

Ювенильные двустворчатые моллюски семейства Mytilidae залива Петра Великого Японского моря

Г.А. Евсеев, Н.К. Колотухина, О.Я. Семенikhина

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 690041

Изучены морфологические особенности ювенильных *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus trossulus*, *M. coruscus*, *Modiolus modiolus*, *Musculista senhousia*, *Crenella decussata*, *Septifer keenae* и *Adula falcatoidea*. Наиболее важными таксономическими признаками ювенильных раковин оказались форма продиссоконха, строение и конфигурация зубного аппарата и характер его онтогенетических трансформаций. По этим признакам изученные таксоны разделены на две линии — «яйцевидные» и «полукруглые». Внутри первой линии таксоны различаются по онтогении первичных и вторичных латеральных зубов, а также анаболии зубов дизодонтного типа. Для линии «полукруглых» характерны скульптурное разнообразие непиоконхов и диссоконхов и отсутствие дефинитивных зубов дизодонтного типа.

Juvenile mytilids (Bivalvia) from Peter the Great Bay, the Sea of Japan

G.A. Evseev, N.K. Kolotukhina, O.Ya. Semenikhina

Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041

Shell morphology of juvenile mytilids *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus trossulus*, *M. coruscus*, *Modiolus modiolus*, *Musculista senhousia*, *Crenella decussata*, *Septifer keenae* and *Adula falcatoidea* was examined. The most important taxonomical characters of the juvenile shells are prodissoconch outlines, hinge structure and configuration, and a pattern of the hinge ontogeny. According to these features the taxa were divided into two lines: ovate and D-shaped shell taxa. In the former line the taxa differ in ontogeny of primary and secondary lateral teeth as well as in anaboly of dysodont teeth. D-shaped shell taxa are characterized by the diverse nepioconch and dissoconch sculpture and by the absence of definitive dysodont teeth.

В составе Mytilidae морей западной Пацифики насчитывается около 100 таксонов видового и подвидового рангов [Habe, 1977; Higo, Goto, 1993]. Из них в Японском море встречается почти половина. Воды Японского моря по их климатическим характеристикам и зонально-географическому составу моллюсков можно разделить на юго-восточные теплые, в которых обитает около 30–35 видов митилид, и холодные северо-западные и западные, в которых видовое богатство примерно в 2 раза ниже. Зал. Петра Великого расположен в холодных северо-западных водах. В пределах его акватории встречается от 10–11 до 17–18 видов митилид [Скарлато, 1981; Кафанов, 1991].

Залив Петра Великого — это довольно обширная акватория с глубоководными биотопами, находящимися под воздействием холодного Приморского течения, и с тепловодными бухтами и заливами второго порядка. Количество видов митилид на глубоководных биотопах, населенных в основном вынашивающими формами с короткой пелагической стадией, обычно стабильно и не превышает 8. В мелководных бухтах и небольших заливах, открытых с юга, со стороны ветров и дрейфовых течений летнего муссона, видовое богатство, если его оценивать по количеству видов взрослых моллюсков, составляет не более 10–11 видов, при этом 1–2 вида являются общими с глубоководными биотопами. Однако по количеству видов личинок и послеличиночных особей митилид их видовое богатство может составлять от 12 до 15 видов. Вместе с тем в таксономическом отношении личиночные и послеличиночные стадии митилид Японского моря исследованы крайне слабо.

В данной работе приведены морфологические описания ювенильных² *Crenella decussata* (Montagu), *Mytilus trossulus* Gould, *M. coruscus* Gould, *Crenomytilus grayanus* (Dunker), *Modiolus modiolus* (Linnaeus) Bernard, *Musculista senhousia* (Benson), *Septifer keenae* Nomura и *Adula falcatoidea* Habe.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили личинки, ювенильные и взрослые особи двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae, обитающих в мелководной зоне заливов Восток, Амурский и Посыета на глубинах от 1–2 до 18–20 м. Личинок с размерами раковин от 150 до 350 мкм отбирали из планктонных проб, собранных с помощью сети Джели. Ювенильных особей с размерами от 300–400 до 1000–1500 мкм и взрослых моллюсков отбирали из бентосных проб, добытых водолазным способом, а также из обрастаний мидийных коллекторов. Личинок *M. coruscus*, *M. modiolus* и *S. keenae* дорастивали до ювенильных размеров в лабораторных условиях. В качестве корма для личинок и ювенильных моллюсков использовали культуры микроводорослей *Isochrysis galbana*, *Chaetoceras muelleri* и *Dunaliella salina*.

Личинок, ювенильных и взрослых особей фиксировали в 70%-ном этиловом спирте, раковины очищали в 5%-ном растворе гипохлорита натрия, промывали дистиллированной водой, а затем помещали в глицериновую среду для изучения под световым микроскопом.

² Ред.: До стадии формирования дефинитивных замка и скульптуры

РЕЗУЛЬТАТЫ

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Ювенильные моллюски функционально, экологически и морфологически заметно отличаются от личинок и взрослых особей, их основные морфологические отличия появляются после смены личинкой пелагического образа жизни на донный, когда в ходе сравнительно скоротечных преобразований метаморфоза изменяются строение и функции ее внутренних органов, включая и скелетно-опорные ткани — раковину [Bayne, 1976]. Форма раковины осевшей личинки приобретает иные очертания, на ее провинукулярном крае появляется новая замочная площадка с 2–3 генерациями зубов и лигаментной ямкой, отличающейся по форме и расположению от личиночной. Помимо субпровинукулярных зубов, передний и задний или только задний края раковины также могут нести ряды более крупных промежуточных, латеральных и/или дизодонтных зубов [Fuller, Lutz, 1989; Малахов, Медведева, 1991], а микроскульптура и кристаллическая структура раковин может иметь определенные особенности и последовательность слоёв, не сохраняющиеся, как и некоторые генерации зубов, на постювенильных стадиях развития [Ockelmann, 1995]. В связи с этим и таксономические признаки, используемые для характеристики ювенильных форм, в одних случаях аналогичны или близки к признакам этого же ранга личиночных или взрослых форм, в других — отражают функциональное состояние ювенильных моллюсков на протяжении довольно короткого этапа их онтогенеза.

Номенклатура и топография таксономических признаков ювенильной раковины и ее зубного аппарата показаны на рис. 1. Дополним их характеристики некоторыми деталями, связанными со скоростью преобразований и общим ходом онтогенеза Mytilidae.

Форма раковины в целом зависит от возраста моллюсков, который в наших сборах варьирует от 2–3 нед до 4–5 мес после оседания личинки, что по длине раковины составляет от 300–400 до 1000–1200 мкм. Однако соотношение длины и высоты, закругленность переднего, заднего и вентрального краев раковин разных размерно-возрастных групп, как и разных таксонов, могут различаться. Для дифференциации таксономических и онтогенетических изменений раковины в большинстве случаев были использованы морфогенетические ряды раковин, начинающиеся от личиночных стадий и заканчивающиеся дефинитивными.

