

Морфогенез скульптуры, таксономические признаки и филогения Septiferidae (Bivalvia: Mytiloidea)

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

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Изучали скульптурные особенности ювенильных и взрослых септиферид, обитающих в морях Западной Пацифики. На основе признаков скульптуры, псевдокренуляционных, а также первично-латеральных зубов ранних стадий онтогенеза, септиферидные таксоны разделены на 3 рода, в составе которых 7 видов. Семейство Septiferidae занимает дефинитивное положение в филогенетической линии, начинающейся от модиолусов. Ближайшими предками его могут быть Brachidontinae и недостаточно изученные в таксономическом отношении формы (*Mytilaster* и *Hormomya*), которые, возможно, образуют самостоятельные семейства, появившиеся одновременно или позже Brachidontinae.

The sculpture morphogenesis, taxonomic features and phylogeny of Septiferidae (Bivalvia : Mytiloidea)

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

Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690600, Russia

The sculpture features of the juvenile and adult septiferids from the Western Pacific have been studied. Based on sculpture and pseudocrenulate teeth as well as the primary lateral teeth of the early ontogenetic stages, the septiferid taxa have been divided into 3 genera, which include 7 species. The family Septiferidae holds a definitive position in the phylogenetic line originating from *Modiolus*. Brachidontinae as well as *Mytilaster* and *Hormomya*, which taxonomy is insufficiently studied, can be considered as its closest ancestry. The latter seem to form the separate families appearing concurrently with Brachidontinae or later.

В таксономическом отношении митилиды всегда считались наиболее изученной группой двустворчатых моллюсков по сравнению с другими, менее распространенными или высокоспециализированными видами, населяющими глубоководные или труднодоступные районы Мирового океана. Это позволяет использовать их для решения широкого круга задач научного, прикладного или учебно-методического характера. Вместе с тем, ряд проблем, касающихся как общей биологии этой группы, так и ее таксономической

структуры и филогении, нередко используются в качестве эталонов при оценке и интерпретации результатов анатомических, биохимических или молекулярных исследований, остаются на протяжении многих лет нерешенными.

Исторически сложилось, что объектами таксономического изучения двустворчатых моллюсков всегда были взрослые формы с признаками, уже завершившими свое индивидуальное развитие. Эта же особенность объектов является одним из краеугольных камней типологической концепции вида

(Майр, 1968; Gould, 1977). С другой стороны, ювенильные и более ранние стадии онтогенеза — это традиционные объекты биологии развития, цели и задачи которой не имеют ничего общего с таксономией, ее классификационными принципами и видообразованием (Waller, 1981; Малахов, Медведева, 1985; Fuller, Lutz, 1989; Зайцева, Малахов, 1991, 1992). В итоге, когда дело касается происхождения видовых или родовых признаков или общей таксономической характеристики вида в его более широком, «биологическом», понимании, то начальные этапы его онтогенетической биографии обычно или неизвестны, или их значение для таксономии недооценивается.

Естественно-историческая система двустворчатых моллюсков основана на ранжированных признаках взрослых форм. Это означает, что в рамках определенной таксономической группы одни морфоструктуры (например, кардинальные зубы) могут быть признаками семейства или близкого к нему подразделения, другие (например, тип перистракума) — рода, третьи (скульптура) — вида. Эти признаки определяют иерархическую структуру таксонов, устанавливают взаимоотношения видов рода или родов семейства, а также служат основой для сравнительного анализа таксонов сопоставимого ранга. Все остальные признаки, включая морфо-

логические ранних стадий онтогенеза, а также биохимические и молекулярные (Varvio et al., 1988; Martel et al., 1999), дополняют характеристику вида, но не морфо-типологического, являющегося элементом естественно-исторической системы, а «биологического» — абстрактного представления о виде Платона и сторонников синтетической теории эволюции (Красилов, 1986). Таким образом, и с позиций синтетической теории эволюции, объясняющей происхождение видов и надвидовых таксономических категорий как результат изменения взрослых форм в масштабах длительного времени, эфемерные морфоструктуры ранних стадий онтогенеза, их рекапитуляция и трансформации в ходе онтогенеза определенного интереса не заслуживают и в филогенетических и эволюционных построениях не используются.

Наша работа посвящена изучению морфологических особенностей скульптуры ювенильных и взрослых септиферид, обитающих в морях Западной Пацифики. Цель работы — на примере этого и других морфологических признаков ранних и взрослых стадий септиферид, последовательности образования и трансформаций этих морфоструктур в ходе онтогенеза показать их важность и значение для таксономии семейства и его филогенетических реконструкций.

Материал и методика

Материалом для работы послужили бентосные пробы с ювенильными (длина раковины от 400–500 мкм до 3–5 мм) и взрослыми формами септиферид, обитающих в зал. Восток Японского моря, западной и южной части Южно-Китайского моря и в Арафурском и Тиморском морях северного побережья Австралии. В Японском море пробы собирали в сентябре — октябре 2000 и 2002 гг. на песчано-каменистых участ-

ках литорали и верхней сублиторали с глубинами до 10–12 м, в Южно-Китайском, Арафурском и Тиморском морях — в ходе экспедиционных работ на НИС ДВНЦ АН СССР «Каллисто», «Берилл» и «Профессор Богоров» в 1974, 1975, 1978, 1981 и 1988 гг.

В лабораторных условиях живых моллюсков извлекали из обрастаний на коралловых колониях, фрагментах мертвых кораллов и обломках горных

пород. Пустые ювенильные раковины септиферид получали, промывая пробы грунта через набор почвенных сит с минимальным диаметром ячеек 500 мкм. Для изучения под световым и электронным микроскопами ювенильные раковины очищали от периостракума и мягких тканей в 5 % растворе гипохлорита натрия, промывали в дистиллированной воде, а затем обезжизивали в этаноле.

На рисунках использованы следующие условные обозначения: *aa* — отпечаток переднего аддуктора; *Cm* — краевые кренуляционные зубы; *D* — диссоконх; *irb* — межреберные перепоны; *irs* — межреберные промежутки; *L1* — первично-латеральные зубы; *L2* — вторич-

но-латеральные зубы; *lg* — наружный лигамент; *lp1* — первичная ямка внутреннего лигамента; *N* — непиоконх; *pa* — отпечаток заднего аддуктора; *pr* — отпечаток заднего ретрактора; *PD-1* — продиссоконх D-образной формы; *Pc* — псевдокренуляционные зубы; *r* — радиальные ребра наружной скульптуры; *S1* — просепта; *S2* — септа ювенильного моллюска; *S3* — септа взрослого моллюска; *T3a* — передние прекардинальные зубы замочной площадки; *T4a*, *T4c*, *T4p* — передние, центральные и задние кардинальные зубы замочной площадки; *T5a*, *T5c*, *T5p* — трансформированные передние-, центральные- и заднекардинальные зубы взрослых моллюсков.

