

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ СОМАТИЧЕСКОЙ ПОЛИПЛОИДИИ В СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗАХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ. V. ПОДКЛАССЫ OPISTHOBRANCHIA И PULMONATA

© А. П. Анисимов,<sup>1</sup> Н. Е. Зюмченко

Дальневосточный федеральный университет, Владивосток;

<sup>1</sup> электронный адрес: [alim@bio.dvfu.ru](mailto:alim@bio.dvfu.ru)

Исследованы слюнные железы 25 видов заднежаберных и легочных брюхоногих моллюсков с использованием гистохимических методов и цитофотометрии ДНК в клеточных ядрах. В секреторном эпителии выделены клетки 3 основных типов: гранулярные клетки (с гликопротеидными гранулярными включениями), мукоциты-I (содержат сульфатированные кислые мукополисахариды) и мукоциты-II (содержат нейтральные и кислые несulfатированные полисахариды и белок), а также эпителиальные ресничные клетки и клетки протоков. Показано, что секреторные клетки слюнных желез всех изученных видов моллюсков полиплоидизируются, но в разной степени. Максимальная степень полиплоидии, оцененная по содержанию ДНК, составляет у большинства видов 64—128с. Гигантская полиплоидия — вплоть до 4096с — обнаружена в клетках слюнных желез *Tritonia diomedea*. Обсуждаются функциональная обусловленность, связанная с особенностями питания разных видов моллюсков, и филогенетические тенденции развития соматической полиплоидии в классе гастропод. Обязательная полиплоидизация высокой степени, выявленная в клетках слюнных желез заднежаберных и легочных моллюсков, рассматривается как своеобразный цитологический арогенез по сравнению с аллогенными, факультативными и незначительными проявлениями полиплоидии у переднежаберных. Вероятные причины таких различий связываются с эвтинервальным типом организации центральной нервной системы и гигантской полиплоидией нейронов у заднежаберных и легочных моллюсков. Причины, механизмы и значение таких корреляций пока неясны.

**Ключевые слова:** брюхоногие моллюски, слюнные железы, содержание ДНК, соматическая полиплоидия, эндополиплоидия, Gastropoda.

Соматическая полиплоидия (эндополиплоидия) — умножение числа геномов в отдельных типах соматических клеток — характерна для многих животных и растений как специфичное проявление гистогенезов (Nagl, 1978; Бродский, Урываева, 1981; Edgar, Orr-Weaver, 2001; Barow, Meister, 2003; Anisimov, 2005). В нашей работе закономерности распространения и вероятное значение соматической полиплоидии исследуются на примере слюнных желез представителей обширного класса брюхоногих моллюсков (гастропод). В предыдущих сообщениях показано, что среди переднежаберных гастропод (Prosobranchia) в наиболее древних группах — Archaeogastropoda — полиплоидия в слюнных железах отсутствует (Зюмченко, Анисимов, 2000, 2001a). В относительно молодых группах переднежаберных — Mesogastropoda и Neogastropoda — полиплоидия встречается факультативно (не во всех отрядах и не у всех видов), и ее возникновение объясняется, скорее всего, особенностями экологии видов (Зюмченко, Анисимов, 2001b, 2002).

Подклассы Opisthobranchia (заднежаберные) и Pulmonata (легочные) представляют собой эволюционно более поздние (молодые) группы среди брюхоногих моллюсков (Миничев, Старобогатов, 1979). У отдельных видов легочных и заднежаберных (*Lymnaea*, *Helix* и *Aplysia*) полиплоидия клеток слюнных желез (а также нейронов и некоторых других типов клеток) известна достаточно давно

(Swift, 1953; Schreiber, Schreiber, 1964; Boer et al., 1977), однако до сих пор неясно, насколько широко распространен данный цитологический феномен в этих высших подклассах гастропод. Между тем имеются существенные эколого-трофические различия у представителей этих групп. Заднежаберные являются в основном морскими обитателями, среди них есть как растительноядные, так и хищные виды (Цихон-Луканина, 1987). У легочных практически нет морских форм — в основном это пресноводные или наземные улитки, и почти все они растительноядные, некоторые всеядные. Значительно варьируют также размеры животных, особенно у заднежаберных (табл. 1).

Задача данной работы состояла в определении морфофункциональных типов и уровней плоидности клеток слюнных желез заднежаберных и легочных гастропод с целью установления функциональной и филогенетической (в сравнении с переднежаберными) обусловленности соматической полиплоидии.

### Материал и методика

Материалом служили слюнные железы 25 видов морских, наземных и пресноводных брюхоногих моллюсков из 8 отрядов двух подклассов — Opisthobranchia и Pulmonata (табл. 1). Систематика видов дана с учетом замеча-

## Характеристика исследованных видов заднежаберных и легочных моллюсков

Систематическое положение и видовое название	Размеры животных	Среда обитания	Преобладающий пищевой рацион
Подкласс OPISTHOBRANCHIA MILNE-EDWARDS, 1848			
Отряд CEPHALASPIDEA Fischer, 1885			
Семейство Acteocinidae Gray, 1847			
<i>Cylichna consobrina</i> Gould, 1859	Высота до 15 мм, ширина до 7 мм	На морских глубинах до 2200 м; взято на 125 м, илесто-песчаный грунт	Фораминиферы <sup>а</sup>
Семейство Philinidae Gray, 1850			
<i>Philine argentata</i> Gould, 1859	Длина до 22 мм, ширина до 10 мм	На морских глубинах до 1600 м; взято на 71 м, илесто-песчаный грунт	Фораминиферы, мелкие моллюски <sup>а</sup>
<i>Philinopsis gigliolii</i> (Tapparone-Ganfani, 1874)	Длина до 20 мм, ширина до 14 мм	На морских глубинах шельфа; взято на 84 м	Фораминиферы <sup>а</sup>
Семейство Acteonidae d'Orbigny, 1843			
<i>Japonacteon nipponensis</i> (Yamakawa, 1911)	Длина до 6 мм, ширина до 3 мм	На морских глубинах литорали; взято на 1 м, песчаный грунт	»
Отряд ANASPIDEA Fischer, 1883			
Семейство Aplysiidae Lamarck, 1809			
<i>Aplysia dactylomela</i> (Rang, 1828)	Длина до 350 мм	На глубинах литорали и шельфа; взято на 30 м	Зеленые, бурые и красные водоросли <sup>а</sup>
Отряд NUDIBRANCHIA Blainville, 1814			
Семейство Dorididae Rafinesque, 1815			
<i>Diaulula sandiegensis</i> (Cooper, 1863)	Длина до 40 мм, ширина до 25 мм	На глубинах литорали и шельфа до 72 м; взято на 1 м, на губках	Губки, трупы рыб <sup>а</sup>
Семейство Chromodorididae Bergh, 1892			
<i>Chromodoris elisabetina</i>	Данные отсутствуют	Данные отсутствуют	Губки <sup>а</sup>
Семейство Tritoniidae H. et A. Adams, 1858			
<i>Tritonia diomedea</i> Bergh, 1894	Длина до 200 мм, ширина до 100 мм	На морских глубинах от 2 до 640 м; взято на 42 м	Коралловые полипы <sup>а</sup>
Семейство Dendronotidae Gray, 1857			
<i>Dendronotus robustus</i> Verrill, 1870	Длина до 37 мм, ширина до 12 мм	На глубинах шельфа от 10 до 300 м; взято на 42 м, илесто-песчаный грунт	Гидроиды <sup>а</sup>
Семейство Flabellinidae Bergh in Carus, 1889			
<i>Coryphella athadona</i> Bergh, 1875	Длина до 13 мм, ширина до 4 мм	На глубинах литорали и шельфа до 130 м; взято на 1 м, песчаный грунт	»
Отряд SACOGLOSSA Von Ihering, 1876			
Семейство Stiligeridae Ehrenberg, 1831			
<i>Ercolania boodleae</i> (Baba, 1938)	Длина до 12 мм, ширина до 3—4 мм	На глубинах литорали; взято на 0.5 м, на илистом грунте и водорослях	Зеленые водоросли <sup>а</sup>
Подкласс PULMONATA CUVIER, 1817			
Отряд BASOMMATOPHORA Schmidt, 1855			
Семейство Lymnaeidae Rafinesque, 1817			
<i>Lymnaea auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	Высота до 25 мм, ширина до 20 мм	В пресных проточных водоемах	Бактерии, водоросли, высшие растения <sup>б</sup>
<i>Lymnaea peregra</i> (Muller, 1774)	Высота до 9.5 мм, ширина до 6 мм	В мелких пресных проточных ручьях	То же

