

## МОРФОЛОГИЯ РАДУЛЫ HELICIDAE И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАДУЛЯРНЫХ ПРИЗНАКОВ

А. А. ШИЛЕЙКО

Радулу брюхоногих моллюсков издавна принято рассматривать как двустороннесимметричный орган с осью симметрии, проведенной по основным зубцам центральных зубов. При этом принимается, что зубы с одинаковыми порядковыми номерами в пределах одного ряда являются зеркальными отражениями друг друга, и такое положение не меняется от одного горизонтального (поперечного) ряда зубов к другому, за исключением нескольких рядов самых молодых (задних) и нескольких рядов самых старых зубов. Кроме того, константными видовыми признаками считаются число зубов в каждом горизонтальном ряду и число самих рядов.

В связи с этим в подавляющем большинстве работ по систематике стельчатоглазых приводятся в качестве одного из видовых признаков радулярные формулы, которые составляются обычно так: примерно в середине радулы выбирается половина одного горизонтального ряда, подсчитывается число латеральных и маргинальных зубов, учитывается степень расчленения их, и полученный результат удваивается — получается формула для одного ряда. Эта формула и приводится как отражающая особенности радулярных признаков вида в целом.

Заметим, что форма основной пластинки и число зубцов подвержены индивидуальным вариациям у некоторых переднежаберных (Голиков, 1963), но радула каждой конкретной особи остается симметричной.

Изучение радул 16 видов хелицид показало, что принятый в настоящее время способ описания радулы несостоятелен и формула, составленная описанным способом, верна лишь для конкретной половины данного ряда радулы конкретного экземпляра.

слое стенки радулярного влагилица. Полость влагилица заполнена соединительнотканными клетками, образующими тело зуба, т. е., по существу, одонтофорами. В формировании тела зуба принимают участие два типа клеток: «ядро», т. е. центральная, внутренняя часть зуба образуется одной соединительнотканной клеткой, накапливающей нейтральный мукопротеид. Эта клетка красится в интенсивный темно-красный цвет. Накопившая мукопротеид клетка, подходит к базальной пластинке и плотно с ней контактирует; при этом клетка приобретает коническую форму и превращается в «ядро» зуба, не теряя при этом гистохимических характеристик. Примечательно, что зубы на этой стадии окрашиваются также эозином. Следующая стадия заключается в окутывании «ядра» плотным чехлом, выделяемым несколькими небольшими удлинненными соединительнотканными клетками. На препаратах часто видны зубы, имеющие темно-красную сердцевину, покрытую толстой прозрачной пленкой. За исключением первых 6—8 рядов, зубы не окрашиваются.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА РАДУЛЯРНЫХ ПРИЗНАКОВ У ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

В связи с тем что некоторые термины будут повторяться по многу раз, в целях экономии места мы применяем следующие сокращения: *Ц* — центральный, *Л* — латеральный, *М* — маргинальный зуб; *О* — основной, *Д* — дополнительный зубец; *ОЦ*, *ОЛ*, *ОМ* — основные зубцы соответственно центральных, латеральных и маргинальных зубов; *ДЦ*, *ДЛ*, *ДМ* — дополнительные зубцы соответственно центральных, латеральных и маргинальных зубов.

1. *Helicella derbentina* (Круп.) (рис. 2).

Исследовано 3 экз. из Дагестана (район Ахты).

*Ц* — зубы могут быть как вполне симметричными, так и несколько асимметричными (экз. 3 и частично 2). Асимметрия проявляется в неодинаковом положении *Д* относительно *О*: один из них расположен несколько выше другого. *Л* всегда с двумя зубцами, *ОЛ* всегда крупнее, чем *ДЛ*. Количество *Л*-зубов в разных рядах одной стороны радулы одного экземпляра может отличаться на 1—6; наименьшее число *Л*, наблюдавшееся у этого вида, — 18, наибольшее — 38. Переход *Л*-зубов в *М*-зубы нерезкий, чаще всего осуществляется за счет расщепления *Д*, причем это расщепление выражено, как правило, нерезко. Радулы экз. 1 и 2 достаточно анархичны<sup>2</sup>; этого нельзя сказать о радуле экз. 3, здесь имеется ясно выраженная вертикальная закономерность, а именно: справа *ДМ* расщеплен на 3—5 ясных зубцов у всех 39-х зубов; слева примерно такая же картина наблюдается у всех 29-х и 31-х зубов, причем остальные зубы имеют, как правило, цельные зубцы. Как видно на рис. 2, и число зубов в ряду непостоянно.