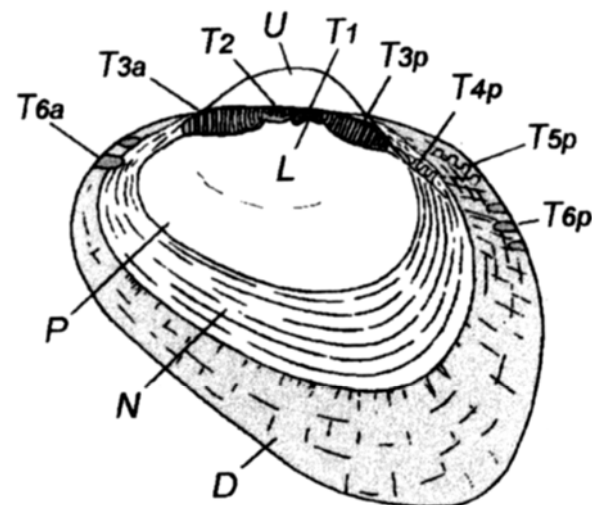


Рис. 1. Зубной аппарат и онтогенетические стадии развития ювенильной раковины двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae: T_1 — личиночно-провинулярные зубы, T_2 — зубы центральной площадки, T_{3a} — кардинальные зубы переднего ряда, T_{3p} — кардинальные зубы заднего ряда, T_{4p} — первично-латеральные (промежуточные) зубы, T_{5p} — задние вторично-латеральные зубы, T_{6a} — передние дизодонтные зубы, T_{6p} — задние дизодонтные зубы, P — продиссоконх, N — непиоконх, D — диссоконх, U — макушка, L — лигаментная ямка

Fig. 1. Hinge and ontogenetic stages of the juvenile Mytilidae. T_1 — larval-provincular teeth, T_2 — teeth of central plateau, T_{3a} — cardinal teeth of the anterior branch, T_{3p} — cardinal teeth of the posterior branch, T_{4p} — primary lateral teeth, T_{5p} — posterior secondary lateral teeth, T_{6a} — anterior dysodont teeth, T_{6p} — posterior dysodont teeth, P — prodissococonch, N — nepioconch, D — dissoconch, U — umbo, L — ligamental pit

Макушка ювенильных раковин может быть низкой, умеренно-высокой и высокой, а также различаться по ширине основания (широкая, узкая) и форме вершины (заостренная, скошенная, уплощенная, раздвоенная седловиной и др.). Под макушкой вблизи центра зубной площадки, а чаще немного кзади расположена лигаментная ямка, в которой образуется внутренний слой лигамента — резилиум. Форма ямки на разных стадиях онтогенеза может быть линзовидной, округленной, прямоугольно-округленной, трапецевидной, широко-треугольной или высоко-треугольной, с боковыми краями, которые у одних таксонов вентрально сглажены, у других — образуют заметные выступы.

Наиболее распространенным типом микроскульптуры является концентрическая, которая состоит из сравнительно отчетливых и регулярных валиков или желобков [Hayami, Kase, 1993], неодинаково выраженных на переднем, вентральном и заднем полях раковины. Однако у некоторых таксонов вместо микроскульптуры более выражена микроструктура, представленная также концентрическими образованиями, ассоциирующимися в одних случаях с желобками или валиками, в других — с тонкими ростовыми линиями. Отличать концентрическую микроскульптуру от микроструктуры на оптических препаратах не всегда удается, что следует учитывать при сравнении их с препаратами для сканирующей электронной микроскопии (SEM). Вместе с тем на оптических препаратах митилид микроструктурно-скульптурные особенности позволяют дифференцировать не только личиночную (продиссоконх) и послеличную (диссоконх) стадии развития раковины, но и промежуточную, или непиоконх [Ockelmann, 1983].

Замочный аппарат ювенильных раковин может состоять из 6 типов зубов, формирующихся в определенной последовательности и сохраняющихся или не сохраняющихся у взрослых форм. Личиночные зубы (T_1), длина которых колеблется от 1–2 до 4–6 мкм, обычно расположены над лигаментной ямкой, впереди ее и реже позади. Зубная площадка их над ямкой и впереди ямки на ювенильной стадии более узкая, чем остальная часть передней площадки кардинальных зубов (T_{3a}), а у ряда форм личиночные зубы впереди и позади ямки могут удлиняться за счет новых наростов, образуя центральный ряд, зубы которого (T_2) отличаются от личиночных и кардинальных.

Кардинальные зубы ювенильной стадии состоят из переднего (T_{3a}) и заднего (T_{3p}) рядов, разделенных лигаментной ямкой и зубной площадкой T_2 . Ряды могут различаться по числу зубов, их длине и ширине, а также длине и ширине зубных площадок. Задний ряд обычно короче переднего и отличается меньшим числом зубов. Длина зубов внутри рядов увеличивается по мере удаления от лигаментной ямки и примерно в центре площадки становится наибольшей, уменьшаясь затем к переднему или заднему окончанию площадки. По форме и расположению относительно друг друга и провинкулярной линии кардинальные зубы могут быть квадратные, прямоугольные, с гладкими или зазубренными боковыми сторонами, вентрально расширяющиеся, разветвляющиеся, веерообразно расходящиеся, искривленные и других типов.

Зубы T_4 в литературе известны как промежуточные [Зайцева, Малахов, 1992], или латеральные первичные [Fuller, Lutz, 1989; Kimura,

Sekiguchi, 1994]. Формируются они, как и кардинальные, на площадке, которая расположена или непосредственно позади кардинальной, или на небольшом удалении от нее, но не на краю раковины. В передней части раковины этот тип зубов встречается редко [Ockelmann, 1995]. По размерам промежуточные зубы обычно шире кардинальных, а количество их на ювенильной раковине у одних таксонов зависит от возраста моллюска, у других — более или менее постоянное, сохраняющееся благодаря редукции ранних зубов по мере возникновения новых. Появляется этот тип зубов обычно на стадии непиоконха [Booth, 1977; Siddall, 1980].

Вторично-латеральные зубы (T_{5p}), в отличие от промежуточных, крупнее и формируются не на специальном утолщении (зубной площадке), а в виде ряда изолированных и прямоугольно-округленных пятен, расположенных дорсально замочного продолжения. Появление вторично-латеральных зубов приходится на стадию диссоконха или позднего непиоконха. Одновременно с ними или, вероятно, немного позже на переднем и заднем краях раковины образуются дизодонтные зубы (T_{6a} и T_{6p}), которые на их начальной стадии выглядят как отдельные овально-вытянутые и параллельные друг другу пятна [Siddall, 1980]. Однако по мере роста раковины эти пятна вытягиваются проксимально и преобразуются в гребневидные складки, сохраняющиеся и у взрослых форм некоторых таксонов.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ

Mytilus trossulus Gould, 1850

Рис. 2, А

Морфологические особенности. Раковина треугольно-округленная, расширяющаяся кзади, с умеренно-высокой и заостренной макушкой. Лигаментная ямка узкая и треугольная, сдвинута немного кзади. Замочная площадка сравнительно узкая, прослеживающаяся впереди и позади зубного ряда в виде заметных утолщений. Задняя зубная площадка шире и короче, чем передняя, и содержит 7–8 зубов, из которых 6 — кардинальные и 1–2 — центральные. На передней площадке находятся 5–6 кардинальных зубов, 3–4 центральных и несколько неотчетливых личиночных зубчиков, прослеживающихся также над лигаментной ямкой и позади нее. Площадка центральных зубов слабо выражена. На переднем крае раковины имеются 2 дизодонтных зуба, на заднем — также 2, но меньшего размера.