Таблица 1 (продолжение)

Систематическое положение и видовое название	Размеры животных	Среда обитания	Преобладающий пищевой рацион
Семейство Planorbidae Raff., 1815			
<i>Anisus subfiliaris</i> Dwor., 1980	Высота до 1.5 мм, ширина до 6 мм	В мелких пресных лужах и ручьях	Бактерии, водоросли, высшие растения <sup>б</sup>
Отряд STYLOMMATOPHORA Schmidt, 1855			
Семейство Succineidae Beck, 1837			
<i>Succinea lauta</i> Gould, 1859	Высота до 24.5 мм, ширина до 14.5 мм	В зарослях рядом с пресными водоемами	Высшие растения, детрит <sup>б</sup>
<i>Oxyloma</i> sp.	Высота до 9.5 мм, ширина до 5 мм	На траве, тростнике вдоль речек	То же
Семейство Lymacidae Lamarck, 1801			
<i>Deroceras agreste</i> (Linnaeus, 1758)	Длина до 30 мм, ширина до 8 мм	На культурных растениях как паразит	Растительные полифаги <sup>г</sup>
<i>Deroceras laeve</i> (Muller, 1774)	Длина до 20 мм, ширина до 6 мм	На культурных растениях и почве	То же
<i>Deroceras altaicum</i> (Simroth, 1886)	То же	То же	» »
<i>Arion silvaticus</i> Lohmander, 1937	Длина до 21 мм, ширина до 5 мм	В лесных массивах на грибах или подстилке	» »
Семейство Bradybaenidae Pilsbry, 1939			
<i>Bradybaena ravida</i> (Benson, 1842)	Высота до 20 мм, ширина до 25 мм	В лесных массивах на деревьях и кустарниках	» »
<i>Bradybaena maacki</i> (Gerstfeldt, 1859)	То же	В лесных массивах на кустарниках и подстилке	» »
<i>Bradybaena middendorffii</i> (Gerstfeldt, 1859)	Высота до 12 мм, ширина до 22 мм	В лесных массивах на деревьях и кустарниках	» »
Семейство Hygromiidae Tryon, 1866			
<i>Cerņuella</i> sf. <i>Cisalpine</i> (Rossmassler, 1837)	Высота до 12 мм, ширина до 17 мм	Взято на растениях морского побережья	» »
Семейство Helicidae Rafinesque, 1815			
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	Высота до 19 мм, ширина до 20 мм	Взято на садово-огородных растениях	» »

Примечание. Источники: <sup>а</sup>Цихон-Луканина, 1987; <sup>б</sup>Жадин, 1952; <sup>в</sup>Шеффель, Шайба, 1991; <sup>г</sup>Лихарев, Виктор, 1980; <sup>д</sup>Шилейко, 1978.

ний Богатова и Затравкина (1987) в отношении пресноводных брюхоногих моллюсков, Шилейко (1978) для наземных легочных и Мартынова (1999) для голожаберных моллюсков.

Основной материал был собран на территории южного Приморья, в пригородах г. Владивостока, на литорали зал. Петра Великого Японского моря, а также во время экспедиций на научно-исследовательском судне «Академик Опарин» в Японском и Охотском морях. *Arianta arbustorum* собрана в пригороде Санкт-Петербурга, *Cerņuella* sf. *cisalpine* привезена с южного побережья о-ва Кипр, *Aplysia dactylomela* и *Chromodoris elisabetina* — с акватории Сейшельских островов. Каждый вид был представлен в сборах 3—10 экземплярами в зависимости от доступности.

Слюнные железы (у мелких особей — весь головной отдел или целое животное) фиксировали 2.5%-ным глутаральдегидом в комбинации с 2%-ной осмиевой кислотой,

10%-ным забуференным формалином и спирт-уксусной смесью (3 : 1). Для гистологических и гистохимических исследований материал заливали в парафин и Аралдит-М—Эпон-812 по стандартным методикам. Срезы толщиной от 0.5 до 5 мкм готовили на Ультратракате-Е (Reichert-Jung) и микротоме НМ-360 (Carl Zeiss). Препараты окрашивали несколькими методами: метиленовым синим (МС), гематоксилином (Г) с эозином (Э) — на общую морфологию, галлоцианин-хромовыми квасцами (ГХК) — на нуклеиновые кислоты, методом Шифф-йодная кислота (ШИК) — на нейтральные полисахариды, альциановым синим (АС) — на кислые мукополисахариды, по Фельгену (Ф) — на ДНК, прочным зеленым (ПЗ) при рН 2.2 — на общие белки (Пирс, 1962). Обычно применяли комбинации окрасок: Г—Э, ГХК—Э, ГХК—ПЗ, АС—ШИК по Моури и Ф—ПЗ. Метахромное окрашивание ГХК (черное), а также бирюзовое вместо синего окрашивание АС рассматривали как свидетельство присутствия

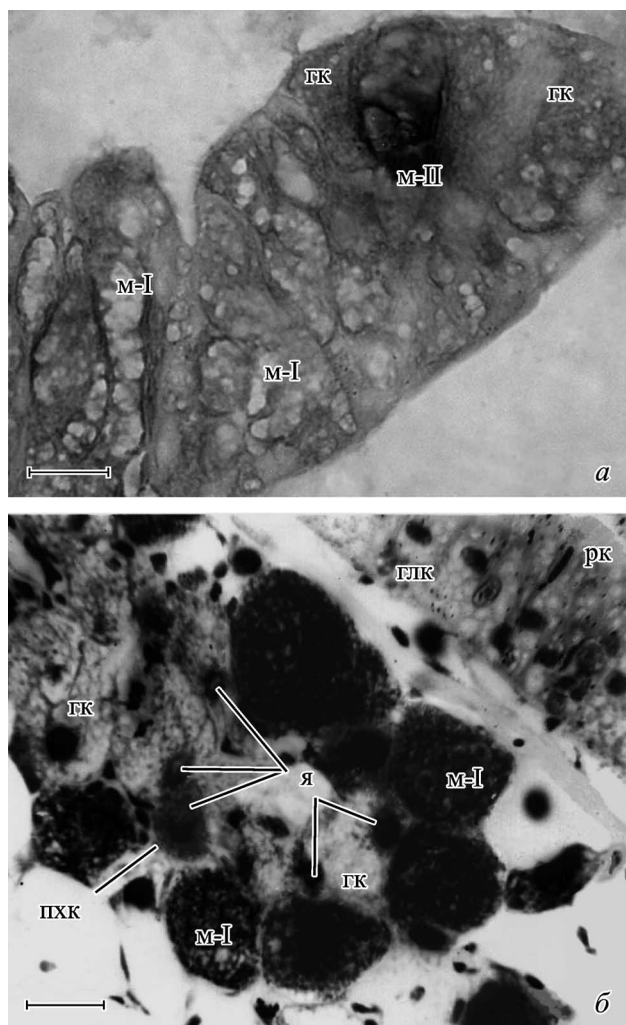


Рис. 1. Гистологическая организация слюнных желез брюхоногих моллюсков.