<sup>2</sup> Термином «анархичная радула» здесь обозначается орган, лишенный видимых как горизонтальных, так и вертикальных закономерностей.

После кратких заметок по формированию радулярных зубов рассмотрим строение этого органа у изученных видов.

### НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЗАКЛАДКЕ И ФОРМИРОВАНИЮ ЗУБОВ РАДУЛЫ<sup>1</sup>

Радула легочных состоит из базальной мембраны, на которой располагаются ряды зубов, лежащей на сложной системе хряще-подобных и мускульных образований, в совокупности именуемых одонтофором (рис. 1). В задней части глотки находится влагалли-

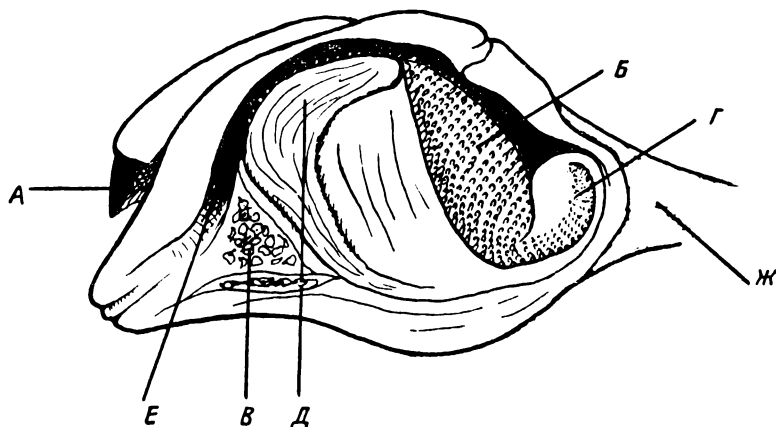


Рис. 1. Сагитальный разрез глотки *Caucosotachea leucoranea* (Mouss):  
А—челюсть; Б—радула; В—скопления железистых клеток; Г—влагаллие радулы;  
Д—одонтофор; Е—ротовая полость; Ж—правый ретрактор глотки

ще радулы, где осуществляется формирование новых зубов взамен стершихся.

Нами было исследовано развитие зубов радулы у двух видов — *Trichia hispida* (L.) и *Theba carthusiana* (Müll.). По каждому виду были взяты три взрослых экземпляра, фиксированных в расправленном состоянии 70° спиртом. Животные декапитировались; из голов приготавливались серии продольных, поперечных и фронтальных срезов с последующей окраской методом Риттера и Олесона (Пирс, 1962). Кроме того, по некоторым другим видам были изучены поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Майера с докраской эозинном.

Удалось выяснить следующее. Формирование зуба начинается с закладки базальной пластинки, красящейся в фиолетовые тона, что указывает на ее базофильный характер; пластинка образуется одной продуцирующей клеткой, расположенной в эпителиальном

<sup>1</sup> Считаем своим приятным долгом выразить благодарность гистохимику В. В. Язвикову, с помощью которого была выполнена настоящая часть статьи.

слое стенки радулярного влагалища. Полость влагалища заполнена соединительнотканными клетками, образующими тело зуба, т. е., по существу, одонтофорами. В формировании тела зуба принимают участие два типа клеток: «ядро», т. е. центральная, внутренняя часть зуба образуется одной соединительнотканной клеткой, накапливающей нейтральный мукопротеид. Эта клетка красится в интенсивный темно-красный цвет. Накопившая мукопротеид клетка, подходит к базальной пластинке и плотно с ней контактирует; при этом клетка приобретает коническую форму и превращается в «ядро» зуба, не теряя при этом гистохимических характеристик. Примечательно, что зубы на этой стадии окрашиваются также эозином. Следующая стадия заключается в окутывании «ядра» плотным чехлом, выделяемым несколькими небольшими удлинненными соединительнотканными клетками. На препаратах часто видны зубы, имеющие темно-красную сердцевину, покрытую толстой прозрачной пленкой. За исключением первых 6—8 рядов, зубы не окрашиваются.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА РАДУЛЯРНЫХ ПРИЗНАКОВ У ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

В связи с тем что некоторые термины будут повторяться по многу раз, в целях экономии места мы применяем следующие сокращения: *Ц* — центральный, *Л* — латеральный, *М* — маргинальный зуб; *О* — основной, *Д* — дополнительный зубец; *ОЦ*, *ОЛ*, *ОМ* — основные зубцы соответственно центральных, латеральных и маргинальных зубов; *ДЦ*, *ДЛ*, *ДМ* — дополнительные зубцы соответственно центральных, латеральных и маргинальных зубов.