Результаты

Для раковины септиферид характерны овально-тригональные очертания, терминальная или субтерминальная макушка и заметно выраженная выпуклость, образующая продольную, слегка искривленную складку, которая делит наружную поверхность раковины на три поля: (а) центральное, расположенное вдоль этой складки, (б) заднедорсальное, занимающее дорсальную часть раковины, и (в) вентральное, примыкающее к вентральному краю раковины. Радиальные ребра этих полей различаются по высоте, ширине, форме поперечного сечения, конфигурации нодул и межреберных перепонок. Объектом наших исследований являются более рельефные и онтогенетически менее изменчивые ребра центрального поля, формирующиеся обычно раньше, чем ребра других полей, и несущие ряд особенностей, которые могут быть использованы в качестве сравнительных признаков.

Начальные ребра центрального поля *Septifer bilocularis* (Linnaeus, 1758) (рис. 1 А) низкие, шириной около 25–30 мкм. Форма их поперечного сечения близка к прямоугольной, с уплощенной

или немного выпуклой вершиной, на которой различимы округлые или субквадратные нодулы, расположенные через 20–25 мкм. На дне узких межреберных промежутков имеются регулярные поперечные перепоны в виде валиков толщиной 10–12 мкм, соединяющихся с ребрами и их нодулами. Расстояние между перепоныками, как и между нодулами, около 20–30 мкм. Число начальных ребер на центральном поле обычно не превышает 5–6. Примерно столько же их в задней части вентрального поля. В передней части вентрального поля ребра на этой стадии (500–800 мкм) отсутствуют. Общее число ребер на раковине — 28–30.

По мере роста раковины ширина ребер, как и их число, увеличивается. При длине раковины 1–2 мм (рис. 1 А) она составляет около 50 мкм, а общее число ребер — 40–42. Ширина межреберных промежутков — 20–30 мкм, расстояние между перепоныками возрастает до 35–40 мкм. При этом некоторые перепоныки утолщены (15–20 мкм) и могут быть выше остальных. Соединяясь с нодулами, они образуют прерывистые и нерегулярные комаргиналь-

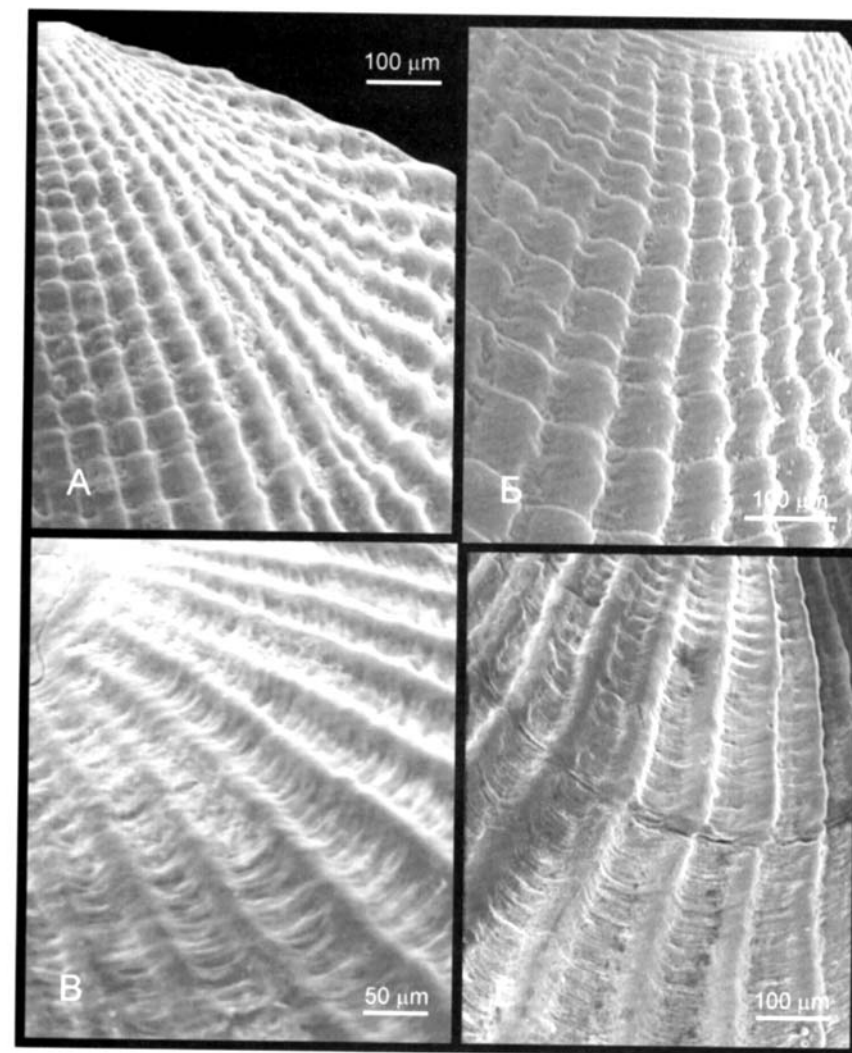


Рис. 1. Скульптурные паттерны ювенильных стадий: А — *Septifer bilocularis*, длина раковины 3.2 мм, о. Хон-Бинг, Южно-Китайское море; Б — *S. excisus*, длина 4.6 мм, о. Хон-Че, Южно-Китайское море; В — *S. keenae*, длина 2.0 мм, зал. Восток, Японское море; Г — *S. keenae*, длина 3.5 мм, б. Пемзовая, Японское море.

Fig. 1. Sculpture patterns of the juvenile stages: А — *Septifer bilocularis* at a shell length of 3.2 mm, Hon-Bing Island, South China Sea; Б — *S. excisus* 4.6 mm long, Hon-Che Island, South China Sea; В — *S. keenae* 2.0 mm long, Vostok Bay, Sea of Japan; Г — *S. keenae* 3.5 mm long, Pemzovaya Bight, Sea of Japan.