*а* — *Philine argentata* (Opisthobranchia: Cephalaspidea), *б* — *Bradybaena middendorffi* (Pulmonata: Stylommatophora). гк — гранулярная клетка, м-*I* — мукоцит-*I*, м-*II* — мукоцит-*II*, пхк — псевдохромосомная клетка, рк — ресничные клетки, я — ядра клеток. Полутонкие срезы. Окраска: *а* — по Моури, *б* — ГХК-ПЗ. Масштабные отрезки — 10 мкм.

вия сульфатированных кислых мукополисахаридов (Лили, 1969).

Использованные реактивы: альциановый синий, гематоксилин, эозин, метабисульфит натрия, осмиевая кислота, основной фуксин, галлоцианин и хромовые квасцы — отечественного производства; глутаральдегид и калий йоднокислый (метапериодат) — Reanal Budapest, Венгрия; аралдит-М и Эпон-812 — Fluka Chemie AG, Швейцария; прочный зеленый — Ferak Berlin, Германия.

Плоидность ядер железистых клеток оценивали методом цитофотометрии ДНК. Для этого из материала, фиксированного спирт-уксусной смесью, готовили давленные препараты с использованием целлофана (Анисимов, 1992), окрашивали их по Фельгену и заключали в иммерсионное масло. На лабораторном компьютерном анализаторе изображений в свете с длиной волны 550 нм определяли относительное содержание ДНК на выборках в 200—400 ядер и более, как правило, от 3—4 животных каждого вида. В качестве эталона классов плоидности использовали клетки мужской гонады: сперматогонии,

сперматоциты-*I*, сперматиды, в которых содержание ДНК изменяется в пропорции 2*c*—4*c*—1*c*, либо ядра соматических клеток наименьшего (2*c*) класса плоидности (обычно это были хорошо различимые клетки эпителиев). Условная единица «*c*» соответствует содержанию ДНК в гаплоидном наборе хромосом.

## Результаты

У всех изученных нами моллюсков слюнные железы — парные органы. Их анатомическая организация варьирует от простых мелких (0.5—1 мм) трубочек (у многих заднежаберных и некоторых легочных) до больших (5—10 мм) сложно разветвленных трубчато-альвеолярных желез (как правило, у легочных; среди заднежаберных — у аплизии и тритонии). В сложных железах протоки и ацинусы разделены прослойками соединительной ткани, что придает органу паренхиматозный вид.

При морфоцитохимическом анализе были идентифицированы следующие основные типы клеток (рис. 1).

1. Гранулярные клетки — хорошо поляризованные ацинарные клетки с гликопротеидными секреторными гранулами размером 1—1.5 мкм. У некоторых видов, например у лимней, вместо многочисленных гранул формируется одна большая гликопротеидная сфера. Секрет интенсивно окрашивается ПЗ и эозином на белки и умеренно ШИК на нейтральные полисахариды.

У легочных улиток рядом с гранулярными клетками встречаются трапециевидные клетки без секрета, но с характерной базофильной цитоплазмой, структурированной подобно тигроиду нейронов (рис. 1, б). Морфологически они соответствуют так называемым псевдохромосомным клеткам (Boer et al., 1967). Удаётся проследить переходные состояния между «псевдохромосомными» и секреторными гранулярными клетками, так что первые, вероятно, представляют собой клетки-предшественницы, либо всего лишь постэкструзивную фазу секреторного цикла гранулярных клеток.

2. Мукоциты-*I* — типичные клетки ацинусов, содержащие практически по всему объему кислые сульфатированные мукополисахариды (метахромно окрашиваются ГХК и АС); их цитоплазма обычно вакуолизована и имеет сетчатый вид. Гранулярные клетки и мукоциты-*I* составляют основу секреторных ацинусов, их взаиморасположение вполне закономерное. Уже в простых (неразветвленных) трубчатых железах заднежаберных, например у *Philine argentata*, хорошо выражено разделение на дистальный и проксимальный отделы, в которых преобладают клетки со слизистой или гликопротеидной секрецией соответственно (рис. 1, а). Аналогичный дистально-проксимальный градиент от мукоцитов-*I* к гранулярным гликопротеидным клеткам имеется и в ацинусах сложных желез у легочных, таких как *Lymnaea auricularia* или *Bradybaena middendorffi* (рис. 1, б).

3. Мукоциты-*II* — редкие, но очень крупные и хорошо различимые (интенсивно ШИК-позитивные) клетки, располагающиеся поодиночке или небольшими группами (по 2—3), обычно при выходе из ацинусов; продуцируют нейтральные полисахариды и белок, часто с примесью кислых несulfатированных (АС-ортохромных) полисахаридов. Незрелые мукоциты-*II* представляют собой узкие цилиндрические клетки с мелкими (до 1 мкм) зёрнами просекрета, но при созревании зёрна сливаются и цитоплазма вакуолизуется, клетки сильно

Таблица 2

Распределение ядер (в % от исследованной выборки N) по классам плоидности (2с, 4с и т.д.) в клетках слюнных желез заднежаберных и легочных моллюсков

Вид	2с	4с	8с	16с	32с	64с	128с	256с	512с	1024с	2048с	4096с	N
Подкласс OPISTHOBRANCHIA													
Отряд CEPHALASPIDEA													
Семейство Acteocinidae													
<i>Cylichna consobrina</i>	14	6	16	21	21	16	4	2	0.4	—	—	—	275
<i>Philine argentata</i>	21	15	23	17	15	6	2	0.5	—	—	—	—	436
<i>Philinopsis gigliolii</i>	26	11	17	28	18	0.3	—	—	—	—	—	—	309
Семейство Acteonidae													
<i>Japonacteon nipponensis</i>	29	18	18	15	10	7	3	—	—	—	—	—	212
Отряд ANASPIDEA													
Семейство Aplysiidae													
<i>Aplysia dactylomela</i>	88	6	2	2	1	1	—	—	—	—	—	—	289
Отряд NUDIBRANCHIA													
Семейство Dorididae													
<i>Diaulula sandiegensis</i>	19	36	30	13	2	—	—	—	—	—	—	—	317
Семейство Chromodorididae													
<i>Chromodoris elisabetina</i>	35	29	31	3	2	—	—	—	—	—	—	—	189
Семейство Tritoniidae													
<i>Tritonia diomedea</i>	36	7	11	10	9	9	6	5	4	2	1	0.3	637
Семейство Dendronotidae													
<i>Dendronotus robustus</i>	14	15	37	23	11	—	—	—	—	—	—	—	262
Семейство Flabellinidae													
<i>Coryphella athadona</i>	17	10	34	32	7	—	—	—	—	—	—	—	320
Отряд SACOGLOSSA													
Семейство Stiligeridae													
<i>Ercolania boodlea</i>	15	16	15	16	19	15	4	—	—	—	—	—	251
Подкласс PULMONATA													
Отряд BASOMMATOPHORA													
Семейство Lymnaeidae													
<i>Lymnaea auricularia</i>	52	22	8	9	7	2	—	—	—	—	—	—	800
<i>L. peregra</i>	47	15	16	15	6	1	—	—	—	—	—	—	827
Семейство Planorbidae													
<i>Anisus subfiliaris</i>	46	1	3	2	16	29	3	—	—	—	—	—	158
Отряд STYLOMMATOPHORA													
Семейство Succineidae													
<i>Succinea lauta</i>	15	11	16	25	22	7	4	—	—	—	—	—	602
<i>Oxyloma</i> sp.	15	23	11	20	20	9	2	—	—	—	—	—	391
Семейство Lymacidae													
<i>Deroceras agreste</i>	14	27	32	20	7	0.4	—	—	—	—	—	—	233
<i>D. laeve</i>	25	15	24	26	10	—	—	—	—	—	—	—	237
<i>D. altaicum</i>	19	3	11	7	25	10	20	5	—	—	—	—	296
<i>Arion silvaticus</i>	39	17	14	8	14	8	—	—	—	—	—	—	381

Таблица 2 (продолжение)