1. *Helicella derbentina* (Кгуп.) (рис. 2).

Исследовано 3 экз. из Дагестана (район Ахты).

*Ц* — зубы могут быть как вполне симметричными, так и несколько асимметричными (экз. 3 и частично 2). Асимметрия проявляется в неодинаковом положении *Д* относительно *О*: один из них расположен несколько выше другого. *Л* всегда с двумя зубцами, *ОЛ* всегда крупнее, чем *ДЛ*. Количество *Л*-зубов в разных рядах одной стороны радулы одного экземпляра может отличаться на 1—6; наименьшее число *Л*, наблюдавшееся у этого вида, — 18, наибольшее — 38. Переход *Л*-зубов в *М*-зубы нерезкий, чаще всего осуществляется за счет расщепления *Д*, причем это расщепление выражено, как правило, нерезко. Радулы экз. 1 и 2 достаточно анархичны<sup>2</sup>; этого нельзя сказать о радуле экз. 3, здесь имеется ясно выраженная вертикальная закономерность, а именно: справа *ДМ* расщеплен на 3—5 ясных зубцов у всех 39-х зубов; слева примерно такая же картина наблюдается у всех 29-х и 31-х зубов, причем остальные зубы имеют, как правило, цельные зубцы. Как видно на рис. 2, и число зубов в ряду непостоянно.

<sup>2</sup> Термином «анархичная радула» здесь обозначается орган, лишенный видимых как горизонтальных, так и вертикальных закономерностей.

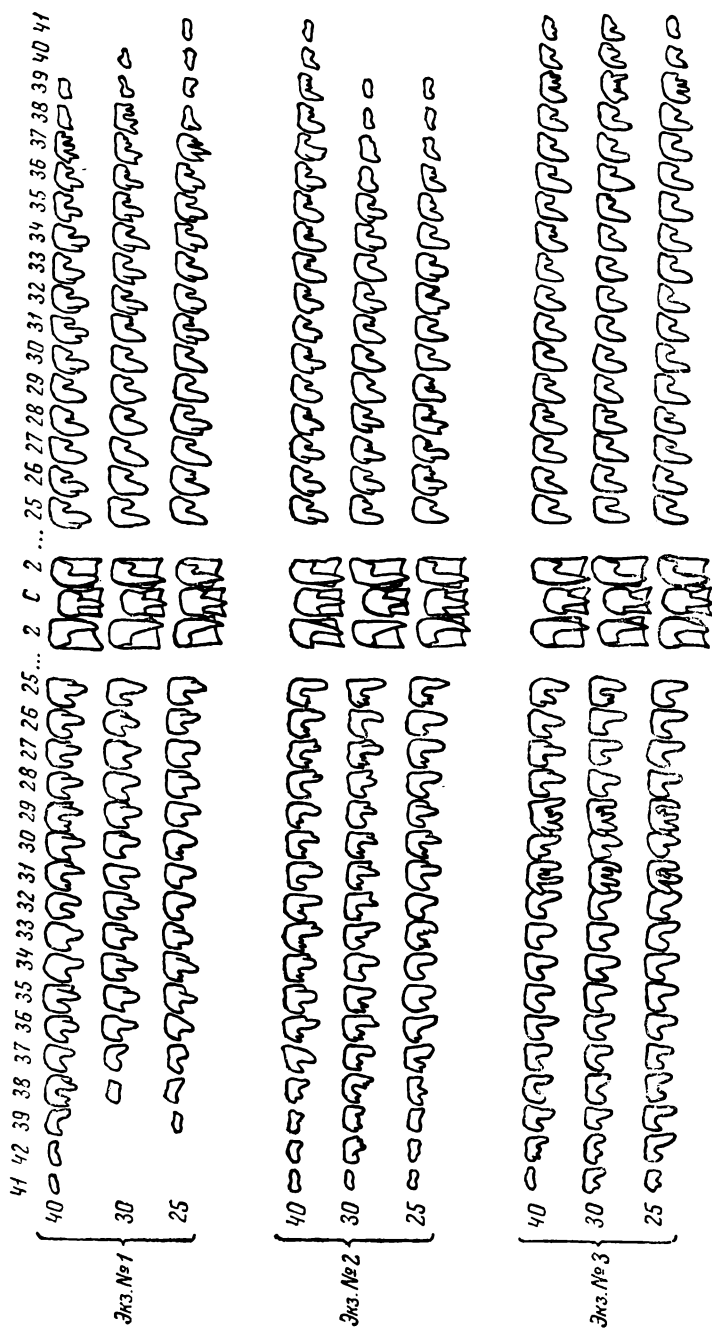


Рис. 2. Радужные зубы *Heilsella derbenina* (Кип.). Цифры сверху указывают порядковые номера зубов, считая от центрального; цифры слева указывают порядковые номера рядов

2. *Theba carthusiana* (Müll.) (рис. 3).