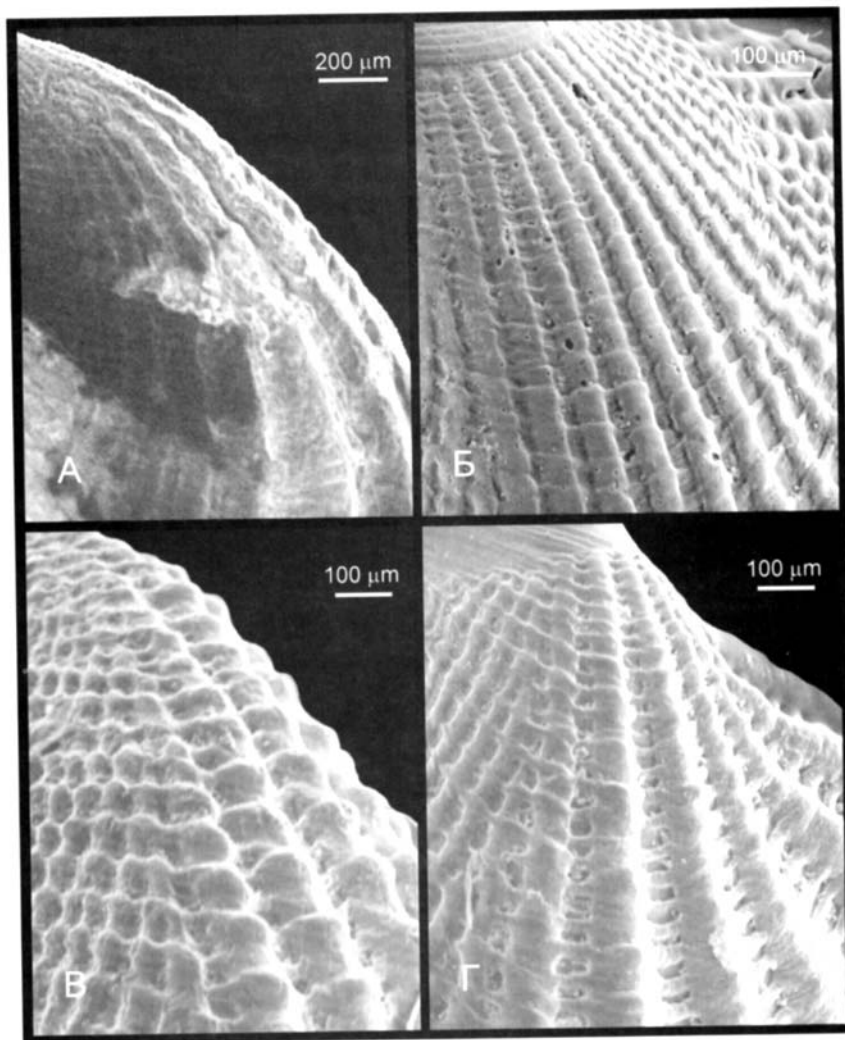


Рис. 2. Скульптурные паттерны ювенильных стадий: А – *Septifer virgatus*, длина 14 мм, зал. Санье, о. Кюсю, Японские острова; Б – *S. pulcher*, длина 2.5 мм, б-ка Фантом, Арафурское море; В – *S. xishaensis*, длина 5.7 мм, прол. Молуккский, Южно-Китайское море; Г – *Septifer* sp. indet., длина 3.0 мм, б-ка Фантом, Арафурское море.

Fig. 2. Sculpture patterns of the juvenile stages: А – *Septifer virgatus* 14 mm long, Sanye Bight, Kyushu Island, Japanese Islands; Б – *S. pulcher* 2.5 mm long, Fanthom Bank, Arafura Sea; В – *S. xishaensis* 5.7 mm long, Molucca Strait, South China Sea; Г – *Septifer* sp. indet. 3.0 mm long, Fanthom Bank, Arafura Sea.

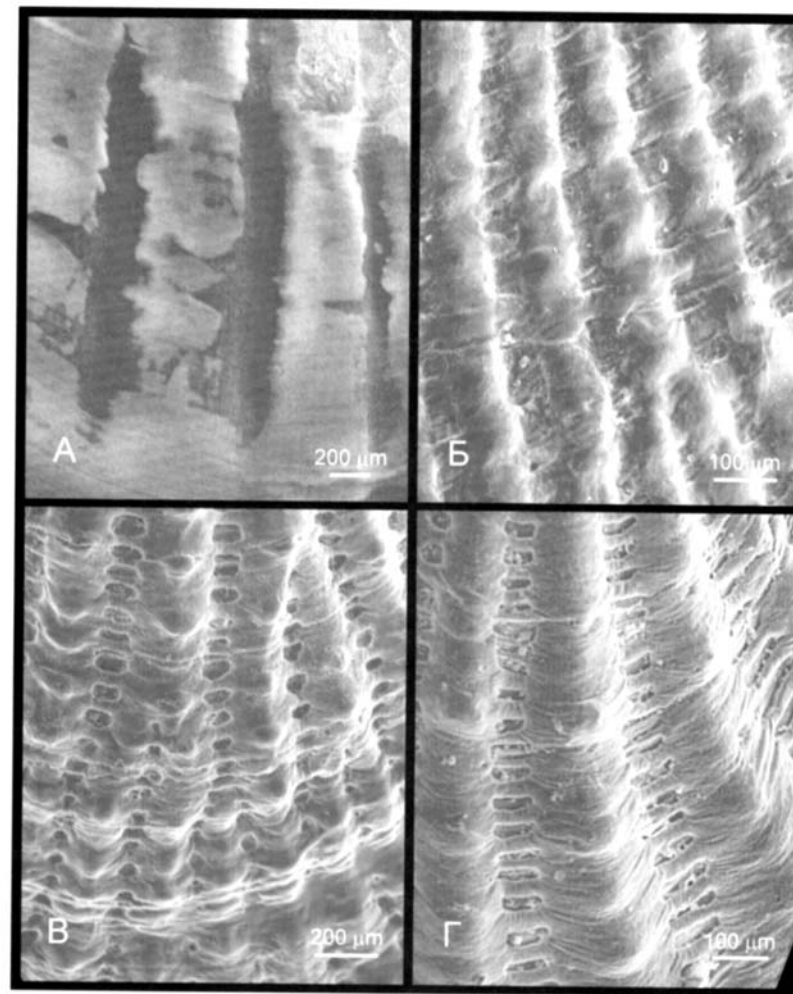


Рис. 3. Скульптурные паттерны взрослых стадий: А – *Septifer virgatus*, длина 14 мм, зал. Санье, о. Кюсю, Японские острова; Б – *S. pulcher*, край раковины длиной 12 мм, б-ка Фантом, Арафурское море; В – *S. xishaensis*, край раковины длиной 5.7 мм, прол. Молуккский, Южно-Китайское море; Г – *Septifer* sp. indet., край раковины длиной 7.0 мм, б-ка Фантом, Арафурское море.