Вид	2c	4c	8c	16c	32c	64c	128c	256c	512c	1024c	2048c	4096c	N
Семейство Bradybaenidae													
<i>Bradybaena ravida</i>	56	14	9	13	6	2	—	—	—	—	—	—	289
<i>B. maacki</i>	65	10	10	11	4	—	—	—	—	—	—	—	235
<i>B. middendorffii</i>	48	15	10	23	4	—	—	—	—	—	—	—	203
Семейство Hygromiidae													
<i>Cerņuella sf. cisalpina</i>	66	12	12	7	2	1	0.14	—	—	—	—	—	1440
Семейство Helicidae													
<i>Arianta arbustorum</i>	70	5	8	5	9	2	1	—	—	—	—	—	479

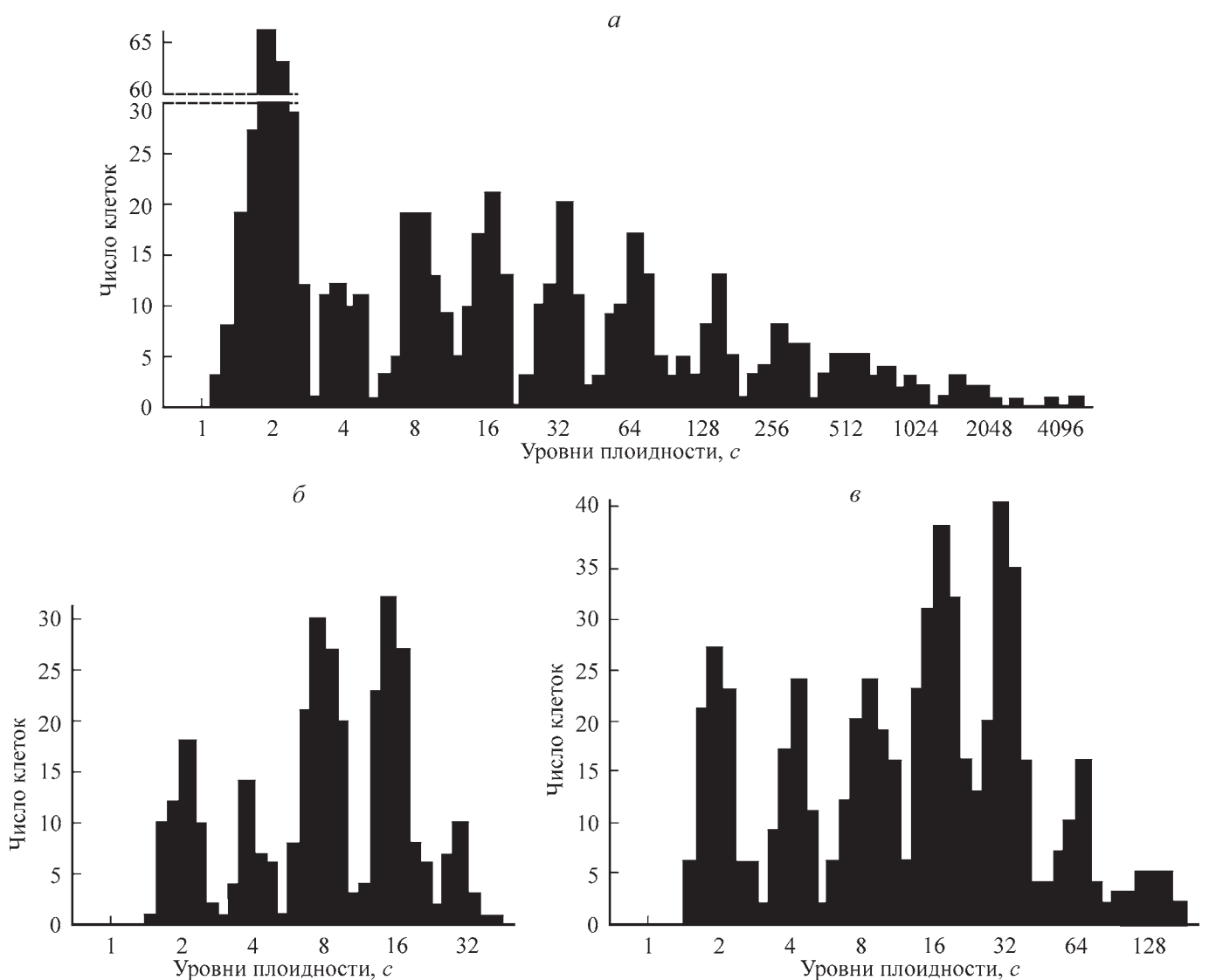


Рис. 2. Распределение ядер клеток слюнных желез по уровням плоидности у некоторых представителей заднежаберных (а, б) и легочных (в) брюхоногих моллюсков.

а — *Tritonia diomedea*, б — *Coryphella athadona*, в — *Succinea lauta*.

увеличиваются в объеме и становятся мешковидными (рис. 1, а).

4. В сложно разветвленных железах, например у лимней и брадибен, выводные протоки в пограничных с ацинусами участках бывают выстланы цилиндрическими глобулярными клетками, отличными от всех клеток ацинусов (рис. 1, б). Они заполнены глобулами диаметром 2—4 мкм, не воспринимающими какие-либо красители.

5. Узкие ресничные клетки выстилают выводные протоки, перемежаются с глобулярными клетками, а также заходят в проксимальные отделы ацинусов между гранулярными гликопротеидными клетками, но, как правило, отсутствуют в дистальных скоплениях мукоцитов-I.

Клетки слюнных желез исследованных гастропод даже в пределах одного вида существенно различаются по своим размерам и, что принципиально важно в контексте нашего исследования, по размерам ядер и содержанию в них хроматина. Уже визуальный анализ гистологических срезов и давленных препаратов, окрашенных по Фельгену или ГХК на ДНК, убеждает в том, что практически все секреторные клетки имеют большие полиплоидные ядра, в то время как эпителиальные ресничные клетки (равно как и клетки соединительной ткани и гемолимфы, присутствующие на препаратах) остаются диплоидными (рис. 1, б). При этом выявляется зависимость степени полиплоидии клеток от их функциональной специализации.

В качестве примера приведем данные по *Lymnaea auricularia*, полученные при сопоставлении визуального анализа срезов и цитофотометрии ядерной ДНК на давленных препаратах. Ядра мукоцитов-I полиплоидизируются до уровней 8—16с и даже 32с. Рядом располагаются такие же, но малодифференцированные клетки с более мелкими ядрами — до 4—8с. В ядрах гранулярных клеток, как и в ядрах соседних «псевдохромосомных» клеток, содержание ДНК достигает обычно 64с. Для мукоцитов-II прослеживается ряд созревания, коррелирующий с возрастанием плоидности: от ди-тетра-октаплоидных предшественников (цилиндрических клеток с мелкозернистым просекретом) до крупных мешковидных клеток с большими ядрами, содержащими 64—128с ДНК. Глобулярные клетки первичных (постацинарных) выводных протоков, вероятно, представляют собой отдельную, умеренно полиплоидизирующуюся популяцию; плоидность их ядер варьирует от 2с до 8—16с. Ресничные клетки, как уже отмечено, остаются диплоидными. Двумерная или многоядерность для клеток слюнных желез лимней, как и для других изученных нами гастропод, нехарактерна.

В целом у большинства легочных и заднежаберных гастропод самые большие ядра с максимальными уровнями плоидности (у разных видов до 32—64—128с и выше) принадлежат белковым гранулярным клеткам и мукоцитам-II, а мукоциты-I проходят на 2—3 цикла репликации меньше, их плоидность составляет обычно 4—8—16с. Однако возможны и другие соотношения. Так, у представителей отряда Cephalaspidea мукоциты-II имеют, как и у лимней, самые крупные и высокоплоидные ядра (у разных видов до 64—512с), мукоциты-I формируют средние классы плоидности (8—32с), тогда как гранулярные гликопротеидные клетки в основном ди-тетраплоидные (2—4с). Ресничные клетки, как и у других моллюсков, у цефаласпидей диплоидные.