Изучено 5 экз. из Севастополя.

Радула вида самая яркая в том отношении, что у всех особей, с обеих половин имеется четкая закономерность, по характеру разные для каждой половины каждой радулы. На рис. 3 изображены:

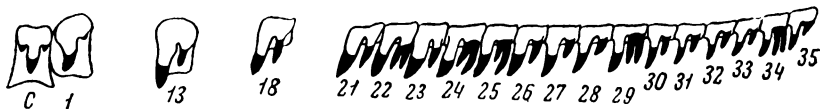


Рис. 3. Правая половина 24-го ряда зубов *Theba carthusiana* (Müll.) экз. 1. Особые ряды данной половины радулы этого экз. в точности подобны приведенному

образен 24-й ряд правой половины радулы экз. 1. Все остальные ряды правой стороны этого экземпляра в точности подобны этому. Таблица 1 отражает радулярные признаки наших экземпляров (отмечены только зубы, отличающиеся от исходного, двузубцового типа; остальные зубы имеют только О и Д, без признаков расщепления или редукции одного из них).

Таблица 1

Радулярные признаки *Theba carthusiana*

№ экз.	Порядковые номера зубов										
	правая сторона										
	22	24	25	28	29	31	32	33	34	36	39
1	3	3	3		3				3		
2				3				1			
3				3						3	3
4							3				
5		3				3					

левая сторона													
	42	39	38	37	36	33	32	31	30	28	26	25	24
1		3						3	3				
2	3				3							3	3
3					3		3						
4					3					3			
5			3	3		3	3			3			

Вообще для этого вида характерно, что любая особенность имеющаяся в одном ряду, отражена и во всех остальных рядах. Например, все вторые *L* левой половины экз. 4 резко отличаются формой базальной пластинки, все 33-и зубы правой половины экз. 2 имеют только один *O*-зубец, без *D*. И в этом случае наиболее наглядно вырисовывается асимметрия радулы, поскольку обеих ее сторонах у одного экземпляра имеются ярко выраженные закономерности, но совершенно разные.

### 3. *Theba fruticola* (Крып.)

Исследовано 5 экз. из Крыма (Краснолесье).

Радулы всех экземпляров лишены каких бы то ни было ярких черт: *L* переходят в *M*-зубы очень плавно, во многих рядах все зубы с одним *O* и одним *D*, без следов расщепления. В некоторых рядах отдельные *DM* в слабой степени расщеплены, но никаких закономерностей при этом не обнаружено. Количество зубов в ряду в пределах одной радулы может колебаться в пределах 70—80.

### 4. *Theba samsunensis* (Pfr.)

Исследовано 5 экз. из Гагры.

Радула у всех экземпляров анархична: *M* расщеплены в разной степени в разных рядах, степень выраженности расщепления весьма различна, расщепление может касаться как *D*, так и *O* реже — *D* и *O* одновременно. У всех экземпляров имеются отдельные половины рядов, в которых все зубы двузубцовые.

### 5. *Theba orientalis* Hesse

Исследовано 4 экз. с Сев. Кавказа (ст. Лазоревская).

Общая характеристика радулы примерно совпадает с таковою предыдущего вида, но расщепленных зубов больше и *D* могут распадаться не только на два, но на три и даже на четыре зуба второго порядка без видимой системы.

### 6. *Circassina circassica* (Mouss.)

Исследовано 2 экз. с плато Бичи-сын (Ставропольский край).

Радула достаточно анархична; у экз. 2 слева все 28-е зубы имеют широкий, ясно расщепленный *O*-зубец, изредка также и *D*. Радула экз. 1 ярких признаков лишена. *M* начинаются в пределах одной стороны одной радулы в интервале с 23 до 29, увеличению количества зубцов на *M*-зубах осуществляется чаще всего за счет расщепления *D*, реже — *O*, еще реже расщеплены как *D*, так и *O* одного зуба.