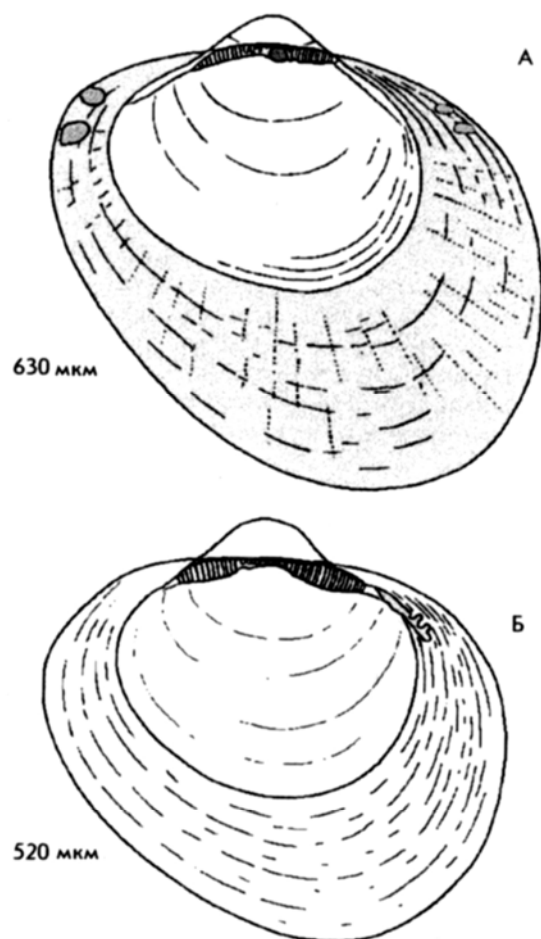


Рис. 2. *Mytilus trossulus* Gould (А) и *Mytilus coruscus* Gould (Б)
Fig. 2. *Mytilus trossulus* Gould (A) and *Mytilus coruscus* Gould (B)

Продиссоконх длиной 300–340 мкм, желтоватый, однородный по микроструктуре, с редкими и слабо заметными линиями роста. Вблизи задне-вентрального края некоторых экземпляров могут быть 2–3 неотчетливых концентрических валика. Нефиоконх отсутствует. Диссоконх фи-

олетового оттенка с редкими, размытыми и короткими микрополосками радиального направления и такими же нерегулярными концентрическими светлыми и темными линиями.

Онтогенетические изменения. При длине раковины около 400 мкм форма ее яйцевидная, а макушка в ее апикальной части немного уплощенная. Зубная площадка центрального ряда не обособлена, а зубы центрального типа по ширине и высоте не отличаются от остальных зубов передней площадки, за исключением 2–3 личиночных вблизи лигаментной ямки и 3–4 над ямкой. Общее число центральных и кардинальных зубов на передней площадке достигает 15–16. На задней площадке находятся 1–2 зуба центрального типа, остальные 6–8 – кардинальные. При длине раковины от 800 до 1000 мкм центральные зубы редуцированы, кардинальные частично редуцированы, задние дизодонтные трансформируются в 2 длинные и узкие складки, почти параллельные дорсальному краю раковины. На наружной поверхности раковины вблизи ее заднего края могут быть редкие, игловидно выступающие щетинки, появляющиеся при длине раковины 500–600 мкм. При длине раковины более 1500 мкм сохраняются 2–3 передних дизодонтных зуба.

Сравнение. От *M. coruscus* и *C. grayanus* отличается по замочной площадке и ее продолжениям, макушке и первично-латеральным зубам. На раковине ювенильных *M. edulis* по одним данным [Le Pennec, 1980; Ockelmann, 1995] задние дизодонтные зубы отсутствуют, по другим, полученным при анализе раковин этого вида с побережья Нью-Джерси [Fuller, Lutz, 1989], задний край может нести, как и у *M. trossulus*, 2–3 вторично-латеральных(?) зуба. На заднем крае раковины *M. galloprovincialis* зубы не обнаружены [Le Pennec, Masson, 1976].

Материал. Моллюски собраны на алевроитовых песках Амурского залива на глубине 4 м, а также отобраны из планктонных проб, взятых в этом районе.

Mytilus coruscus Gould, 1861

Рис. 2, Б

Морфологические особенности. Раковина треугольно-округленная, расширяющаяся кзади, с умеренно-высокой и плавно-округленной макушкой. Лигаментная ямка прямоугольно-широкая, немного сдвинута кзади. Замочная площадка в ее центральной части узкая, в передней и задней – линзовидно-расширяющаяся. Передний зубной ряд состоит из 6–7 кардинальных зубов с мелкой боковой зазубренностью и

3–4 центральных, расположенных на узкой площадке. Над лигаментной ямкой насчитывается 5–7 личиночных зубчиков. Задний ряд содержит 11 слегка искривленных зубов. Замочная площадка кзади переходит в площадку промежуточных зубов, которая выглядит как полупрозрачная и слегка искривленная пластинка. На ее заднем конце расположены 2–3 зуба. Расстояние между передним промежуточным зубом и площадкой кардинальных зубов соответствует примерно половине ширины макушки в ее основании.

Продиссоконх длиной 280–300 мкм, с тонкими и редкими ростовыми линиями. Цвет раковины бледно-кремовый, микроструктура тонкозернистая, однородная. Послеличиночная раковина светлая, несет нерегулярные, местами плохо выраженные концентрические валики.

Онтогенетические изменения. При длине раковины 380 мкм форма ее яйцевидная, макушка широкая и низкая. В центральной части замочной площадки 16 зубчиков, в передней части 5 кардинальных зубов с зазубренными боковыми краями. Задний ряд состоит из 8 широких кардинальных зубов. Лигаментная ямка не выражена. При длине раковины 400–450 мкм начинают формироваться промежуточные зубы. При длине 640 мкм послеличиночная раковина остается светлой, по микроструктурным и скульптурным элементам подобна предыдущей стадии. Непиоконх не выражен, а отсутствие характерной пигментации и радиальной штриховки диссоконха связано, вероятно, с особенностями лабораторного выращивания (корма, освещенности и других факторов).

С р а в н е н и е. В наших сборах длина раковины *M. coruscus* составляет от 280 до 640 мкм. По данным Иосиды [Yoshida, 1953], изучавшего *M. crassitesta* (= *M. coruscus*) из южной части Японского моря, первые зубы на заднем крае формируются при длине раковины 380–400 мкм. Однако вслед за ними (при длине раковины 440–460 мкм) начинают появляться зубы и на переднем крае. На наших ювенильных экземплярах передние зубы не обнаружены. На заднем крае при длине раковины около 400 мкм начинают формироваться первично-латеральные зубы.

М а т е р и а л. Ювенильные моллюски получены в результате лабораторного дорастивания личинок *M. coruscus*, собранных в зал. Восток.