Таким образом, прослеживается закономерное увеличение степени полиплоидизации клеток с преобладанием в секрете белковой компоненты (гликопротеидные грану-

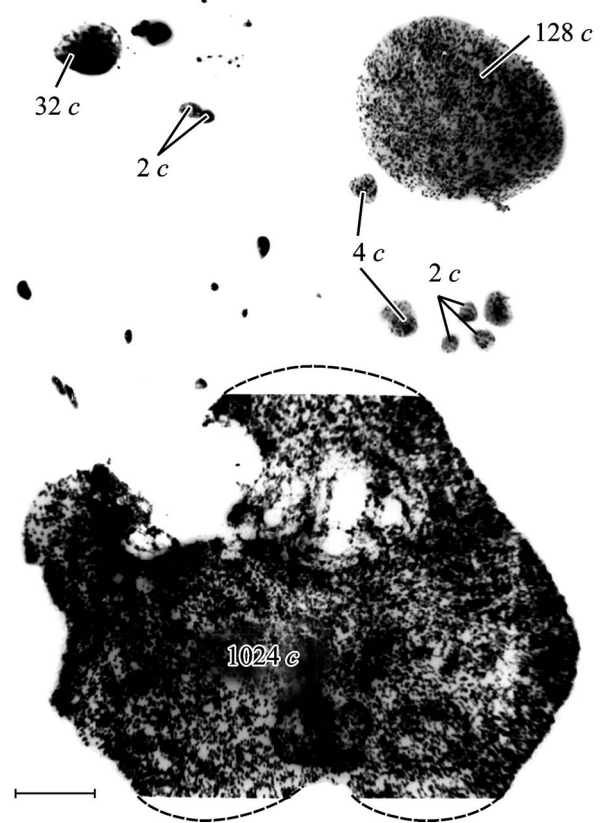


Рис. 3. Ядра разной плоидности на давленных препаратах слюнной железы *Tritonia diomedea*.

Окраска по Фельгену. Масштабный отрезок — 10 мкм.

лярные клетки и мукоциты-II). Однако для дальнейших выводов не менее важно и то, что даже слизистые клетки (мукоциты-I), секрет которых не содержит заметных количеств белка, в процессе роста и созревания осуществляют 2—3 и даже 4 эндочикла, а при необходимости и больше (как у цефаласпидей).

Суммарные (без разделения на клеточные типы) результаты цитофотометрии ДНК в ядрах клеток слюнных желез изученных видов моллюсков представлены в табл. 2. Эти данные процентного распределения ядер по классам плоидности рассчитаны на основании гистограм, некоторые из которых приведены в качестве примеров на рис. 2. Заметим сразу, что доля диплоидных ядер, варьирующая у разных видов от 14 до 88 %, мало о чем говорит, так как эти ядра принадлежат в основном клеткам выводных протоков и соединительной ткани и их численность отражает лишь степень анатомической сложности желез. В простых (неразветвленных) железах диплоидных ядер мало, в сложных (разветвленных) — много. Поэтому основное внимание надо обратить на полиплоидные классы более 2с, к которым и принадлежит большинство секреторных клеток.

Как видно из данных, приведенных в табл. 2, у всех изученных видов моллюсков выявлены более или менее протяженные ряды полиплоидных клеток, в которых присутствуют все классы плоидности ядер — от 2с до некоторого максимального (видоспецифического) уровня, хотя их пропорции значительно варьируют. Максимальная степень проявления полиплоидии у разных видов неодинакова. Примерно у половины из них предельные количества ДНК в ядрах не превышают 32—64с, у других пло-

идность ядер достигает классов 128—256с, у *Cylichna consobrina* одно ядро содержало даже 512с ДНК. Уникальный случай представляют слюнные железы *Tritonia diomedea*. Здесь отмечены самые крупные ядра с массой ДНК до 4096с (рис. 2; табл. 2). Сами клетки также имеют гигантские размеры, а ядра наибольших уровней плоидности отличаются неправильной формой, инвагинации и лопасти увеличивают их поверхность (рис. 3).

В целом среди заднежаберных и легочных гастропод виды с умеренно полиплоидными (до 32—64с) и высокополиплоидными (128с и выше) клетками слюнных желез представлены примерно в равной пропорции.

### Обсуждение

Морфофункциональные типы клеток слюнных желез брюхоногих моллюсков подклассов Opisthobranchia и Pulmonata в основном те же, что у исследованных ранее переднежаберных (Зюмченко, Анисимов, 2000, 2001а, 2001б, 2002). Существование трех основных типов секреторных клеток в слюнных железах заднежаберных и легочных гастропод — двух типов мукоцитов и гранулярных (ферментных) клеток — признают большинство авторов (из последних: Lobo-da-Cunha, 2000; Pirger et al., 2004; Fischer et al., 2006; Lobo-da-Cunha et al., 2009). В то же время в ряде работ у легочных выделяют до 7—10 вариантов секреторных клеток (Boer et al., 1967; Walker, 1970; Beltz, Gelperin, 1979; Leal-Zanchet, 2003; Moura et al., 2004). Поскольку между многими клетками прослеживается ряд переходных форм, кажется вероятным, что некоторые из описываемых в литературе клеточных типов, в том числе псевдохромосомные клетки, сероциты и т. п., представляют собой лишь стадии секреторного цикла или незрелые формы железистых клеток. Другие, довольно редкие, типы клеток могут выполнять эндокринные функции.

Дистально-проксимальная специализация ацинусов, найденная нами как в простых, так и в сложных железах (кстати, подобная той, что известна в слюнных железах млекопитающих), отмечена ранее и для других гастропод (Ghose, 1963) и, вероятно, типична для слюнных желез этих моллюсков.

Основной результат настоящей работы состоит в том, что в слюнных железах заднежаберных и легочных моллюсков полиплоидные секреторные клетки выявлены у всех без исключения исследованных видов. Полиплоидия достаточно высокой степени (десятки, сотни и даже тысячи гаплоидных наборов) представляет здесь норму развития ткани. Относительно причин данного феномена подлежат обсуждению два аспекта — функциональный и филогенетический.

С точки зрения функциональной заслуживает внимания преимущественная полиплоидизация клеток с белковой секрецией по сравнению со слизистыми клетками. Ранее эта закономерность показана нами для слюнных желез улитки янтарки *Succinea lauta*: слизистые клетки имели в основном 16с ДНК, а белковые — 64—128с (Анисимов и др., 1995). Аналогичные соотношения (до 32с в слизистых клетках и до 256с в белковых) характерны и для кожных желез этой улитки (там же). С позиций конкурентной гипотезы о причинах полиплоидизации соматических клеток (Бродский, Урываева, 1981), различия слизистых и белковых клеток по уровню плоидности следовало бы объяснить большими функциональными нагрузками при интенсификации белковых синтезов. Выяв-

ленное в нашей работе исключение для отряда Cephalaspidea — высокая полиплоидизация слизистых клеток (до 8—32с) при ее фактическом отсутствии в гликопротеидных клетках — не опровергает, а скорее подтверждает функциональную зависимость. Основной пищей у цефаласпидей являются фораминиферы (табл. 1) с их известковым скелетом, что, очевидно, обуславливает высокую потребность в кислой слизи. Адаптация к такому специфичному пищевому рациону, скорее всего, и потребовала в данном случае интенсификации функций не белковых, а слизистых клеток, что и происходило путем их преимущественной полиплоидизации.