### 7. *Perforatella bidens* (Chemn.)

Исследовано 7 экз. из Московской обл. (с. Апаринки).

У экз. 2 справа все 23-е зубы имеют сильно рассеченный *D*, так что в итоге число зубцов на этих зубах 6—7; у экз. 3 слева базальная пластинка всех 7-х *L*-зубов удлинена в горизонтальном направлении, тогда как пластинки всех остальных зубов вытянуты вертикально; у экз. 5 слева все 16-е зубы такого типа, как у экз. 2 справа 23-и. У экз. 1, 4, 6 и 7 никаких закономерностей не найдено.

### 8. *Perforatella gerstfeldi* (Dyb.)

Исследовано 3 экз. из Прибайкалья (Б. Коты)

В связи с тем что данный вид несколько мельче предыдущего, размер радулы в целом и отдельных зубов также меньше; в остальном радулы этих видов в общем похожи. У экз. 2 справа все 4-е *Л* имеют почти квадратную базальную пластинку и ясно расщепленный *Д*-зубец. Слева все 4-е зубы нормальные. У экз. 1 видные закономерности отсутствуют.

### 9. *Perforatella bicallata* (Pfr.)

Исследовано 5 экз. из Прокопьевска (Кемеровская обл.).

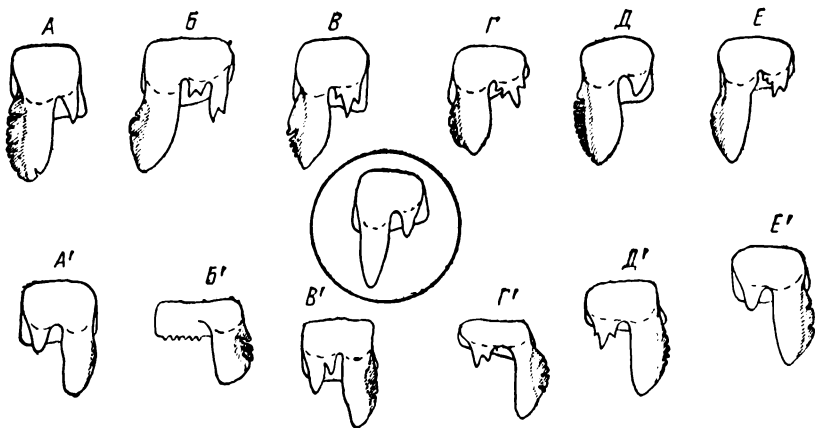


Рис. 4. Радулярные зубы *Fruticocampulaea narzanensis* (Круп.), экз. 3.

В кружке—латеральный зуб, остальные маргинальные.

Верхний ряд—зубы правой стороны: А—30-й ряд, № 21; Б—40-й ряд, № 29; В—35-й ряд, № 27; Г—48-й ряд, № 30; Д—56-й ряд, № 23; Е—22-й ряд, № 23. Нижний ряд—те же зубы в левой стороне

В таблице 2, отражающей радулярные признаки трех экземпляров, цифры 3, 4, 5 и 6 означают, что *Д* расщеплен соответственно на 2, 3, 4 или 5 зубцов второго порядка. Зубы, пропущенные в таблице, имеют 2 зубца — *О* и *Д*.

Радула этого вида весьма показательна в том отношении, что представляет собой типичные внутривидовые вариации радулярных признаков: у некоторых экземпляров подчас наблюдаются некоторые закономерности (у экз. 5 12-е зубы справа и слева симметричны, все 23-и зубы левой стороны экз. 4, постоянное начало *М*-зубов справа у экз. 3), но в общем видно, что радула далеко не так симметрична, как это представлялось до сих пор, и радулярные признаки в целом носят индивидуальный характер. Кроме того, из табл. 2 очевидно, что составить постоянную радулярную формулу этого вида принятым ныне способом невозможно.

### 10. *Perforatella vicina* (Rssm.)

Исследовано 2 экз. из Чехословакии (Udoli Zadiel).



Таблица

Радулярные признаки *Perforatella bicallosa* (Pfr.)