Fig. 3. Sculpture patterns of the definitive stages: А – *Septifer virgatus* 14 mm long, Sanye Bight, Kyushu Island, Japanese Islands; Б – *S. pulcher* at a shell margin length of 12 mm, Fanthom Bank, Arafura Sea; В – *S. xishaensis* at a shell margin length of 5.7 mm, Molucca Strait, South China Sea; Г – *Septifer* sp. indet. at a shell margin length of 7.0 mm, Fanthom Bank, Arafura Sea.

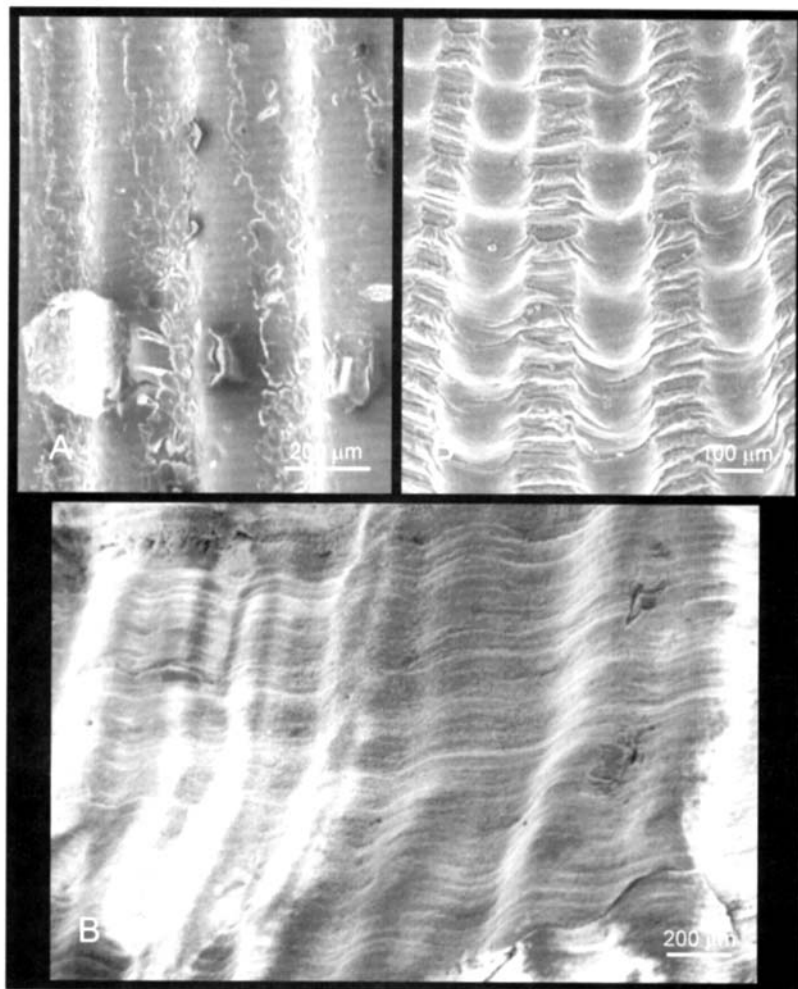


Рис. 4. Скульптурные паттерны взрослых стадий: А – *Septifer bilocularis*, длина 18 мм, о-ва Мие, Южно-Китайское море; Б – *S. excisus*, край раковины длиной 4.6 мм, о. Хон-Че, Южно-Китайское море; В – *S. keenae*, длина 28 мм, б. Троицы, Японское море.

Fig. 4. Sculpture patterns of the definitive stages: А – *Septifer bilocularis* 18 mm long, Hon-Mie Islands, South China Sea; Б – *S. excisus* at a shell margin length of 4.6 mm, Hon-Che Island, South China Sea; В – *S. keenae* 28 mm long, Troitsa Bight, Sea of Japan.

ные гребни. Форма нодул, по сравнению с первоначальной, приобретает плавные очертания. Нодулы отделены друг от друга седловинами или слабо выраженными поперечными желобками. Расстояние между их уплощенными вершинами увеличивается до 40–50 мкм.

Подобные возрастные изменения числа и ширины ребер, ширины межреберных промежутков и расположения нодул происходят и у других септиферид. Однако, несмотря на ранние стадии онтогенеза, характеристики их скульптурных паттернов на начальных стадиях диссоконха обычно уже имеют ряд отличительных особенностей. Так, у *S. excisus* (Wiegmann, 1837) (рис. 1 Б) ширина ребер и межреберных промежутков на стадии 500–800 мкм почти такая же, как у *S. bilocularis*, но форма поперечного сечения ребер близка к полукруглой, нодулы более высокие, полусферические, а расстояние между перемычками примерно в 2 раза меньше, чем у *S. bilocularis* (таблица). К следующей стадии (1–2 мм) ширина ребер и расстояние между нодулами *S. excisus* увеличиваются в 3 раза, тогда как у *S. bilocularis* – только в 2.

Не менее выражены различия при сравнении скульптурных паттернов вышеуказанных видов и *S. keenae* Nomura, 1936 (рис. 1 В, Г) или *S. virgatus* (Wiegmann, 1837) (рис. 2 А). У *S. keenae* форма поперечного сечения ребер ранней стадии (500–800 мкм) близка к треугольной, а межреберные промежутки в 2 раза шире, чем у *S. excisus* или *S. bilocularis* (таблица). Ширина начальных ребер у этих видов одинакова, но на следующей стадии (1–2 мм) у *S. keenae* она в 2 раза больше, чем у остальных двух. У *S. virgatus* – наибольшая из всех септиферид ширина начальных ребер и межреберных промежутков (таблица). На стадии диссоконха (1–2 мм) ребра этого вида близки по ширине к ребрам *S. keenae*, но ширина межреберных промежутков остается среди

септиферид наибольшей. На этой же стадии в паттерне *S. virgatus*, помимо обычных перемычек в виде округленных регулярных валиков, расположенных через 35–40 мкм, появляются нерегулярные валообразные возвышения шириной 110–130 мкм, сливающиеся с нодулами и формирующие комаргинальные структуры, соединяющие несколько ребер.

Начальные паттерны *S. pulcher* Wang, 1983 и *S. bilocularis*, в отличие от остальных септиферид, довольно сходны (рис. 2 Б). Особенно это заметно по форме поперечного сечения низких ребер и нодулам, сливающимся с валиками-перемычками, а также по соотношению ширины ребер, межреберных промежутков и расстоянию между нодулами. При этом значения начальных характеристик *S. pulcher*, по сравнению с *S. bilocularis*, несколько уменьшены (таблица), но на стадии диссоконха 1–2 мм эти различия уже не выражены.