Другой пример зависимости степени полиплоидии клеток слюнных желез от характера пищи и способа питания представляет сравнение двух видов-гигантов среди брюхоногих моллюсков — *Tritonia* и *Aplysia* (оба принадлежат подклассу заднежаберных). Для тритонии характерна облигатная и наивысшая степень полиплоидизации клеток слюнных желез, выявляется самый длинный ряд значений плоидности — от 4с до 4096с. У аплизии клетки слюнных желез в основном диплоидные, 6 % составляют тетраплоидные клетки, еще 6 % приходится на общую долю классов 8—16—32—64с. Тритония питается в основном мягкими кораллами, т. е. животной пищей, требующей глубокой ферментативной обработки и соответственно высокой функциональной нагрузки слюнных желез. Аплизия поедает водоросли, причем заглатывает целиком большие куски, которые перетирает и ферментирует в желудке. Фактически здесь происходят редукция слюнных желез и их функциональная субституция желудком. Этим, вероятно, и объясняется столь незаметное проявление полиплоидии в слюнных железах аплизии. Возможно, какие-то пищевые предпочтения обуславливают более высокую степень полиплоидизации железистых клеток и у *Deroceras altaicum* по сравнению с другими слизняками (см. табл. 2: сем. Lymacidae).

Какие-либо другие, экологические или онтогенетические, корреляции полиплоидии клеток слюнных желез в пределах заднежаберных и легочных гастропод проследить не удастся. Нет принципиальных различий между морскими формами (все Opisthobranchia), пресноводными (отр. Basommatophora из Pulmonata) и наземными (отр. Stylommatophora из Pulmonata). Среди морских обитателей различия не выявляются между глубоководными видами (*Cylichna consobrina* и *Philine argentata*, встречающимися на глубинах до 1600—2200 м) и прочими, живущими на шельфовых глубинах (десятки метров) и даже на литорали — до 1 м (например, *Japonacteon nipponensis* и *Ercolania boodleae*).

Степень развития полиплоидии в слюнных железах, по-видимому, существенно не зависит и от продолжительности жизни моллюсков разных видов. Так, среди Stylommatophora нет принципиальных различий по рассматриваемому признаку между видами семейств Succineidae и Lymacidae, имеющими одногодичный (лето—зима—лето) жизненный цикл, с одной стороны, и видами семейств Bradybaenidae, Hygromiidae и Helicidae, живущими 5—7 лет и более.

Размеры тела также не коррелируют с плоидностью клеток слюнных желез. В отряде Cephalaspidea мелкие (4—6 мм) *Japonacteon nipponensis* не отличаются от значительно более крупных (20—22 мм) *Philine argentata* и *Philinopsis giglioli*. С другой стороны, два вида-гиганта — *Aplysia dactylomela* (до 350 мм) и *Tritonia diomedea* (до 200 мм) — представляют две крайности по проявле-



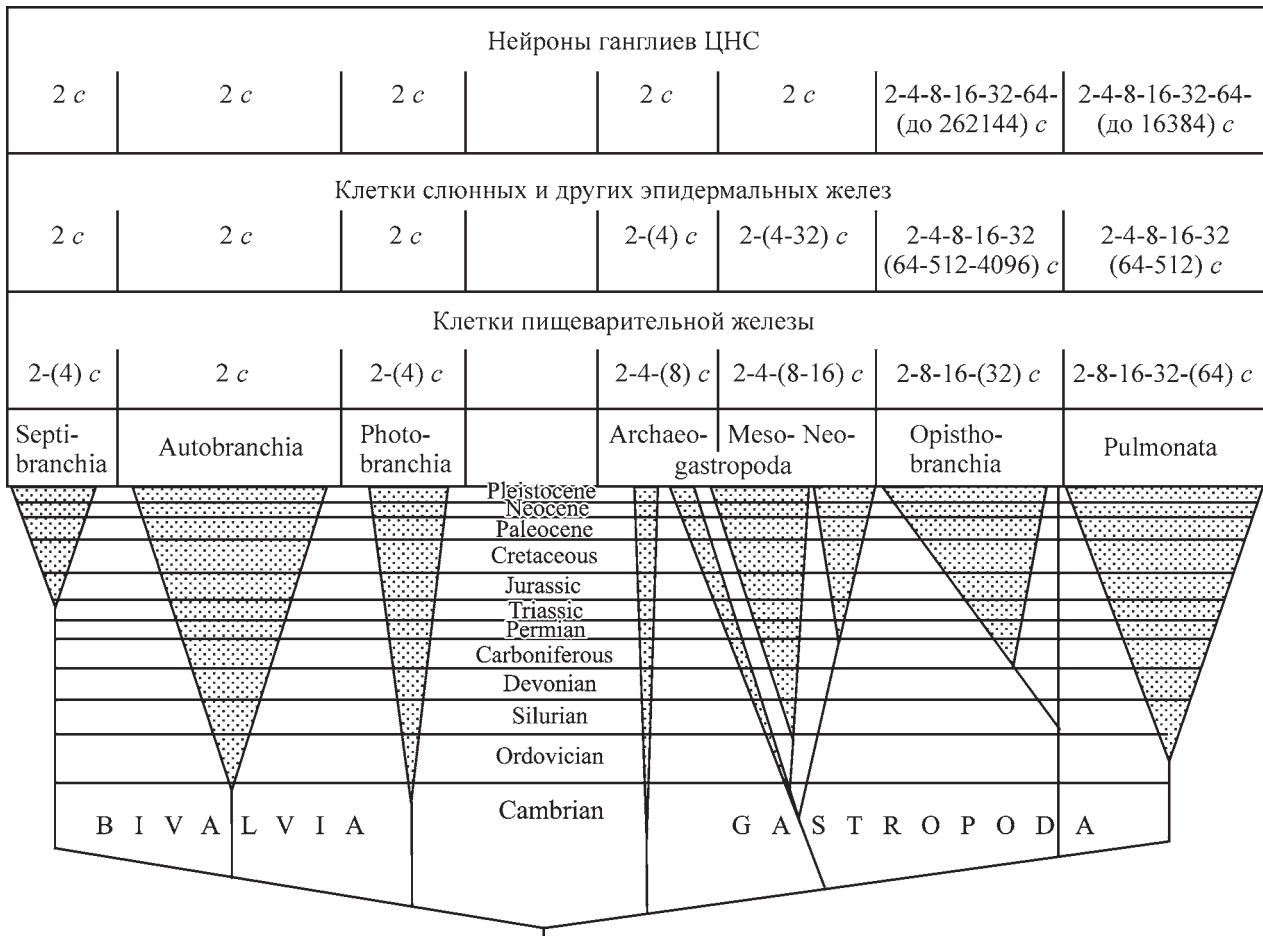


Рис. 4. Филогенетические отношения двустворчатых и брюхоногих моллюсков и уровни плоидности некоторых клеточных типов.

нию полиплоидии: минимальная у аплизии и максимальная у тритонии. Как уже отмечено выше, здесь различия обусловлены типом питания животных.

Таким образом, на примере слюнных желез гастропод просматривается связь степени соматической полиплоидии с функциональным напряжением клеток (конкуренцией пролиферативных и тканеспецифических синтезов), что неоднократно показано также на млекопитающих животных, прежде всего при гипертрофии печени и сердечной мышцы (Кудрявцев, 1991; Brodsky, 1991; Kupper, Pfitzer, 1991; Anatskaya et al., 1994; Кудрявцев и др., 1997; Vinogradov et al., 2001; Anatskaya, Vinogradov, 2004). В эпителии слюнных желез моллюсков эта связь более или менее явно выявляется в отношении трофической (алиментарной) функции. Для слюнных желез это и есть главная функция.