№ экз.	№ рядов	Порядковые номера зубов													23
		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
правая сторона															
3	17							3	3	3	3	3			
	16							3	3	3	4	3	1		
	15							3	4	3	3	3	1		
	14							3	3	3	5	3	1		
	13							3	3	3	3	3			
	12						3	4	3	4	3				
4	17						4	3	3	3	3	3	1	1	
	16						3	3	3	3	4	3			
	15						3	3		5	3	3			
	14								3	3	3	4	1		
	13							3	3	3	4	3	1		
	12					3	3	4	3	4	3	4	3	1	
5	17			3				3	3	3	3	3	1	1	
	16			3				3	3	3	3	3		1	
	15			3		3	3	3	3	3	3	3			
	14			3		3	3	3	3	3	3	3	1		
	13			3				3	3	3	3	3	3	1	
	12			3		4	4	3	3	4	3	3	3		
левая сторона															
3	17								3	3	4	4			
	16								3	4	4	4	4		
	15								4	3	4	4	1		
	14								3	3	4	4	1		
	13										3	4			
	12							3	4	3	3	4			
4	17					3	3	4	3	3	3	3	3	1	
	16						3	3	3	3	4	3	3	1	
	15						3	3	3	5	4	3	3	1	
	14							3	3	3	4	3	4	1	
	13							3	3	3	3	3	3	1	
	12					3	4	4	4	3	4	6	5	1	
5	17			3		4	3	3		3	4	3		1	
	16			3			3			3	3	3	4	1	
	15			3			3			3	3	3	3		
	14			3			3	3		3	3	3	3		
	13			3			3		3		3	4	3		
	12			3			3		3	3		4	1	1	

Экз. 1 характеризуется полным отсутствием *Ц*-зубов; все 10-е зубы справа отличаются от остальных характером расщепления, хотя формально они тоже двузубцовые. У экз. 2 никаких закономерностей не обнаружено. *Ц*-зубы имеются, развиты нормально.

11. *Fruticocampylaea narzanensis* (Круп.) (рис. 4)

Исследовано 3 экз. из Дагестана (Ихрек).

Радула в общем анархична, но в отдельных половинах наблюдаются закономерности, хотя и выраженные не очень резко. Именно: у экз. 1 справа все 30-е, 31-е и 32-е зубы имеют расщепленный *Д*; кроме того, здесь же в некоторых рядах расщеплены *Г*-зубцы 29-х или 33-х зубов. У экз. 2 такая же картина наблюдается у всех 31-х, и, кроме того, у некоторых 30-х. Наружный край *ОМ* обычно вытянут в рассеченную пластинку.

12. *Trichia hispida* (L.) (рис. 5)

Исследовано 2 экз. из Московской обл. (с. Апаринки) и 3 экз. из Ленинграда (двор Зоологического ин-та АН СССР).

Характерна четкая дифференцировка *Л* и *М*-зубов по форме азальной пластинки. В пределах *М*-зубов бывают зубы с расщепленным *Д* и зубы с расщепленным *О*-зубцом, причем *Д* зачастую распадается на 2, 3 или 4 зубца второго порядка без видной системы. Количество *Л* колеблется в пределах 7—12, причем в пределах одной радулы справа и слева число *Л*-зубов в одну разное.

13. *Trichia eichwaldi* (Pfr.) (рис. 6)

Исследовано 3 экз. из Дагестана (с. Акуша).

Характер радулы примерно такой же, как у предыдущего вида, но расщепление зубцов в среднем выражено резче. Наружные края *О*-зубцов представляют собой очень тонкие острые пластинки, изрезанные в разной степени. Размах вариаций в степени расщепления *Д*-зубцов значительно больше, чем у *T. hispida*.

14. *Euomphalia buamica* (B. et. E. Tzw.)

Исследовано 2 экз. из Казахстана (Киргизский хр.).

*Л* переходит в *М*-зубы без резкой границы. У экз. 1 справа все 1-е зубы резко выделяются тем, что *Д*-зубец развит сильнее, чем

У той же особи левая половина лишена закономерностей. Радула экз. 2 в общем напоминает левую половину радулы экз. 1 с тем, однако, отличием, что *М*-зубы расщеплены резче, а самих зубов с расщепленными зубцами относительно меньше. Количество зубов в горизонтальных рядах непостоянно.

15. *Isognomostoma personatum* (Lam.)

Исследовано 2 экз. из Центральной Чехии.

Радула экз. 1 почти симметрична; небольшая асимметрия выражается лишь в том, что граница между *Л* и *М*-зубами может колебаться на один зуб. Формула:  $\frac{1}{3} C + \left( \frac{9-10}{2} \text{НЛ} + \frac{13-14}{3-4} M \right) \times 2$ .

