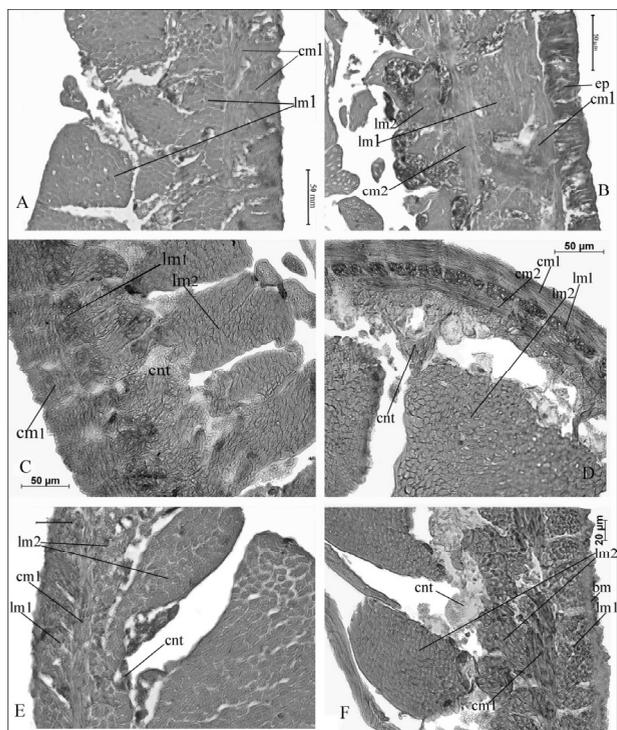


Рис. 1. Гистология стенки хобота Colinae: А – *Colus islandicus*, В – *Retifusus parvus*, С – *P. maehirai*, D – *Retimohnia bella*, Е – *Retifusus jessoensis*. Обозначения на рисунках: bm – базальная мембрана; остальные – см. таблицу

увеличения числа мускульных слоев (все представители со 2-м и 3-м типами хобота, см. таблицу) характерно при увеличении механической нагрузки на хобот (питание двустворками, выкапывание зарывающихся двустворок и полихет). В желудке *Colus jeffreysianus* (P. Fischer, 1868) мы находили остатки крупных амфипод, в желудках нескольких видов *Plicifusus* – щетинки крупных полихет и целых планарий.



**Рис. 2.** Гистология стенки хобота Colinae: А – *Plicifusus elaeodes*, В – *P. bambusus*, С – *Aulacofusus herendeeni*, D – *A. brevicauda*, Е – *Colus kujianus*, F – *P. hastarius*. Условные обозначения см. рис. 1

2004) и Columbellidae (Medinskaya, 1992), а также семейств Muricidae (Muricoidea) (Medinskaya, 1992; Kosyan, 2014) и Conidae (Conoidea) (Greene, Kohn, 1989) описаны хоботы со спиральным слоем мышц, что позволяет заключить, что подобный тип строения хобота достаточно распространен у неогастропод. Наличие спирального слоя значительно увеличивает мобильность хобота, обеспечивая его поворот вокруг своей оси. Известно, что пизания питается баянусами, просверливая радулой створки их домиков; представители мурицид и нассариид также используют сверление для открывания створок жертв (Medinskaya, 1992; Kosyan, 2014).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Строение стенки хобота букцинид очень разнообразно и отражает особенности рациона и механизма питания. Наиболее простой тип строения, включающий

А. И. Мединская (Medinskaya, 1992) отмечала еще один тип хобота, характеризующийся наличием слоя спиральных мышц, располагающихся между кольцевым и продольным слоями. У исследованных нами представителей подсемейства Colinae хоботы подобного строения отсутствовали, и на сегодняшний день наличие спиральных мышц в стенке подтверждено только у одного вида букцинид: *Pisania tincta* (Harasewych, Kantor, 1994). Тем не менее, у других представителей Vuccinoidea из семейств Nassariidae (Medinskaya, 1992), Melongenidae (Kosyan, Kantor,

два тонких слоя спиральных и продольных мышечных волокон, может быть характерен для моллюсков, у которых хобот играет второстепенную роль в питании. При увеличении механических нагрузок на хобот происходит утолщение его стенки за счет утолщения внутреннего слоя продольных мышц или появления дополнительных слоев продольных и кольцевых мышц, а также соединительной ткани. Благодаря экологической обусловленности строения, представители неродственных семейств, таких как букциниды и мурициды, могут иметь одинаковую структуру хобота. В то же время в силу тех же причин на видовом уровне структура стенки сильно различается и может иметь систематическое значение. Строение стенки хобота наряду с анатомией пищеварительной системы позволяет до некоторой степени предсказывать особенности пищевого поведения.

Автор выражает признательность Б. И. Сиренко (Зоологический институт РАН) и В. В. Гульбину (Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН) за доступ к коллекциям, Ефиму Павлову, Полине Дгебуадзе и Светлане Павловой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН) за помощь в изготовлении препаратов, анонимному рецензенту за ценные замечания к рукописи.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-05-00082а) и Российского научного фонда (проект № 14-17-00547).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Medinskaya A. I.* Anatomy of the proboscis walls in Neogastropoda (Gastropoda) and its connection with diet and feeding mechanism // *Ruthenica*. 1992. Vol. 2, № 1. P. 27 – 35.
- Greene J. L., Kohn A. J.* Functional morphology of the *Conus* proboscis (Mollusca : Gastropoda) // *J. Zoology*. 1989. № 219. P. 487 – 493.
- Harasewych M. G., Kantor Yu. I.* The Diet of *Pisania tinctoria* in Eastern Florida // *The Veliger*. 1994. Vol. 37, № 1. P. 119 – 120.
- Kantor Yu. I.* Morphological prerequisites for understanding neogastropod phylogeny // *Bollettino Malacologico*. 2002. Suppl. 4. P. 161 – 174.
- Kosyan A. R.* Anatomy and taxonomic composition of the genus *Latisipho* Dall (Gastropoda: Buccinidae) from the Russian waters // *Ruthenica* 2006. Vol. 16, № 1 – 2. P. 17 – 42.
- Kosyan A. R.* Histological structure of the proboscis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca : Gastropoda) // Challenge for Good Environmental Status in Coastal Waters / eds. B. Divinsky, R. Kosyan, K. Silverstova, A. Zatsepin / Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences. Krasnodar, 2014. P. 142 – 145.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Morphology, taxonomic status and relationships of Melongeniidae (Gastropoda : Neogastropoda) // *Ruthenica*. 2004. Vol. 14, № 1. P. 9 – 36.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Phylogenetic analysis of the subfamily Colinae (Neogastropoda : Buccinidae) based on morphological characters // *The Nautilus*. 2009. Vol. 123, № 3. P. 83 – 94.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Revision of the genus *Plicifusus* Dall, 1902 (Gastropoda : Buccinidae) // *Ruthenica*. 2012. Vol. 22, № 1. P. 55 – 92.
- Ponder W. F.* The origin and evolution of the Neogastropoda // *Malacologia*. 1973. Vol. 12, № 2. P. 295 – 338.
- Wilsmann T.* Der Pharynx von *Buccinum undatum*. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Prosobranchier // *Zoologische Jahrbucher, Abteilung fuer Anatomie und Ontogenie der Tiere*. 1942. Bd. 68, № 1. S. 1 – 48.