Другой аспект обсуждения приведенных данных — филогенетический. Как было показано, сам феномен соматической полиплоидии у заднежаберных и легочных гастропод развивается облигатно (у всех видов) и в высокой степени вне зависимости от самых разных факторов. Она характерна для белковых и слизистых клеток, для хищников и растительноядных улиток, для видов, обитающих на разных грунтах и глубинах, в море, пресных водах и на суше, имеющих различные размеры и сроки жизни. Такая тотальная полиплоидизация клеток слюнных желез принципиально отличает заднежаберных и легочных моллюсков от изученных ранее переднежаберных гастропод (Зюмченко, Анисимов, 2000, 2001a, 2001b, 2002), у которых полиплоидия развивается факультативно

(не у всех видов), в значительно меньшей степени (максимально до 8—16c) и в очевидной зависимости от экологических особенностей видов. Создается впечатление, что масштабная полиплоидизация соматических клеток явилась для высших гастропод качественным скачком в их эволюции. У древних археогастропод полиплоидия вообще отсутствует, у мезо- и неогастропод проявляется умеренно и факультативно, а у молодых групп, каковыми являются легочные и заднежаберные, развивается в высокой степени и закономерно во всех отрядах и у всех видов.

Наш материал подтверждает идею о том, что соматическая полиплоидия имела в филогенезе брюхоногих моллюсков различное морфогенетическое значение (Анисимов, 1999б). Сначала, у мезо- и неогастропод, полиплоидия проявляется как аллогенез — алломорфная (идиоадаптивная) надстройка к обычным диплоидным гистогенезам, как частное приспособление к определенным экологическим условиям. В более поздних эволюционных ветвях заднежаберных и легочных она закрепляется как своеобразный цитологический ароморфоз, филогенетическая стратегия эволюционно продвинутых групп, сравнимая с ароморфозом. И хотя трофические особенности видов, несомненно, влияют на степень проявления полиплоидии, сама возможность эндорепродуктивного гистогенеза, кажется, имеет и более общие причины.

В поисках таких причин мы нашли единственный фактор, принципиально отличающий заднежаберных и легочных от всех прочих групп, относимых к переднежаберным брюхоногим моллюскам, — это тип организации

центральной нервной системы и возможность полиплоидизации (гигантизма) нейронов. В отличие от стрептонеуральных переднежаберных заднежаберные и легочные определяются как эвтиневральные гастроподы (Spendel, 1881, цит. по: Голиков, Старобогатов, 1988; Haszprunar, 1988), так как имеют достаточно централизованную нервную систему, в которой происходит не только сближение, но и слияние ряда ганглиев в районе пищеводного нервного кольца.

При этом у всех переднежаберных (стрептонеуральных) нейроны в ганглиях диплоидные, как и у двусторчатых моллюсков (Табакова и др., 2005), тогда как у заднежаберных и легочных (эвтиневральных) они полиплоидизируются, образуя гетероплоидные ряды от  $2c$  до сотен и тысяч гаплоидных значений ДНК (Quattrini, 1960; Bullock, Horridge, 1965; Бродский, Урываева, 1981; Анисимов, 1999а; Кирсанова, 2003; Anisimov, 2005). Интересно, что с облигатной полиплоидией нейронов у эвтиневральных гастропод согласуется также значительная полиплоидизация базофильных (кальциевых) клеток пищеварительной железы, а также ряда эпидермальных желез (рис. 4) (Anisimov, 2005).

Таким образом, при переходе от стрептонеуральных к эвтиневральным гастроподам в целом выявляется соответствие между гигантизмом (полиплоидией) нейронов и клеток иннервируемых ими органов, в частности слюнных желез. Роль таких корреляций и координаций в гистогенезах на основе полиплоидии была постулирована нами ранее (Анисимов, 1999б). В настоящей работе удалось показать, пожалуй, наиболее яркое проявление такой корреляции на примере тритонии. Известно, что ядра гигантских нейронов этого заднежаберного моллюска содержат до 130—260 тыс.  $c$  ДНК (Вепринцев и др., 1964; Сахаров, 1965). Это самые крупные и высокоплоидные нейроны среди гастропод. В полном согласии с гигантизмом нейронов развивается и эпителий слюнных желез: у тритонии выявлен самый высокий уровень плоидности железистых клеток среди исследованных гастропод — до 4096с.

Таким образом, результаты проведенного исследования показывают, что в развитии феномена соматической полиплоидии прослеживаются не только функциональные, но и филогенетические тенденции. При этом можно увидеть межорганные и (или) межтканевые онтогенетические корреляции, которые через отбор приобретают значение соответствующих филогенетических координаций, в терминологии И. И. Шмальгаузена (Анисимов, 1999б). В полной мере причины, механизмы и значение таких корреляций и координаций еще предстоит оценить.

Работа выполнена в рамках госконтракта с Министерством образования и науки РФ № 02.740.11.0678, программ президента РФ для государственной поддержки ведущих научных школ НШ-64869.2010.4 и Правительства РФ для государственной поддержки научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в российских образовательных учреждениях высшего профессионального образования (договор № 11.G34.31.0010).

#### Список литературы

Анисимов А. П. 1992. Простой способ получения постоянных давленных препаратов с использованием целлофана. Цитология. 34 (11/12) : 110—112.

Анисимов А. П. 1999а. Клеточное размножение и соматическая полиплоидия в тканях брюхоногих моллюсков: обзор. V. Нервная система. Цитология. 41 (1) : 14—22.

Анисимов А. П. 1999б. Клеточное размножение и соматическая полиплоидия в тканях брюхоногих моллюсков: обзор. VII. Соматическая полиплоидия как морфогенетический фактор. Цитология. 41 (1) : 32—39.

Анисимов А. П., Токмакова Н. П., Повеценок О. С. 1995. Соматическая полиплоидия в различных тканях улитки янтарки. Цитология. 37 (4) : 311—330.

Богатов В. В., Затравкин М. Н. 1987. Gastropoda пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Вып. 8. Л.: Наука. 196—200.

Бродский В. Я., Урываева И. В. 1981. Клеточная полиплоидия. Пролиферация и дифференцировка. М.: Наука. 259 с.

Вепринцев Б. Н., Крафтс И. В., Сахаров Д. А. 1964. Нервные клетки голожаберного моллюска *Tritonia diomedea* Bergh. Биофизика. 9 (3) : 327—336.

Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. 1988. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков. Труды Зоол. института АН СССР. Л.: Наука. 187 : 4—77.

Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.: Изд-во АН СССР. 376 с.

Зюмченко Н. Е., Анисимов А. П. 2000. Эволюционные закономерности проявления соматической полиплоидии в слюнных железах брюхоногих моллюсков. I. Подклассы Cyclobranchia и Scutibranchia. Цитология. 42 (7) : 710—718.

Зюмченко Н. Е., Анисимов А. П. 2001а. Эволюционные закономерности проявления соматической полиплоидии в слюнных железах брюхоногих моллюсков. II. Подкласс Pectinibranchia: отряд Anisobranchia. Цитология. 43 (5) : 446—452.

Зюмченко Н. Е., Анисимов А. П. 2001б. Эволюционные закономерности проявления соматической полиплоидии в слюнных железах брюхоногих моллюсков. III. Подкласс Pectinibranchia: отряды Discopoda, Echinospirida, Aspidophora и Entomostoma (Mesogastropoda). Цитология. 43 (6) : 19—26.

Зюмченко Н. Е., Анисимов А. П. 2002. Эволюционные закономерности проявления соматической полиплоидии в слюнных железах брюхоногих моллюсков. IV. Подкласс Pectinibranchia: отряды Hamiglossa и Toxoglossa (Neogastropoda). Цитология. 44 (5) : 431—440.

Кирсанова И. А. 2003. Соматическая полиплоидия в центральной нервной системе легочных брюхоногих моллюсков: Автореф. канд. дис. Владивосток. 26 с.

Кудрявцев Б. Н. 1991. Клеточные механизмы нормального и репаративного роста печени млекопитающих: Автореф. докт. дис. СПб. 52 с.

Кудрявцев Б. Н., Анацкая О. В., Нилова В. К., Комаров С. А. 1997. Взаимосвязь параметров митохондриального и миофибрилярного аппаратов кардиомиоцитов с уровнем их плоидности и гипертрофии у некоторых видов млекопитающих, различающихся по весу тела. Цитология. 39 (10) : 946—964.

Лилли Р. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир. 645 с.