Радула экз. 2 более расплывчата, и число *М*-зубов колеблется в пределах 9—14; кроме того, большое число *ДМ* рассечено, что придает радуле более хаотичный вид. Это единственный из ис-

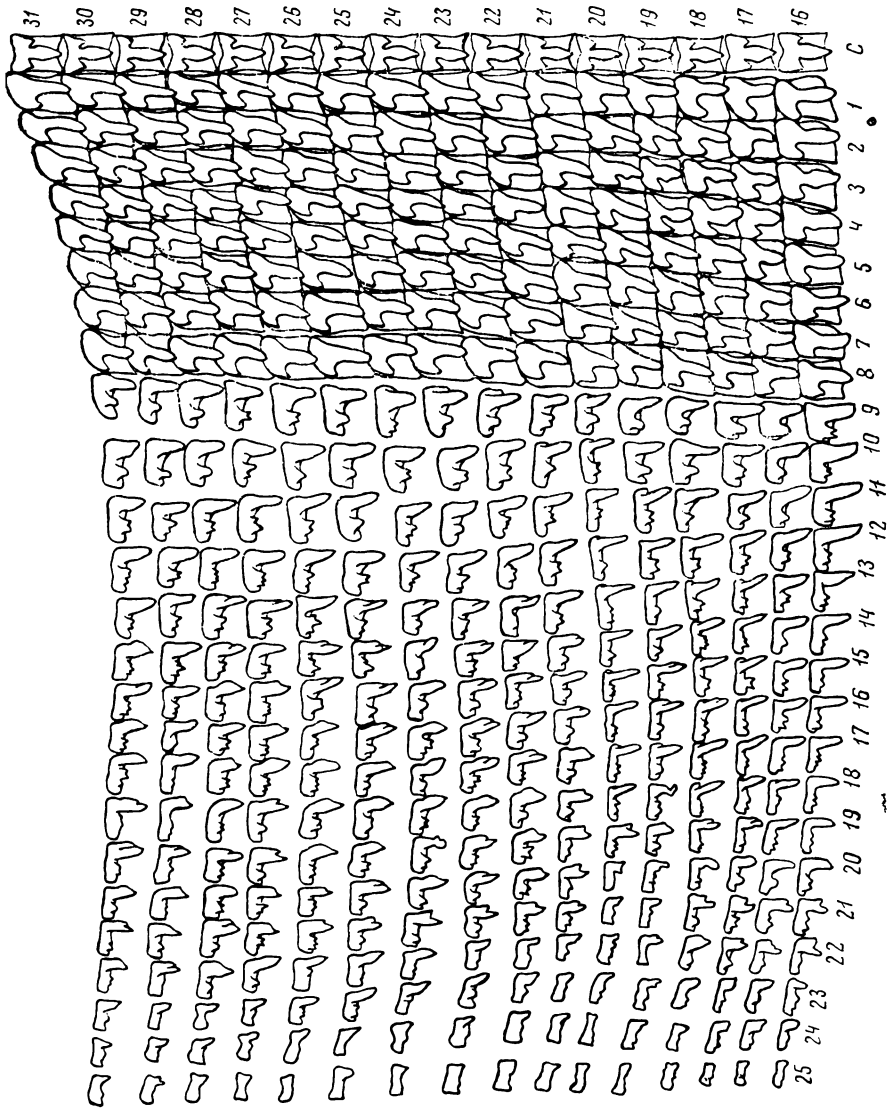


Рис. Наскільки рядов левий сторони радуж. п. *ta* (L.), экз. 1. Цифры справа — по-  
мера рядов, цифры снизу — номе-  
ршки Моск. обл.)

