

Foregut ontogeny of the Neogastropoda: comparison of development in *Nucella lapillus* and *Conus anemone*

Alexander D. Ball

Abstract

Characters of the foregut organs of neogastropods have been widely used in phylogenetic analyses. These include, especially, the two pairs of salivary glands, the radula, the valve and gland of Leiblein in muricids and the venom apparatus of conoideans. Assumptions and hypotheses concerning the homologies of these organs both within the Neogastropoda and with other gastropods can be tested by ontogenetic studies. Developmental stages of *Nucella lapillus* (Muricoidea) and *Conus anemone* (Conoidea) were studied through reconstruction of 1 µm resin-embedded sections, light and scanning electron microscopy. In both *Nucella* and *Conus* the buccal mass is derived from a ventral evagination of the oesophagus. An anterior portion forms the sublingual pouch in *Nucella* and the radular caecum in *Conus*, whilst the posterior portion forms the radular sac. The acinous salivary glands are derived as lateral evaginations of the wall of the buccal cavity. This region moves dorsally in *Nucella* and the salivary gland ducts grow posteriorly, attached to the anterior oesophageal wall. In *Conus*, the buccal cavity is separated from the oesophagus by the buccal sac. The acinous salivary glands initially grow laterally from its walls and then dorsally as the secretory regions expand. They do not become associated with the oesophageal walls. The accessory salivary glands in both species arise as paired evaginations of the ventral lip, the ducts grow posteriorly and terminate in secretory areas. During the development of *Nucella* the ducts fuse, but terminate in paired, secretory regions. In *Conus*, the paired glands fuse completely during development, leaving a single tubular gland. The valve of Leiblein in *Nucella* is derived from the dorsal folds and dorsal wall of the mid-oesophagus. This region differentiates prior to proboscis elongation and passes through the circum-oesophageal nerve ring (together with the acinous salivary glands and radular sac) during development. The glandular folds (=glande framboisée) and rudimentary gland of Leiblein remain posterior to the nerve ring. The glandular folds are derived from the dorsal folds and the gland of Leiblein from the ventral strip which is rotated into a dorsal position by torsion. A finger-like evagination is formed which expands to form the gland and its duct. Tracing the complete development of the venom gland in *Conus* was not possible, but early stages suggest a secretory region develops from the ventral strip and dorsal folds. In *Nucella* the same regions form the glandular oesophageal folds and the gland of Leiblein and these are believed to be the homologue of the venom gland and muscular bulb of the Conoidea. Both species exhibit striking developmental similarities. Features which are markedly different in their definitive state have identical ontogenetic origins and heterochrony of foregut development may explain the major differences observed in adult morphology.

Riassunto

I caratteri dell'apparato alimentare anteriore dei neogasteropodi sono stati ampiamente usati in analisi filogenetiche. Questi comprendono in particolare: le due paia di ghiandole salivari, la radula, la ghiandola e la valvola di Leiblein nei muricidi e l'apparato velenifero dei conoidei. Ipotesi e assunzioni sull'omologia di questi organi sia tra i Neogastropoda sia con altri gasteropodi possono essere verificate con studi ontogenetici.

Stadi di sviluppo in *Nucella lapillus* (Muricoidea) e *Conus anemone* (Conoidea) sono stati studiati con la ricostruzione di sezioni seriali (1 µm resin-embedded), microscopia ottica ed elettronica a scansione. Sia in *Nucella* sia in *Conus* la massa boccale deriva da un'evaginazione ventrale dell'esofago. Una porzione anteriore forma la sacca sottolinguale in *Nucella* e il ceco radulare in *Conus*, mentre la porzione posteriore forma il sacco radulare. Le ghiandole salivari acinose, derivano come evaginazioni laterali della parete della cavità boccale. Questa regione si sposta dorsalmente in *Nucella* ed i dotti delle ghiandole salivari si accrescono posteriormente attaccati alla parete esofagea anteriore. In *Conus*, la cavità boccale è separata dall'esofago per mezzo del sacco boccale. Le ghiandole salivari acinose inizialmente si accrescono lateralmente dalla parete, quindi dorsalmente quando la regione secretoria si espande. In questo caso non divengono associate alla parete esofagea. Le ghiandole salivarie accessorie in entrambe le specie appaiono come evaginazioni appaiate del labbro ventrale, i dotti si accrescono posteriormente e terminano in aree secretorie. Durante lo sviluppo di *Nucella* i dotti si fondono, ma terminano in regioni secretorie appaiate. In *Conus*, le ghiandole appaiate si fondono completamente durante lo sviluppo, lasciando una singola ghiandola tubulare. La valvola di Leiblein in *Nucella* deriva dalle pieghe dorsali e dalla parete dorsale dell'esofago

medio. Questa regione si differenzia prima dell'allungamento della proboscide e durante lo sviluppo passa attraverso l'anello nervoso circum-esofageo (assieme alle ghiandole acinose salivari e al sacco radulare). Le pieghe ghiandolari (=glande framboisée) e la rudimentale ghiandola di Leiblein rimangono posteriori allo anello nervoso. Le pieghe ghiandolari derivano dalle pieghe dorsali e la ghiandola di Leiblein dalla striscia ventrale che è ruotata per torsione in posizione dorsale. Si forma un'evaginazione digitiforme, che si espande a formare la ghiandola ed il suo dotto. Tracciare il completo sviluppo della ghiandola del veleno in *Conus* non è stato possibile, ma gli stadi precoci suggeriscono che una regione secretoria si sviluppi dalla striscia ventrale e dalle pieghe dorsali. In *Nucella* le stesse regioni formano le pieghe ghiandolari esofagee e la ghiandola di Leiblein e queste sono ritenute essere omologhe alla ghiandola del veleno e al bulbo muscolare dei Conoidea. Entrambe le specie studiate mostrano rimarchevoli similarità nello sviluppo. Caratteristiche che sono marcatamente differenti nel loro stato definitivo hanno identiche origini ontogenetiche e fenonemi di eterocronia nello sviluppo dell'apparato alimentare anteriore possono spiegare le maggiori differenze nella morfologia adulta.

Key words

Gastropoda, Neogastropoda, Muricoidea, Conoidea, Development, Ontogeny.