Лихарев И. М., Виктор А. Й. 1980. Слизни фауны СССР и сопредельных стран (*Gastropoda terrestria nuda*). В серии: Фауна СССР. Моллюски. Т. III, вып. 5. Л.: Наука. 438 с.

Мартьянов А. В. 1999. Голожаберные моллюски (Mollusca: Nudibranchia) северо-западной части Японского моря (с замечаниями об отряде Nudibranchia): Автореф. канд. дис. СПб. 26 с.

Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. 1979. Подклассы брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения. Зоол. журн. 58 (3) : 293—305.

Пирс С. 1962. Гистохимия теоретическая и прикладная. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 962 с.

Сахаров Д. А. 1965. Функциональная организация гигантских нейронов моллюсков. Успехи соврем. биол. 60 (3) : 365—383.

Табакова Е. В., Кирсанова И. А., Анисимов А. П. 2005. Морфологическая вариабельность и уровни плоидности ядер нейронов центральной нервной системы двусторчатых мол-

люсков в связи с проблемой соматической полиплоидии. Биология моря. 31 (5) : 352—357.

Цихон-Луканина Е. А. 1987. Трофология водных моллюсков. М.: Наука. 176 с.

Шеффель П., Шайба Б. 1991. Растения и животные. Руководство для натуралиста. М.: Мир. 266 с.

Шилейко А. А. 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Т. III, вып. 6. Л.: Наука. 384 с.

Anatskaya O. V., Vinogradov A. E. 2004. Paradoxical relationship between protein content and nucleolar activity in mammalian cardiomyocytes. Genome. 47 : 565—578.

Anatskaya O. V., Vinogradov A. E., Kudryavtsev B. N. 1994. Hepatocyte polyploidy and metabolism/life-history traits: hypothesis testing. J. Theor. Biol. 168 : 191—199.

Anisimov A. P. 2005. Endopolyploidy as a morphogenetic factor of development. Cell Biol. Int. 29 : 993—1004.

Barow M., Meister A. 2003. Endopolyploidy in seed plants is differently correlated to systematics, organ, life strategy and genome size. Plant Cell Environ. 26 : 571—584.

Beltz B. A., Gelperin B. A. 1979. An ultrastructural analysis of the salivary system of the terrestrial mollusc, *Limax maximus*. Tissue and Cell. 11 : 31—50.

Boer H. H., Groot C., De Jong-Brink M., Cornelise C. J. 1977. Polyploidy in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata). A cytophotometric analysis of the DNA in neurons and some other cell types. Neth. J. Zool. 27 : 245—252.

Boer H. H., Wendelaar Bonga S. E., Van Rooyen N. 1967. Light and electron microscopical investigations on the salivary glands of *Lymnaea stagnalis* L. Z. Zellforsch. microsc. Anat. 76 : 228—247.

Brodsky V. Ya. 1991. Cell polyploidy in the mammalian heart. In: The development and regenerative potential of cardiac muscle. New York: Harwood Acad. Publ. 255—293.

Bullock T. H., Horridge G. A. 1965. Structure and function in the nervous system of invertebrates. Vol. 2. San Francisco: W. H. Freeman Press. 598 p.

Edgar B. A., Orr-Weaver T. L. 2001. Endoreplication cell cycles: more for less. Cell. 105 : 297—306.

Fischer M. A., Velde G., Roubos E. W. 2006. Morphology, anatomy and histology of *Doto uva* Marcus, 1955 (Opisthobranchia: Nudibranchia) from the Chilean coast. Contributions to Zoology. 75 : 145—159.

Ghose K. C. 1963. The alimentary system of *Achatina fulica*. Trans. of the Amer. Microsc. Soc. 82 : 149—167.

Haszprunar G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. J. Mol. Stud. 54 : 367—441.

Kupper T., Pfitzer P. 1991. DNA in cardiac myocytes of normal and miniature pigs. In: The development and regenerative potential of cardiac muscle. New York: Harwood Acad. Publ. 197—225.

Leal-Zanchet A. M. 2003. Histology of the salivary glands of the Limacoidea and Milacidae (Gastropoda, Pulmonata). Rev. Bras. Zool. 20 : 401—407.

Lobo-da-Cunha A. 2000. Ultrastructural and histochemical study of the salivary glands of *Aplysia depilans* (Mollusca, Opisthobranchia). Acta Zoologica. 82 : 201—212.

Lobo-da-Cunha A., Ferreira I., Coelho R., Calado G. 2009. Light and electron microscopy study of the salivary glands of the carnivorous opisthobranch *Philinopsis depicta* (Mollusca, Gastropoda). 41 : 367—375.

Moura K. R. S., Terra W. R., Ribeiro A. F. 2004. The functional organization of the salivary gland of *Biomphalaria straminea* (Gastropoda: Planorbidae): secretory mechanisms and enzymatic determinations. J. Molluscan Stud. 70 : 21—29.

Nagl W. 1978. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Amsterdam: North Holland. 283 p.

Pirger Zc., Elekes K., Kiss T. 2004. Functional morphology of the salivary gland of the snail, *Helix pomatia*: a histochemical and immunocytochemical study. Acta Biol. Hung. 55 : 221—232.

Quattrini D. 1960. Osservazioni su un passaggio di ribonucleoproteine dal citoplasma al nucleo e su un gruppo di neuroni secretori nel sistema nervoso centrale dei molluschi gasteropodi. Caryologia. 13 : 444—468.

Schreiber M., Schreiber G. 1964. Researches on quantitative cytology. The somatic ploidy in gland tissues of Gastropods. Revista di Biologia. 57 : 285—300.

Swift H. 1953. Quantitative aspects of nuclear nucleoproteins. Int. Rev. Cytol. 2 : 1—76.

Vinogradov A. E., Anatskaya O. V., Kudryavtsev B. N. 2001. Relationship of hepatocyte ploidy levels with body size and growth rate in mammals. Genome. 44 : 350—360.

Walker G. 1970. Light and electron microscope investigations on the salivary glands of the slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller). Protoplasma. 71 : 111—126.

Поступила 28 III 2011

## EVOLUTIONARY REGULARITIES OF SOMATIC POLYPLOIDY EXPANSION IN SALIVARY GLANDS OF GASTROPOD MOLLUSKS. V. SUBCLASSES OPISTHOBANCHIA AND PULMONATA

A. P. Anisimov,<sup>1</sup> N. E. Zyumchenko

Far Eastern Federal University, Vladivostok; <sup>1</sup> e-mail: alim@bio.dvfu.ru

Salivary glands of 25 species of euthyneural gastropod mollusks (Opisthobranchia and Pulmonata) have been investigated by means of histochemical methods and DNA cytophotometry in nuclei of cells. The cells of three basic types are distinguished in glandular epithelium: granular cells (with glycoprotein granular inclusions), mucocytes-I (with sulfatic acid mucopolysaccharides) and mucocytes-II (with neutral and acid nonsulfatic polysaccharides and proteins) and so the epithelial ciliated cells and cells of the ducts. It was shown that glandular cells of salivary glands of all discovered mollusks' species are polyploid in different degree. The highest ploidy level estimated by means of DNA content in most of species is 64—128c. The giant polyploidy, attained to 4096c, is discovered in cells of salivary glands of *Tritonia diomedea*. The functional conditionality connected with features of feeding of different mollusk species and phylogenetic tendencies of expansion of somatic polyploidy in class Gastropoda are discussed. In comparison with allogenic, facultative and small polyploidy manifestation in Prosobranchia the obligatory polyploidization of high degree revealed in cells of salivary glands of Opisthobranchia and Pulmonata is consider to be the original cytological arogenesis. The probable causes of such differences are conneted with euthyneural type of organization of central nervous system and giant polyploidy of neurons in Opisthobranchia and Pulmonata mollusks. The causes, mechanisms and significance of such correlations are unclear for the present.

Key words: salivary glands, DNA content, somatic polyploidy, endopolyploidy, Gastropoda.