Crenomytilus grayanus (Dunker, 1853)

Рис. 3, А

Морфологические особенности. Раковина треугольная, узкая и слегка заостренная в передней части и расширяющаяся кзади. Макушка умеренно-высокая и плавно-округленная. Лигаментная ямка не-

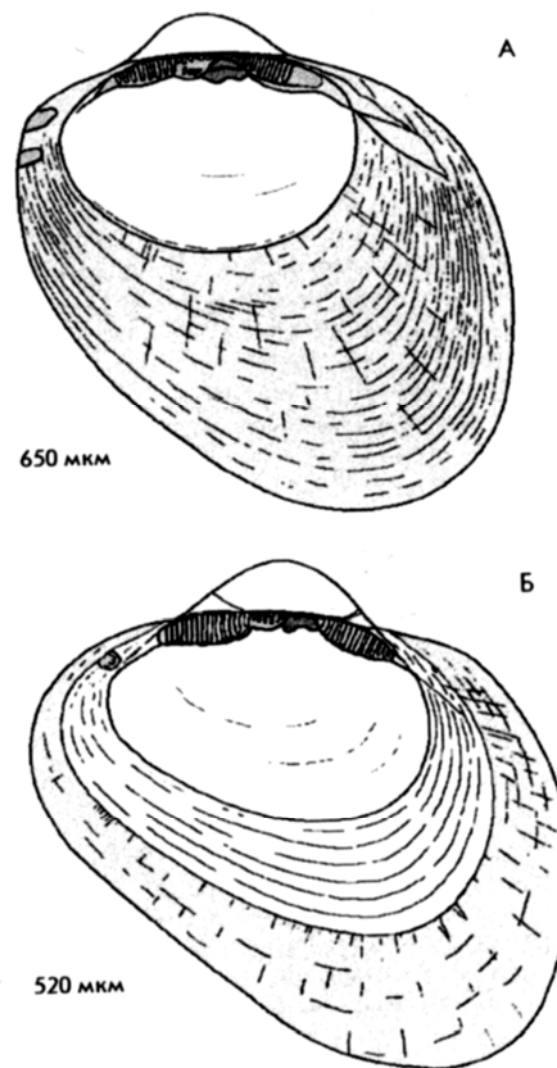


Рис. 3. *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (А) и *Modiolus modiolus* (Linnaeus) (Б)
Fig. 3. *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (A) and *Modiolus modiolus* (Linnaeus) (B)

много сдвинута кзади, широкая и трапецевидная. Замочная площадка впереди ямки широкая за счет вторичного ее разрастания; позади ямки к ней вентрально прирастает площадка промежуточных зубов. Центральная зубная площадка шире передней, с 7–8 личиночными зубчиками, прослеживающимися также над лигаментной ямкой, где их число не превышает 3–4. В вентральной части площадки прослеживаются остатки зубов центрального типа (T_2). Задняя зубная площадка несет 7–8 зубов, из которых передние 1–2, вероятно, относятся к типу центральных. Передний зубной ряд состоит также из 7–8 кардинальных зубов, более отчетливых в задней половине ряда. На переднем крае раковины 2 дизодонтных зуба. Позади замочной площадки – нимфальная площадка наружного лигамента, продолжающаяся в площадку вторично-латеральных зубов.

Продиссоконх длиной 300–320 мкм, утолщенный вблизи краев, матовый, с редкими и тонкими ростовыми линиями. Непиоконх отсутствует. Раковинные слои диссоконха бледно-коричневато-розоватого оттенка с неясными бледно-фиолетовыми полосами радиального направления. Поверхность покрыта нерегулярными концентрическими желобками, более выраженными на переднем и заднем полях, и редкими радиальными штрихами, выделяющимися однородно-полупрозрачной микроструктурой на общем тонкокристаллическом фоне.

Онтогенетические изменения. При длине раковины 320 мкм замочная площадка сравнительно широкая, макушка низкая и широкая. Центральный ряд зубов состоит из 20–21 личиночного зубчика, из них 11–12 расположены впереди лигаментной ямки, 7 – над ямкой и 2 – позади ямки. Задний ряд состоит из 9–10 кардинальных зубов, передний – из 8–9 зубов. Край раковины утолщен и несет внутренний желобок. При длине раковины 750–800 мкм ювенильные кардинальные зубы и лигаментная ямка редуцируются. Замочная площадка позади ямки срастается с нимфальным расширением наружного лигамента. На заднем крае формируются 2 вторично-латеральных зуба, на переднем – уже развиты 2 дизодонтных зуба. При длине раковины около 1000 мкм переднее окончание замочной площадки приближается ко второму дизодонтному зубу, в целом количество дизодонтных зубов увеличивается до 3. Под окончанием замочной площадки параллельно дизодонтному зубному ряду появляется овально-линзовидный отпечаток переднего аддуктора. Позади длинной нимфальной площадки находятся 3 округлых вторично-латеральных зуба, на переднем крае – 3 дизодонтных зуба. При длине раковины около 1500 мкм на ее наружной поверхности появляются длинные волосообразные щетинки.

С р а в н е н и е. Сведения о ювенильных стадиях *C. grayanus* в литературе не обнаружены. Однако Х. Иосида [Yoshida, 1953], судя по рисункам и таблице (fig. 18, tabl. 8), очевидно, описал именно *C. grayanus*, а не *M. coruscus*.

М а т е р и а л. Моллюски собраны с подвешного коллектора из зал. Восток.

Modiolus modiolus (Linnaeus, 1758)³

Рис. 3, Б

Морфологические особенности. Раковина треугольно-округленная, с высокой макушкой и прямым вентральным краем. Лигаментная ямка широкая, трапецевидная, немного сдвинута кзади. Замочная площадка широкая, с обособленно-узкой центральной частью. Передняя зубная площадка несет 5–6 центральных и около 10 длинных кардинальных зубов. Число личиночных зубов над лигаментной ямкой не превышает 5–7. Задний ряд короче и немного ниже переднего и состоит из 9–10 кардинальных зубов. На переднем крае раковины находится 1 вторично-латеральный зуб, на заднем крае на этой стадии зубы отсутствуют.

Продиссоконх длиной около 300 мкм, желтоватый, с едва различимыми линиями роста. Непиоконх длиной от 400 до 500 мкм, более светлой окраски, с почти регулярными, но не везде отчетливыми концентрическими валиками. Диссоконх отделен резкой границей и отличается сероватым оттенком. Микроструктура его тонкокристаллическая, на фоне которой рассеяны редкие и короткие радиальные штрихи, приобретающие на границе с непиоконхом вид лучей, сужающихся дистально.

Онтогенетические изменения. При длине раковины 400–450 мкм длина передней и задней зубных площадок почти одинакова, но центральная часть передней площадки обособлена и несет 8–10 личиночных зубчиков. Над широкой лигаментной ямкой насчитывается 6–7 зубчиков, позади нее – 2–3. Количество кардинальных зубов на передней и задней площадках одинаковое (9–10). При длине раковины 400–450 мкм на ее поверхности появляются тонкие, волосовидные, отдельно расположенные щетинки, с округлым основанием. При длине раковины около 1000 мкм на центральной короткой площадке находятся 3–5 цент-

³ Ред. Дальневосточные виды, определяемые как *Modiolus difficilis* (Kuroda et Habe, 1950) и *M. kurilensis* Bernard, 1983 правильно обозначать как *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) [Coan et al., 2000]

ральных зубов, на передней — 9–10 кардинальных. Количество кардинальных зубов на задней площадке составляет также от 8 до 10, личиночных зубчиков над лигаментной ямкой — 5–6. Задний край раковины несет 4–5 вторично-латеральных зубов. На переднем крае расположены 2 зуба такого же типа. Диссоконх перламутровый, бледно-зеленоватого оттенка. При длине раковины от 1800 до 2500 мкм вторично-латеральные зубы начинают формироваться на кардинальной площадке. Экземпляры длиной около 4000 мкм зубов не имеют, а поверхность их раковины покрыта дополнительными конхиолиновыми слоями, к которым приклеены минеральные частицы. Щетинки, подобные щетинкам взрослых моллюсков, с широким основанием, образуются на поверхности раковины при ее длине более 3000 мкм.