Для скульптурных паттернов *S. xishaensis* Wang, 1983 и неустановленного вида *Septifer* sp. характерны сравнительно утолщенные регулярные перемычки, выделяющие на дне межреберных промежутков резко очерченные глубокие ямки овальной или прямоугольной формы (рис. 2 В, Г). Начальные ребра *S. xishaensis* по ширине уступают лишь ребрам *S. virgatus* (таблица). В поперечном сечении они округленно-высокие, с крупными полусферическими нодулами, в отличие от мелких нодул *Septifer* sp. Начальные ребра *Septifer* sp. немного уже, чем у *S. xishaensis*, нодулы имеют вид поперечных валиков, соединяющихся с перемычками. Подобные соотношения сохраняются и на стадии диссоконха 1–2 мм.

В ходе дальнейшего роста, когда размеры септиферидной раковины достигают 3–4, а затем 7–10 мм, ее скульптурные паттерны продолжают изменяться. Наиболее заметно увеличивается ширина ребер. На стадии диссокон-

ха 3–4 мм ее высокие значения отмечены у *S. virgatus*, *S. keenae*, *S. xishaensis* и *Septifer* sp. (таблица). Такие же широкие ребра у этих видов и при длине раковины 7–10 мм. Предельная ширина ребер (800–1200 мкм) отмечена у *S. virgatus* при длине раковины 15–18 мм. Вместе с тем, когда длина раковины превышает 20–25 мм, ребра у этого вида исчезают (рис. 3 А). Предельная ширина ребер *S. keenae* – 400–600 мкм при длине раковины 15–18 мм. У более крупных экземпляров ребра становятся низкими и нерегулярными, а их ширина обычно не превышает 350–400 мкм (рис. 4 В). Сходная ширина ребер характерна для *Septifer* sp. (рис. 3 Г) и *S. xishaensis* (рис. 3 В), но при длине раковины 7–10 мм.

Остальные септифериды образуют вторую группу, состоящую из узкорреберных видов. На стадии диссоконха 3–4 мм ширина их ребер колеблется от 90 до 120 мкм, а на стадии 7–10 мм – от 100 до 170 мкм, отличаясь в 1.5–2 раза от ребер видов первой группы. На стадии 7–10 мм наиболее узкие ребра – у *S. bilocularis* (100–150 мкм), наиболее широкие – у *S. excisus* (150–170 мкм). Однако при длине раковины 12–14 мм ребра первого вида расширяются до 260–300 мкм. Предельных размеров (400–440 мкм) они достигают, когда длина раковины превышает 18–22 мм (рис. 4 А). При этом форма поперечного сечения таких ребер, как и межреберных промежутков, близка к синусоидной, а нодулы на них обычно отсутствуют. Ребра *S. excisus* при длине раковины 12–14 мм увеличиваются до 220–240 мкм (рис. 4 Б). Более крупные экземпляры этого вида, как и *S. pulcher* (рис. 3 Б), в нашей коллекции отсутствуют.

Ширина ребер определенным образом связана с их количеством, а также с шириной межреберных промежутков. Так, у широкореберных *S. virgatus*, *S. keenae* и *Septifer* sp. число начальных ребер в 2–3 раза меньше, чем у видов вто-

рой группы, в состав которой входят *S. pulcher*, *S. bilocularis* и *S. excisus*. В ходе развития видов первой группы количество ребер к стадии 7–10 мм постепенно возрастает до 35–60. Вместе с тем у видов второй группы число ребер на стадии 7–10 мм колеблется от 80 до 150. Исключением является, как и в случае с шириной ребер, *S. xishaensis*.

Ширина межреберных промежутков, в отличие от числа ребер, связана с шириной ребер прямой зависимостью: чем шире ребра, тем шире и промежутки. По этому признаку виды на стадии 500–800 мкм образуют все те же две группы, а *S. xishaensis* занимает промежуточное положение. Однако в ходе последующего развития ширина межреберных промежутков у *S. excisus* увеличивается быстрее, чем у остальных видов второй группы, а у *Septifer* sp. – напротив, более низкими темпами по сравнению с видами первой группы. Промежутки *S. keenae* начинают заметно расширяться на более поздних стадиях онтогенеза, когда длина раковины превышает 3–4 мм.

По начальному расстоянию между нодулами виды трудно разделить на какие-либо группы. Однако на стадии 7–10 мм картина их распределения на группы сходная с полученной по ширине ребер. При этом *S. xishaensis* также находится в первой группе видов. Вместе с тем среди видов первой группы наименьшее расстояние между нодулами – у *S. virgatus*, для которого характерны самые широкие ребра. При длине раковины 14–18 мм нодулы этого вида становятся нерегулярными, а затем исчезают вместе с ребрами. У *S. keenae* наиболее заметные изменения нодул начинаются, как и в случае межреберных промежутков, после стадии 3–4 мм. На стадии 7–10 мм расстояние между нодулами увеличивается до 300 мкм, но колеблется в широком диапазоне (200–400 мкм). При длине раковины 20–30 мм нодулы *S. keenae* обычно нерегулярны, а у некоторых экземп-

ляров могут быть лишь на отдельных участках центрального поля (рис. 4 В). Из видов второй группы полная редукция нодул характерна для ребер *S. bilocularis*, проявляющаяся при длине раковины более 18–22 мм (рис. 4 А).

Распределение видов на группы по расстоянию между перемиками несколько отличается от полученных с помощью других признаков. Начальная картина почти такая, как и в случае с нодулами. Однако после стадии 1–2 мм у *S. keenae*, *S. pulcher* и *S. virgatus*, наряду с их обычными перемиками, расстояние между которыми продолжает постепенно увеличиваться, появляются более широкие. У других видов (*S. xishaensis* и *S. bilocularis*) более широкие перемики не формируются, но резко возрастает расстояние между их первоначальными перемиками. В развитии перемишек *S. excisus* заметные

изменения не происходят. В конечном итоге, виды по этому признаку распадаются на два кластера, в составе которых как узко-, так и широкореберные формы.

Таким образом, скульптурные паттерны в целом, а также образующие их элементы радиального и комаргинального расположения, представленные ребрами, нодулами, перемиками и межреберными промежутками, являются важными характеристиками онтогенетического развития, которое не всегда завершается на ювентильной стадии. С другой стороны, эти же морфоструктуры образуют систему взаимозависимых признаков и могут быть использованы не только для идентификации и сравнительного анализа онтогенетических стадий, но и для выяснения таксономических отношений, существующих внутри рода или семейства.