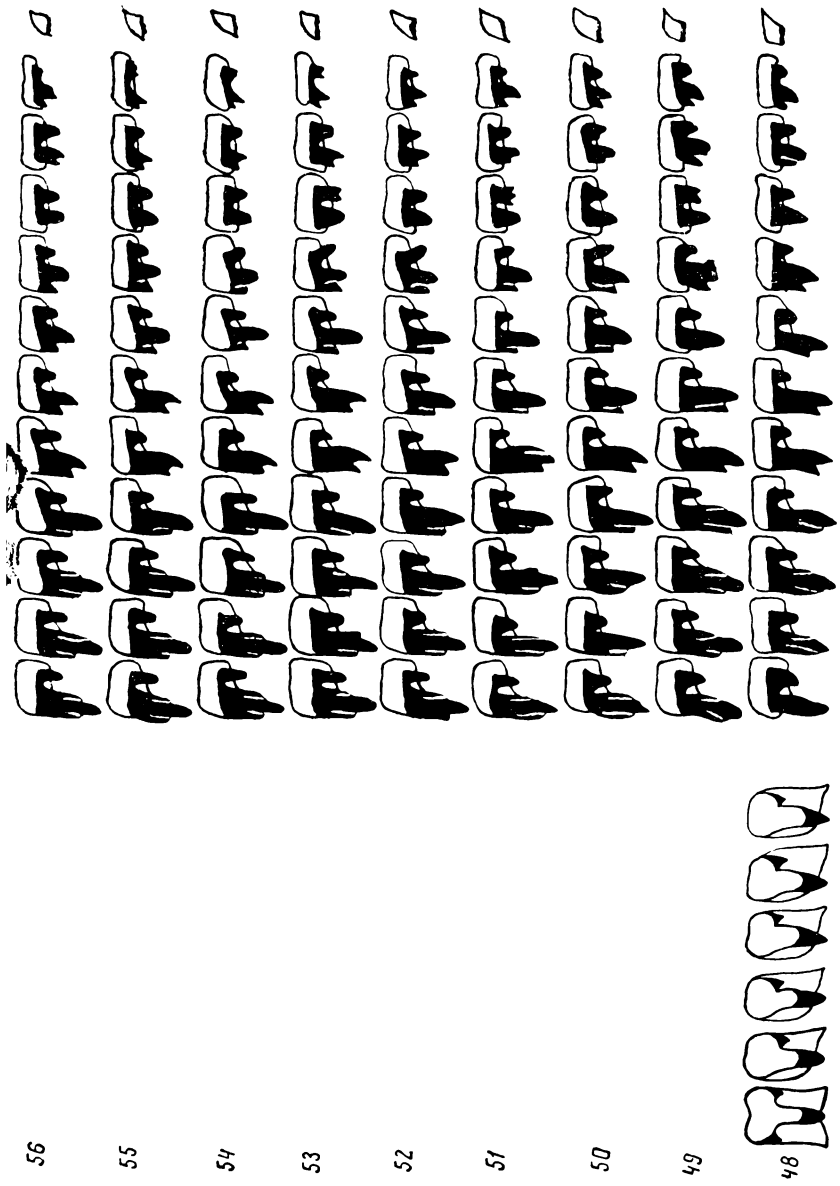


Рис. 6. Несколько рядов правой стороны ряда *Trichia huadai daghestana* Kob.,  
 ва — номера рядов, цифры зу — номера зубов 1. Цифры сле-

следованных видов, где можно составить традиционную радулярную формулу хотя бы для конкретного экземпляра.

#### 16. *Eobania vermiculata* (Müll.)

Исследовано 3 экз. из г. Севастополя.

У экз. 1 справа все 48-е зубы пятизубцовые за счет того, что *O* рассечен на два, а *D*-зубец на три зубца второго порядка. Слева видимых закономерностей не наблюдается, а у экз. 2 обе стороны достаточно разнородны, и пятизубцовые зубы время от времени встречаются среди трех- и четырехзубцовых *M*-зубов. Граница между *M* и *L* у всех трех экземпляров непостоянна.

### ВЫВОДЫ

1. Радула хелицид, за редким исключением, асимметрична. Асимметрия проявляется: в непостоянстве границ между *L* и *M*-зубами в правой и левой сторонах одного ряда; в числе зубов правой и левой половин одного ряда; в разном характере расщепления зубцов в правой и левой половине одного ряда. Если имеются какие-то вертикальные закономерности, то они касаются либо только одной половины радулы, либо справа и слева они касаются разного числа зубов, имеющие неодинаковые порядковые номера. Кроме того, асимметрия иногда выражается и в строении *C*-зуба.

2. Радула, как правило, имеет для каждой половины каждого ряда свою формулу, подчас совершенно непохожую на формулу следующего или предыдущего ряда.

3. Радулярные признаки, имея, видимо, мутагенную природу, носят ярко выраженный индивидуальный характер и, как правило, видовая специфичность в этих признаках не проявляется.

4. В тех редких случаях, когда радула обладает специфическими видовыми признаками, эти признаки должны описываться; составление радулярных формул нецелесообразно, так как такие формулы не отражают и не могут отражать видовой специфики органа.

### ЛИТЕРАТУРА

Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten. «Фауна СССР», нов. сер. № 85, т. V, вып. 1. М.— Л., 1963.  
П и р с Э. Гистохимия. М., ИЛ, 1962.