Сравнение. По другим данным для *M. modiolus* также характерен непьюконх [Schweinitz, Lutz, 1976; Fuller, Lutz, 1988]. Его задний край несет первично-латеральные зубы, количество которых при длине раковины около 760 мкм может достигать 5, а при 1600 мкм — 8 зубов [Fuller, Lutz, 1989]. Однако формирование передних латеральных зубов не отмечено [Ockelmann, 1983]. Ювенильные раковины *M. margaritaceus* (в зал. Петра Великого обнаружены личиночные раковины, возможно, этого вида) несут передние вторично-латеральные зубы на замочной площадке под макушкой, а многочисленные мелкие задние расположены, подобно зубам *Dacrydium vitreum* [Скарлато, 1981], под длинной лигаментной связкой.

Материал. Моллюски собраны на илистых отложениях б. Миносок и зал. Восток на глубинах от 4 до 12 м, а также получены в результате дорасщивания личинок из зал. Восток в лабораторных условиях.

Musculista senhousia (Benson, 1842)

Рис. 4, А

Морфологические особенности. Раковина яйцевидной формы, с умеренно-высокой и правильно округленной макушкой. Лигаментная ямка трапециевидная, немного сдвинута кзади. Замочная площадка широкая, угловато-трапециевидная, ее заднее окончание продолжается к краю раковины в виде тонких и прямолинейных валиков. Центральная часть площадки обособлена и состоит из передней и задней частей, разделенных лигаментной ямкой. Передняя площадка несет 3–4 центральных зуба, задняя — 2–3. Над ямкой расположены 3–4 личиночных зубчика. Передний и задний кардинальные ряды содержат по 5–6 широ-

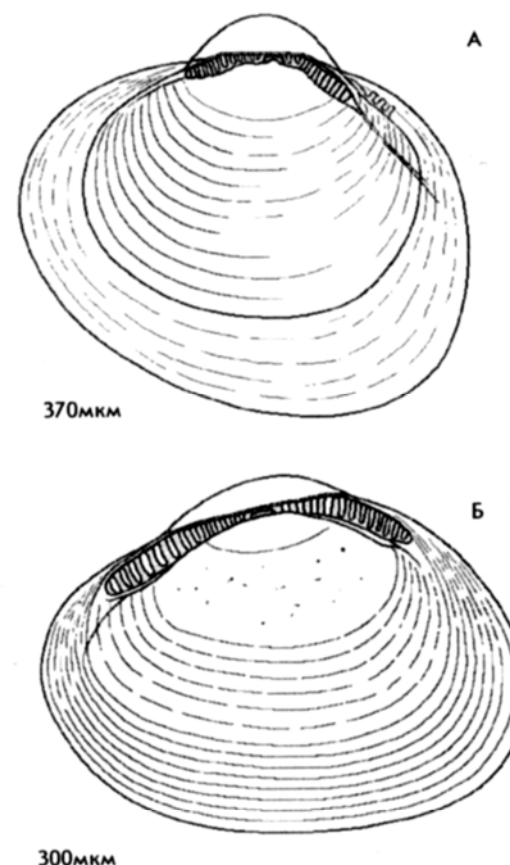


Рис. 4. *Musculista senhousia* (Benson) (А) и *Adula falcatoides* Habe (Б)
Fig. 4. *Musculista senhousia* (Benson) (А) and *Adula falcatoides* Habe (Б)

ких зубов. Позади замочной площадки и параллельно ей формируется площадка промежуточных зубов, на которой находятся 3 зуба.

Продиссоконх длиной 220–260 мкм, бледно-сероватого оттенка, с регулярными concentрическими желобками, наиболее заметными на переднем поле раковины. Непьюконх более светлых оттенков, с нерегулярными concentрическими валиками, наиболее выраженными в задней

и передней частях раковины. На некоторых экземплярах задняя часть непиоконха имеет лиловатый оттенок, на фоне которого различаются светлые и размытые полосы радиального направления.

Онтогенетические изменения. При длине раковины около 300 мкм промежуточные зубы отсутствуют. На центральной зубной площадке 3–4 зуба расположены впереди лигаментной ямки и 1–2 — позади. На передней и задней кардинальных площадках находится по 4 сравнительно длинных зуба. При длине раковины 800–1000 мкм форма ее овально-удлиненная, с высокой и заостренной макушкой. На более широкой и удлиненной передней зубной площадке находятся 6–7 длинных искривленных зубов, на задней — 5–6. Количество промежуточных зубов достигает 10–12. Позади них прослеживаются еще 5–7 вторично-латеральных зубов, расположенных также на дорсальном крае раковины. Коричневатого-зеленоватый диссоконх, с нерегулярными концентрическими валиками и светлыми радиальными полосами в задней части раковины, начинает формироваться при длине раковины 400–500 мкм. При длине раковины более 1000 мкм на кардинальной площадке образуются передние вторично-латеральные зубы, количество которых обычно составляет 2–3.

Сравнение. Описания, схематичные рисунки и детальные фотоизображения ювенильных *M. senhousia* приведены в ряде работ японских авторов [Yoshida, 1953; Sakai, Sekiguchi, 1992; Kimura, Sekiguchi, 1994]. Однако микроскульптурные особенности раковины данного вида в этих работах не рассмотрены.

Материал. Моллюски собраны на илистых отложениях зал. Восток и б. Миносок на глубине 8–10 м.

Adula falcatoides Habe, 1955

Рис. 4, Б

Морфологические особенности. Раковина овальная, расширяющаяся кзади, с низкой и скошенной спереди макушкой. Лигаментная ямка низкая и линзовидная, расположена в центре провинкулюма. Замочная площадка дугообразная, широкая в передней и задней частях и заметно узкая в центральной. Вдоль вентрального края ее задней части проходит валик, начинающийся вблизи лигаментной ямки и заканчивающийся небольшим расширением. Центральная зубная площадка не выражена. Передний зубной ряд состоит из 13–15 одинаково широких зубов, плавно удлиняющихся по мере удаления от ямки. В заднем ряду, который немного короче переднего, имеется 13–14 зубов.

Продиссоконх длиной 190–220 мкм. На его начальных стадиях различаются очень тонкие и нерегулярные ростовые линии, на конечных стадиях появляются регулярные концентрические желобки. Непиоконх с хорошо выраженными регулярными концентрическими желобками, расстояние между которыми примерно в 2 раза меньше, чем на продиссоконхе. Граница между продиссоконхом и непиоконхом неотчетлива.