Обсуждение

Таксономия митилид основана на сравнительно небольшом числе признаков взрослых особей. Это общая форма раковины, изменяющаяся от удлиненно-овальной до тригональной, терминальное или субтерминальное расположение макушки, зубчатость в виде складок или выростов под макушкой, а также впереди или позади нее, форма и расположение мускульных отпечатков на внутренней стороне раковины, гладкий или со щетинками перистракум, покрывающий раковину снаружи, и скульптура, состоящая из комаргинальных или радиальных ребер. Если вышеуказанный комплекс признаков использовать для идентификации взрослых *Septiferidae* морей Западной Пацифики, то в составе этой группы можно обнаружить до 7–8 видов (Tchang Si et al., 1960; Habe, 1977; Скарлато, 1981; Wang, 1983, 1997; Kurozumi, 2000). Среди них *S. bilocularis*, *S. excisus* и *S. virgatus*, имеющие раковину длиной более 40 мм, *S. keenae* и *S. bifurcatus* (Conrad, 1837) с

длиной раковины около 35 мм, а также *S. xishaensis*, *S. pulcher* и *S. rudis* Dall, Bartsch et Rehder, 1938, длина раковины которых не превышает 10–12 мм. У всех этих видов впереди и позади макушки есть зубчатость. Их задний аддуктор состоит из двух отделов – овально-удлиненного переднего и округленного заднего, а задние ретракторы расположены по отношению к переднему отделу вентрально.

По типу перистракума, который в одних случаях тонкий, полупрозрачный, коричневатого или желтоватого цвета, несущий сравнительно редкие щетинки, а в других – плотный, черного или темно-коричневого цвета и без щетинок, эти виды обычно включают в два подрода – *Septifer* s.s. и *Mytilisepta* (Habe, 1951; Кафанов, 1991). К *Mytilisepta* относят *S. keenae* и *S. virgatus*, а к *Septifer* s.s. – все остальные виды. Что же касается таксономических категорий выше рода, то здесь более или менее устоявшейся точки зрения пока не существует. В некоторых работах

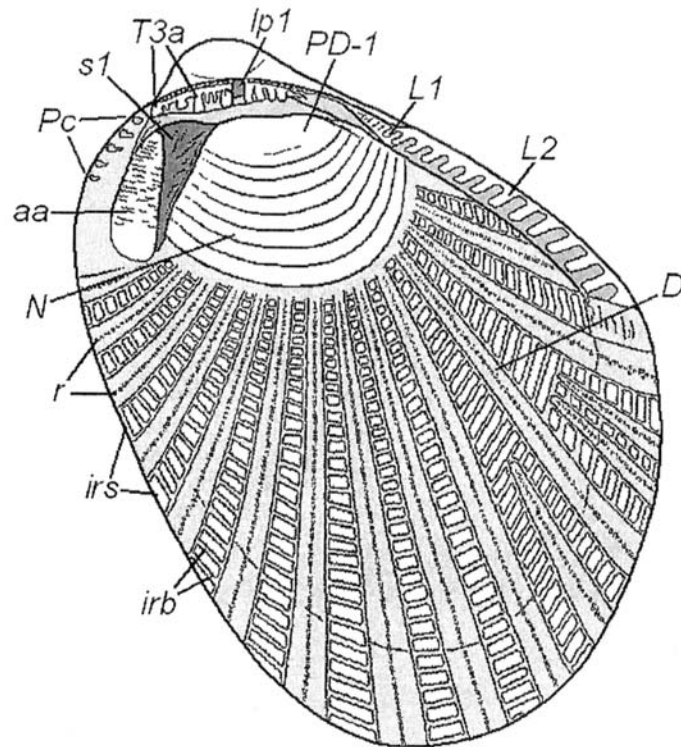


Рис. 5. Морфоструктуры ювенильной стадии *Septifer keenae* при длине раковины 1200 мкм. Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

Fig. 5. Morphological structures of the juvenile stage of *Septifer keenae* at a shell length of 1200 mkm. Abbreviations are given in Materials and Methods.

(Скарлато, Старобогатов, 1979; Скарлато, 1981; Starobogatov, 1992) септиферидные формы выделяют в подсемейство Septiferinae или семейство Septiferidae. Однако в большинстве работ эти виды входят или в состав одного крупного семейства Mytilidae (Kurozumi, 2000; Hasegawa et al., 2001; Kwon et al., 2001), или в подсемейство Mytilinae (Kuroda et al., 1971; Habe, 1981; Wang, 1997), где они состоят в сестринских отношениях с видами *Mytilus*, *Perna* или *Modiolus*.

Вместе с тем наши данные по морфогенезу ювенильных стадий *S. keenae*, скульптурным паттернам юве-

нильных и взрослых форм, а также филогенезу митилид в целом дают несколько иную картину таксономического состава и взаимоотношений между видами Septiferidae.

Морфогенетические изменения общей формы септиферидной раковины начинаются на личиночной стадии, но отличительные и характерные черты она приобретает в ходе ювенильного развития. Наиболее важными из этих черт являются псевдокренуляционные зубы, септа и скульптура. Первые псевдокренуляционные зубы *S. keenae* выглядят как небольшие овальные бугорки, расположенные впереди замочной