Онтогенетические изменения. При длине 1500–1750 мкм раковина удлиненная, с прямым или слабо вогнутым вентральным краем и заметной задне-вентральной складкой. На ее дорсальном крае находятся 12–15 вторично-латеральных зубов, на зубной площадке — 3–4 зуба этого же типа. На переднем крае зубов нет. Промежуточные стадии в наших сборах не обнаружены.

Сравнение. Морфологические особенности ювенильных *A. falcatoides* могут быть сходны с таковыми *A. schmidtii*. Однако второй вид в водах зал. Петра Великого не встречается, а описание его ювенильных стадий в литературе найти не удалось. Материалы по другим близким таксонам (например, *Lithophaga lithophaga*) показывают, что при длине раковины этого моллюска 1300–1600 мкм на переднем крае раковины латеральные зубы также отсутствуют, а на заднем (дорсальном) количество их составляет около 13–15 [Galinou-Mitsoudi, Sinis, 1997].

Материал. Моллюски собраны на песчаных грунтах зал. Восток на глубине 5–7 м.

Crenella decussata (Montagu, 1808)

Рис. 5, А

Морфологические особенности. Раковина овальная и высокая, с низкой и уплощенной макушкой. Лигаментная ямка треугольная, расширяющаяся вентрально, чуть сдвинута кзади. Замочная площадка широкая, заметно сужающаяся к лигаментной ямке. Передний зубной ряд немного длиннее заднего, со слабо выраженной центральной площадкой, на которой расположены 4–5 зубов центрального типа, между и под которыми прослеживаются личиночные зубчики. На передней площадке находятся 5–6 широких кардинальных зубов. На задней площадке также имеются 5–6 кардинальных зубов, но между и под ними видны многочисленные зубы центрального типа. Некоторые из них имеют волнисто-зубчатые боковые края.

Продиссоконх длиной 190–220 мкм, по форме полукруг с почти прямым дорсальным краем и правильно закругленным вентральным.

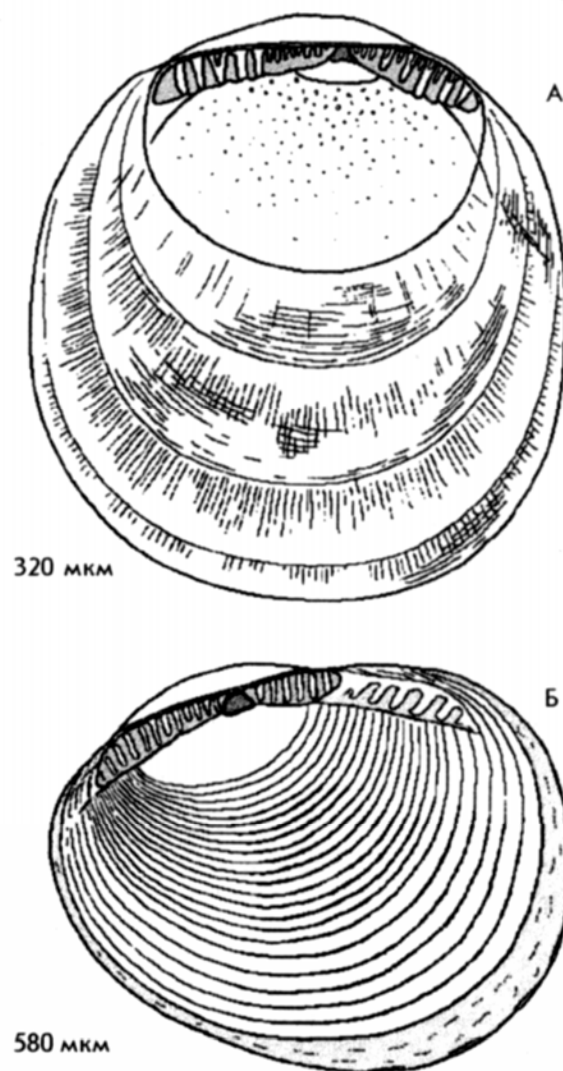


Рис. 5. *Crenella decussata* (Montagu) (А) и *Septifer keenae* Nomura (Б)
Fig. 5. *Crenella decussata* (Montagu) (A) and *Septifer keenae* Nomura (B)

Поверхность раковины мелкобугристая, бледно-желтого цвета. Непиоконх светлый, с регулярными ростовыми перерывами и тонкой радиальной и concentрической штриховкой.

Онтогенетические изменения. При высоте раковины около 1000 мкм форма ее округленно-овальная, вытянутая вентрально. Передний ряд состоит из 5 длинных искривленных кардинальных зубов, задний — из 5 бугристых искривленных зубов. Сзади к заднему ряду почти вплотную примыкают 6–7 зубов вторично(?)—латерального типа. Диссоконх начинает формироваться при высоте раковины 500–550 мкм. Скульптура его состоит из 30–35 радиальных ребер с прямоугольно-закругленными нодулами, разделенными concentрическими желобками. Край раковины кренулирован. Промежуточные стадии, которые могут иметь первично-латеральные зубы, в наших сборах отсутствуют.

С р а в н е н и е. На ранних послеличиночных стадиях раковины этого вида, вероятно, могут иметь некоторое сходство с раковинами *Musculus*, *Dacrydium* [Ockelmann, 1983] или *C. leana* Dall 1897, встречающимися в зал. Петра Великого. Однако на стадии непиоконха, для которого характерна тонкая радиально-concentрическая штриховка, различия заметно выражены. По раковине и скульптуре непиоконха ювенильные стадии *C. decussata* в общих чертах сходны с *Crenella sp.* из Восточно-Китайского моря [Hayami, Kase, 1993]. Однако очертания диссоконха и замочной площадки нашего вида заметно отличаются.

М а т е р и а л . Моллюски отобраны из бентосных проб, собранных в зал. Восток.

Septifer keenae Nomura, 1936

Рис. 5, Б

Морфологические особенности. Раковина округленно-яйцевидная, расширяющаяся кзади. Макушка низкая и широкая, с уплощенной вершиной. Лигamentная ямка с закругленными краями, сдвинута кзади. Замочная площадка широкая, немного сужающаяся в середине, центральная часть ее не обособлена. Передняя зубная площадка почти в 2 раза длиннее задней и несет 11–12 кардинальных зубов. На задней площадке находятся 5–6 кардинальных зубов. Личиночные зубы прослеживаются вдоль всей длины провинукулюма, центральные зубы, вероятно, отсутствуют. Сзади к замочной площадке примыкает широкая площадка промежуточных зубов, количество которых на этой стадии не превышает 5.

Продиссоконх длиной 180–200 мкм в форме полукруга, с тонкозернистой и однородной микроструктурой. Поверхность продиссоконха покрыта мелкими бугорками. Непиоконх образуется при длине раковины 500–550 мкм. Микроскульптура его состоит из регулярных концентрических валиков, расстояние между которыми увеличивается к краю раковины. Диссоконх на его начальной стадии выглядит как прирост сероватого оттенка, с неясной концентрической микроструктурой. На самом краю его начинают формироваться широкие радиальные ребра.