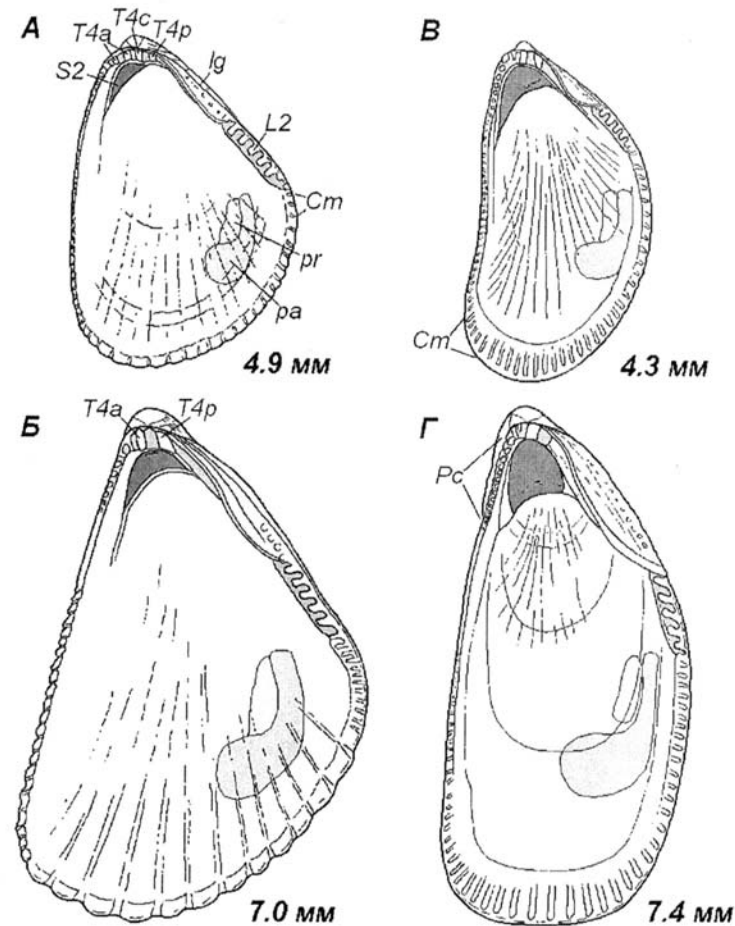


Рис. 6. Трансформации псевдокренуляционных зубов и септы в ходе ювенильного развития *Septifer keenae* (А, Б) и *S. excisus* (В, Г). Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

Fig. 6. Changes of the pseudocrenulate teeth and septum during the juvenile development of *Septifer keenae* (A, B) and *S. excisus* (B, Г). Abbreviations are given in Materials and Methods.

площадки (рис. 5). Затем, в ходе роста раковины, их форма становится прямоугольной или округленной. При этом размеры 2–3 зубов, ближайших к замочной площадке, увеличиваются более высокими темпами, чем остальные. В итоге псевдокренуляционные зубы постювенильных особей *S. keenae* обра-

зуют ряд, расположенный почти под прямым углом к замочной площадке, а члены этого ряда уменьшаются в размерах по мере удаления их от макушки (рис. 6 А, Б). Кардинальные зубы, занимающие замочную площадку, намного крупнее псевдокренуляционных, особенно у взрослых форм. Подобная де-

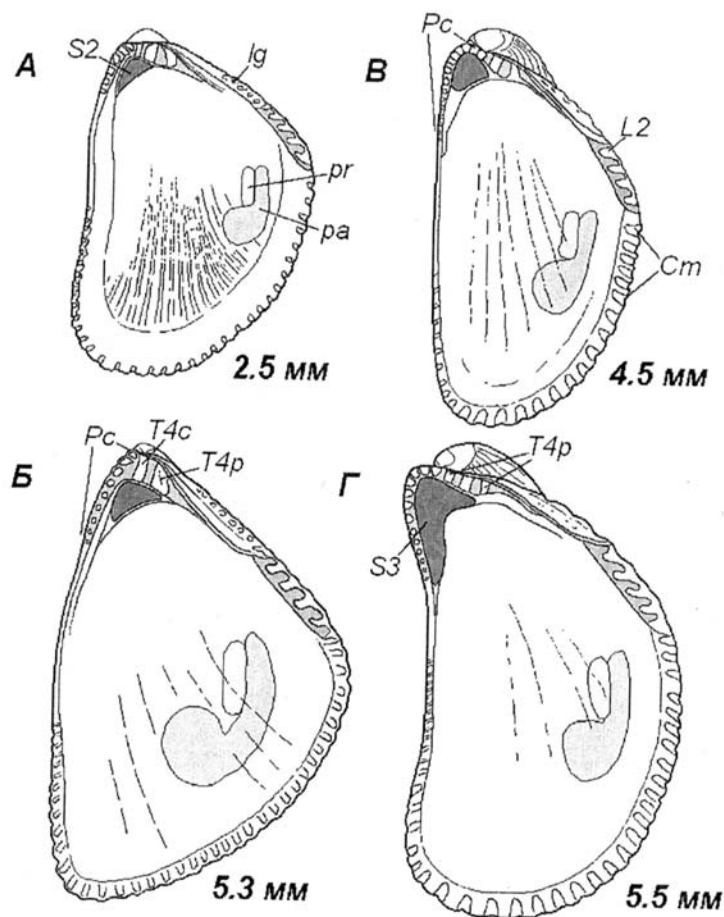


Рис. 7. Трансформации псевдокренуляционных зубов и септы в ходе ювенильного развития *Septifer bilocularis* (А, Б) и *S. xishaensis* (Б, Г). Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

Fig. 7. Changes of the pseudocrenulate teeth and septum during the juvenile development of *Septifer bilocularis* (A, B) and *S. xishaensis* (B, Г). Abbreviations are given in Materials and Methods.

финитивная конфигурация псевдокренуляционных зубов характерна и для *S. virgatus*, *S. bilocularis* (рис. 7 А, Б) и *S. excisus* (рис. 6 Б, Г). Различия могут быть лишь в числе зубов, которое у взрослых форм *S. keenae* обычно не превышает 7–8, тогда как у остальных вышеуказанных видов может достигать 14–15.

У ювенильных *S. xishaensis* (рис. 7 Б, Г),

S. pulcher (рис. 8 А, Б) и *Septifer* sp. (рис. 8 Б, Г) передне-дорсальный край раковины, несущий псевдокренуляционные зубы, может иметь более или менее выраженную угловатость, которая на первый взгляд ассоциируется с границей, разделяющей ряды псевдокренуляционных и кардинальных зубов.

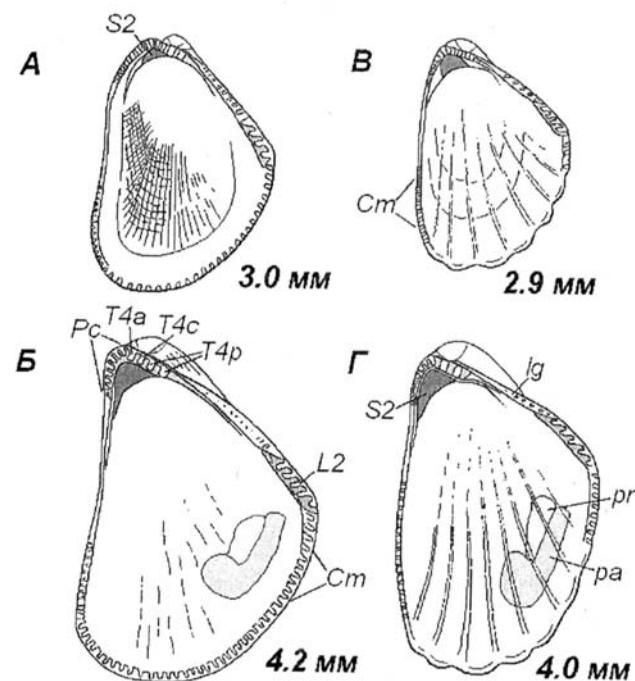


Рис. 8. Трансформации псевдокренуляционных зубов и септы в ходе ювенильного развития *Septifer pulcher* (А, Б) и *Septifer* sp. (Б, Г). Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

Fig. 8. Changes of the pseudocrenulate teeth and septum during the juvenile development of *Septifer pulcher* (A, Б) and *Septifer* sp. (Б, Г). Abbreviations are given in Materials and Methods.