Онтогенетические изменения. При длине раковины 270–300 мкм форма ее яйцевидная, с очень низкой макушкой. В центральной части замочной площадки имеется около 10 личиночных зубов. На передней и задней площадках расположено по 5–6 кардинальных зубов. На передней площадке между рядом кардинальных и личиночных зубов выделяются 7–8 зубов центрального типа. При длине раковины около 700 мкм на передней площадке находятся 10–11 кардинальных зубов разной длины, на задней – 4–5 кардинальных. Количество задних промежуточных зубов не превышает 4–6. Задние вторично-латеральные зубы появляются на границе диссоконха и непиоконха при длине раковины более 750–800 мкм. При длине раковины 900–1000 образуется 1–2 передних вторично-латеральных зуба. Количество промежуточных зубов на этой стадии составляет от 2 до 3, задних вторично-латеральных зубов – также 2–3. Формирование септы начинается при длине раковины 600–700 мкм. При длине раковины около 1500 мкм край раковины впереди макушки несет 3–4 кренуляционных зуба, отличающихся от остальных большей высотой и округленностью.

С р а в н е н и е . В зал. Петра Великого обитает один вид этого рода. Из ювенильных стадий других видов рода в литературе известен *Septifer* sp., который по морфологии, скульптуре и щетинкам можно сравнивать с тропическим видом *Ciboticola lunata*, Iredale, 1929 [Hayami, Kase, 1993]. Описания ювенильных *S. virgatus* и *S. bilocularis*, встречающихся в южной части Японского моря, в литературе найти не удалось.

М а т е р и а л . Моллюски отобраны из бентосных проб зал. Восток, а также из планктонных проб с последующим доразвиванием в лабораторных условиях.

ОБСУЖДЕНИЕ

По числу публикаций и кругу затрагиваемых вопросов Mytilidae занимают одно из первых мест среди двустворчатых моллюсков. Вместе с

тем специальные работы, в которых рассматривались бы их ювенильные стадии, сравнительно редки и в основном посвящены североатлантическим видам [Le Pennec, Masson, 1976; Le Pennec, Jungbluth, 1983; Fuller, Lutz, 1988, 1989; Galinou-Mitsoudi, Sinis, 1997]. По митидам северной Пацифики, количество которых только в Японском море приближается к 40 видам, описания ювенильных стадий известны для 8–10 таксонов, распространенных главным образом в водах Японских островов. Из обитателей зал. Петра Великого к ним относятся *M. coruscus*, *M. senhousia* и *M. galloprovincialis* [Yoshida, 1953; Kimura, Sekiguchi, 1994]. Таким образом, описания ювенильных стадий *S. keenae*, *C. decussata*, *A. falcatoidea*, *M. trossulus* и, возможно, *M. coruscus* приводятся впервые.

Большая часть нашего материала представлена в виде морфогенетических рядов, начинающихся от личиночной и заканчивающихся ювенильной стадией раковины с длиной около 1000–1500 мкм. Построение таких рядов дает возможность проследить образование, развитие и последующие онтогенетические изменения наиболее важных в таксономическом отношении признаков, а также наметить в общих чертах пути филогенетического развития рассматриваемых таксонов.

Наиболее важными таксономическими признаками, которые в данном случае могут быть отнесены к признакам родового и надродового ранга, являются форма раковины и замочных площадок, состав и строение зубного аппарата, микроструктурные и скульптурные характеристики диссоконхов.

Форма раковины рассматриваемых таксонов, несмотря на ее общую «яйцевидность» [Chanley, 1970], наследуемую от личинки, может отличаться по очертаниям переднего, вентрального и заднего краев, а также макушки. Однако наиболее заметные различия связаны с продиссоконхом. По его форме можно выделить 2 группы таксонов – «яйцевидные» (*Mytilus*, *Crenomytilus*, *Modiolus*, *Musculista* и, возможно, *Adula*) и «полукруглые», в составе которых *Crenella*, *Septifer* и, очевидно, *Musculus* и *Dacrydium* [Ockelmann, 1983]. В филогенетическом отношении «полукруглые» – стадия прямозамковой, или D-образной, раковины – одна из стадий «яйцевидных». Следовательно, полукруглые являются неотенической формой развития личиночной стадии митилид.

Если в качестве замочной площадки ювенильных таксонов рассматривать утолщение раковины под ее макушкой, несущее личиночные, центральные и кардинальные зубы, то форма этого образования также имеет некоторые таксономические различия. При длине раковины до 600–700 мкм у одних видов (*M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. senhousia*) она узкая,

дугообразно продолжающаяся кпереди и кзади, у других (*A. falcatoides*, *C. decussata* и *S. keenae*) — изначально широкая, с круто-закругленными или «срезанными» окончаниями. Очевидно, площадки *Crenella* и *Septifer* наследуют черты прямозамковой личинки. Однако *Adula* по этому признаку не соответствует и типу развития «яйцевидных».

Формирование митилоидных зубов начинается на личиночной стадии. Ко времени оседания личинки число зубов достигает 28–32, а по размерам и расположению они образуют три ряда — центральный, передний и задний. В ходе последующего развития зубы переднего ряда увеличиваются в ширину и длину за счет нарастания новых карбонатных слоев на их передне-боковой стороне и вентральном окончании. Подобным образом, но за счет нарастания на задне-боковой стороне личиночные зубы заднего ряда приобретают черты задне-кардинальных.

Зубы центрального типа, если их рассматривать в рамках онтогенетических трансформаций, также являются утолщенными и удлинненными личиночными зубам. Вместе с тем у филогенетически разных таксонов трансформации могут иметь некоторые особенности. Так, в линии «яйцевидных» (*Mytilus*, *Crenomytilus*, *Modiolus* и *Musculista*) зубы этого типа образуются в основном на центральной площадке, которая выделяется по ширине и обычно прослеживается, как и ее зубы, до длины раковины 650–700 мкм, т. е. до стадии формирования внешнего лигамента. Однако у *Crenella* зубы этого типа образуются не только на центральной площадке, но и на задней. Возможно, такая же картина характерна и для *Adula*. Центральные зубы *Septifer* при длине раковины около 600 мкм практически не отличаются от ювенильно-кардинальных.

Кардинальные зубы — это один из эвстатических [Andre, 1988] признаков ювенильной стадии, являющийся также характеристикой общего предка таксонов линий «яйцевидных» и «полукруглых». Однако их постювенильное развитие различно. Кардинальные зубы изученных таксонов редуцируются при длине раковины от 700–800 до 1500–2000 мкм. При этом поверхность кардинальной зубной площадки *Mytilus* и *Crenomytilus* полностью выравнивается и в таком виде переходит во взрослое состояние. Вместе с тем в вентральной части зубной площадки *Musculista*, *Septifer* и *Crenella* одновременно с редукцией ювенильных кардинальных зубов происходило формирование и новых дефинитивных зубов вторично-латерального типа. Подобным образом вторично-латеральные зубы формируются и у *Modiolus modiolus*. Однако на более поздних стадиях онтогенеза у этого вида происходит выравнивание кардинальной площадки.

Формирование первичных латеральных зубов рассматриваемых видов начинается с утолщения раковины, т. е. с зубной площадки. Вместе с тем эти утолщения, особенно их ранние стадии, не всегда удается дифференцировать по происхождению. В одних случаях зубная площадка образуется на продолжении замочного окончания (*Crenella*, *Septifer* и *Modiolus*), которое в ходе онтогенеза может удлиняться и утолщаться до определенных пределов, в других (*Musculista*) — зубная площадка появляется на месте последующего формирования наружного лигамента, начинающегося также с утолщения раковины в этом месте. В некоторых случаях (*Musculus*) местоположение замочного окончания и вторичного лигамента совпадает [Зайцева, Малахов, 1992]. Следовательно, зубная площадка может быть как самостоятельным образованием, так и начальным этапом лигаментного или замочного утолщения. Выяснение гомологии зубов усложняется также и эфемерностью их существования. Вместе с тем наши материалы, как и материалы предшествующих исследователей, показывают, что промежуточные зубы начинают формироваться позже кардинальных, но раньше вторично-латеральных и дизодонтных, образующихся на стадии диссоконха. Очевидно, первично-латеральные зубы формируются в основном на стадии непиоконха.

Первоначальным местом образования вторично-латеральных зубов служат не только передний и задний края раковины, но и кардинальная зубная площадка. В первом случае (*Crenomytilus* и *Modiolus*) формирование их начинается с обособленных бугорков, которые на последующих стадиях развития соединяются утолщением. Вторично-латеральные зубы этих таксонов существуют лишь на ювенильной стадии. Во втором случае (*Musculista*, *Adula*, *Crenella* и *Septifer*) процесс формирования новых бугорков происходит за счет преобразования рудиментарных зубов кардинальной площадки и расширения этой площадки вентрально. Вторично-латеральные зубы этих таксонов являются дефинитивными. Очевидно, подобным образом формируются и зубы *Musculus* [Зайцева, Малахов, 1992]. Вместе с тем у некоторых видов *Modiolus* также могут встречаться взрослые формы (например, *M. margaritaceus*) с неотеническими вторично-латеральными зубами на кардинальной площадке.

Таким образом, сравнивая возможные филогенетические линии, можно отметить, что в ходе рекапитуляции «яйцевидных» такие признаки, как первично-латеральные зубы (*M. trossulus*, *C. grayanus*, *M. modiolus*), вторично-латеральные зубы (*M. trossulus* и, возможно, *M. coruscus*) и непиоконх (*M. trossulus*, *C. grayanus* и, возможно, *M. coruscus*) выпадают, но появляются дизодонтные зубы (*M. trossulus*, *C. grayanus*, *M. coruscus*), сохраняющиеся у взрослых. Вместе с тем у *Musculista* и *Adula* дизодонтные

зубы отсутствуют, но стадия первичных или вторичных латеральных зубов не выпадает. Особое место в линии яйцевидных занимает *M. modiolus*, у которого по сравнению с *Musculista* и, возможно, *Adula* нет первично-латеральных зубов, но вторично-латеральные, как и у *Adula*, не дефинитивны. В отличие от *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus*, у *M. modiolus* существует стадия непиконоха, но стадия дизодонтных зубов, по-видимому, еще не появилась. Вакселерационной линии «полукруглых» *Crenella*, *Septifer*, *Vilasina* и, возможно, *Musculus* дефинитивными зубами являются вторично-латеральные, а стадия дизодонтных зубов отсутствует. Для начального этапа развития диссоконха таксонов этой группы характерно образование радиальной скульптуры и краевой кренуляции, которая сравнительно редко встречается в группе «яйцевидных».

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 02-04-49470). Авторы выражают признательность к.б.н. Н.А. Айзайчер за предоставленные культуры микроводорослей, а также В.С. Мун за техническую помощь в работе.

Литература

- Зайцева Ю.Б., Малахов В.В. 1992. Онтогенез замка двустворчатого моллюска *Musculus discors* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 71, вып. 2. С. 147–150.
- Кафянов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона Северной Пацифики: Аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1991. Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов. М.: Наука. 134 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Andre H.A. 1988. Age-dependent evolution: from theory to practice // Ontogeny and systematics. London: British Museum (Natural History). P. 137–187.
- Bayne B.L. 1976. The biology of mussel larvae // Marine Mussels: Cambridge University Press. P. 81–120.
- Booth J.D. 1977. Common bivalve larvae from New Zealand: Mytilacea // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Researches. V. 11, N 3. P. 407–440.
- Chanley P. 1970. Larval development of hooked mussel *Brachidontes recurvus* Rafinesque (Bivalvia: Mytilacea), including a literature review of larval characteristics of the Mytilidae // Proceedings of National Shellfish Association. V. 60. P. 86–94.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1988. Early shell mineralogy, microstructure and surface sculpture in five mytilid species // Malacologia. V. 29. P. 363–371.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the northwestern Atlantic // Journal of Marine Biological Association of UK. V. 69. P. 181–218.
- Galinou-Mitsoudi S., Sinis A.I. 1997. Ontogenesis and settlement of the date mussel *Lithophaga lithophaga* (L., 1758) (Bivalvia: Mytilidae) // Israel Journal of Zoology. V. 43. P. 167–183.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.
- Hayami I., Kase T. 1993. Submarine cave Bivalvia from Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance // Bulletin of University Museum, University of Tokyo. N 35. 133 p.
- Higo S., Goto Y. 1993. A systematic list of molluscan shells from Japanese Islands and the adjacent area. Yao, Taka Shell Co. Ltd. 148 p.
- Kimura T., Sekiguchi H. 1994. Larval and post-larval shell morphology of two mytilid species *Musculista senhousia* (Benson) and *Limnoperna kikuchii* Habe // Venus. V. 53, N 4. P. 307–318.
- Le Pennec M. 1980. The larval and post-larval hinge of some families of bivalve molluscs // Journal of Marine Biological Association of UK. V. 60, N 3. P. 601–618.
- Le Pennec M., Jungbluth J.H. 1983. The ligamental formations of *Margaritifera margaritifera* (L.) (Bivalvia: Margaritiferidae) and *Mytilus edulis* (L.) (Bivalvia: Mytilidae) during larval and post-larval ontogenesis // Journal of Marine Biological Association of UK. V. 63. P. 289–294.
- Le Pennec M., Masson M. 1976. Morphogenese de la coquille de *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) eleve au laboratoire // Cahiers de Biologie Marine. V. 17, N 2. P. 113–118.
- Ockelmann K.W. 1983. Descriptions of mytilid species and definition of the Dacrydiinae n. subfam. (Mytilacea – Bivalvia) // Ophelia. V. 22, N 1. P. 81–123.
- Ockelmann K. 1995. Ontogenetic characters of Mytilaceans // Phuket Marine Biological Center. Special Publication. N 15. P. 85–88.
- Sakai A., Sekiguchi H. 1992. Identification of the planktonic late-stage larval and settled bivalves in a tidal flat // Bulletin of Japanese Society of Fishery and Oceanography. V. 56, N 4. P. 410–425.
- Schweinitz E.H., Lutz R.A. 1976. Larval development of the northern horse mussel, *Modiolus modiolus* (L.) including a comparison with larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification // Biological Bulletin. V. 150. P. 348–360.
- Siddall S. 1980. A clarification of the genus *Perna* (Mytilidae) // Bulletin of Marine Sciences. V. 30, N 4. P. 858–870.
- Yoshida H. 1953. Studies on larvae and young shells of industrial bivalves in Japan // Journal of Simonoseki College of Fisheries. N 3. P. 1–106.