Однако на примере постювенильных *S. xishaensis* (рис. 7 Б, Г) и *Septifer* sp. (рис. 8 Б, Г) с их крупными кардинальными зубами, число которых обычно не более 3–4, можно видеть, что псевдокренуляционные зубы этих видов начинаются очень близко к кардинальным, тесно расположены и образуют дуговидно-искривленный ряд, заканчивающийся, как и у других септиферид, более мелкими зубчиками. У взрослых *S. pulcher* ряд псевдокренуляционных зубов в одних случаях искривлен плавно, подобно *Septifer* sp. или *S. xishaensis*, а в других – расположен сравнительно круто, почти под прямым углом (Hayami, Kase, 1993: = *Septifer* sp. indet.).

Вместе с тем ряд псевдокренуляционных зубов взрослых *S. keenae* (рис. 9 А) или *S. bilocularis* (рис. 9 Б) обычно образует почти прямую или слабо выпуклую линию.

Септа начинает формироваться с утолщения раковины в месте отпечатка переднего аддуктора (рис. 5). У ювенильных *S. keenae* (рис. 6 А), *S. excisus* (рис. 6 Б), *S. bilocularis* (рис. 7 А), *S. pulcher* (рис. 8 А) и, вероятно, *S. virgatus* она выглядит как небольшая, но глубоко вдавленная и наклоненная в сторону макушки и вентрального края площадка, занимающая передне-вентральное положение. Поверхность ее обычно гладкая, с редкими поперечными

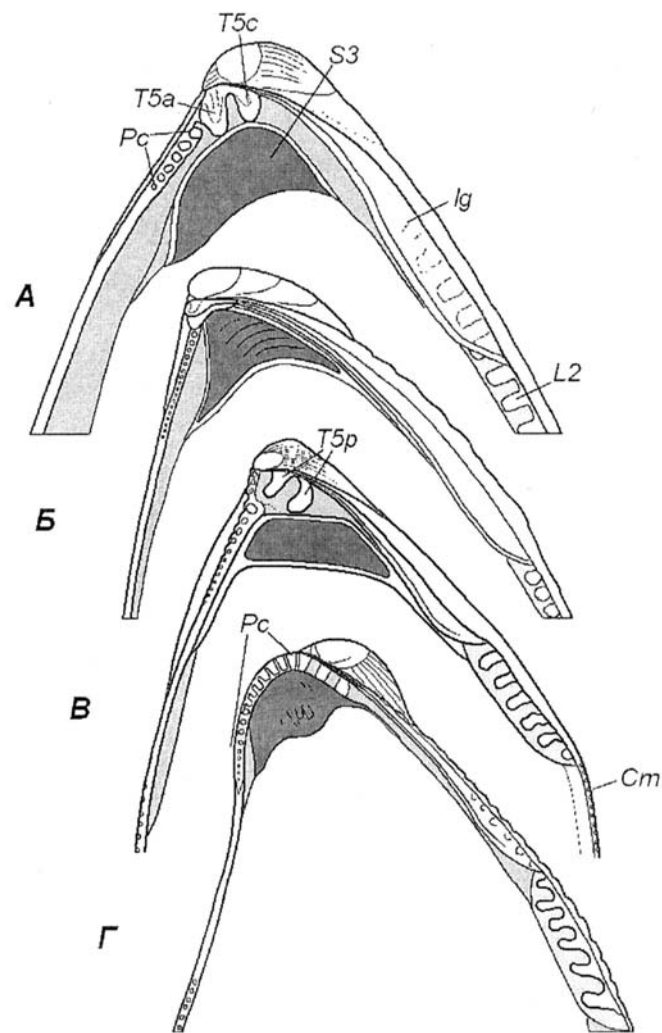


Рис. 9. Кардинальные зубы, псевдокренуляционные зубы и септа взрослых *Septifer keenae* (А) длиной 18 мм, *S. virgatus* (Б) длиной 14 мм, *S. bilocularis* (В) длиной 17 мм, и *Septifer* sp. (Г) длиной 8 мм. Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

Fig. 9. The cardinal teeth, pseudocrenulate teeth and septum of adult *Septifer keenae* (A) 18 mm long, *S. virgatus* (B) 14 mm long, *S. bilocularis* (B) 17 mm long, and *Septifer* sp. (Г) 8 mm long. Abbreviations are given in Materials and Methods.

желобками, а дорсально и задне-дорсально она сливается с замочной площадкой, образуя с ней единое тело, не отличающееся по структуре и цвету. Однако у постювенильных *S. excisus* (рис. 6 Г) и взрослых *S. virgatus* (рис. 9 Б) септа имеет центральное положение, а у *S. bilocularis* (рис. 9 В) — задне-дорсальное. Положение и форма септы взрослых *S. keenae* (рис. 9 А) и *S. pulcher* в ходе онтогенеза не изменяются.

Септа ювенильных и взрослых *S. xishaensis* и *Septifer* sp. занимает передне-вентральное положение, но поверхность ее, в отличие от остальных видов, наклонена к центру раковины и по структуре мелкобугристая, состоящая из сцементированных сферуллитов молочно-белого цвета, характерных для утолщенно-выпуклых отпечатков переднего аддуктора *Hormomya* (Soot-Ryen, 1955). Таким образом, у одних видов развитие септы, как и псевдокренуляционных зубов, завершается на ювенильной стадии, у других — продолжается и во взрослом состоянии.

Помимо этого, у септы есть еще одна важная черта. Она является новообразованием, отсутствующим в онтогенезе других митилид и формирующимся у септиферид после замены прекардинальных зубов на кардинальные (Евсеев и др., в печати). Следовательно, если при оценке таксономического статуса септы использовать материалы по онтогенезам других митилид, у которых встречаются лишь ее зачаточные стадии (подаддукторное утолщение и элевация аддукторного отпечатка у *Hormomya*), то можно считать ранг этой морфоструктуры соответствующим семейству или подсемейству (Scarlato, Starobogatov, 1984; Starobogatov, 1992; Coan, Scott, 1997).

Таксономический ранг скульптуры взрослых септиферид, как правило, не выше видового (Soot-Ryen, 1955, 1969; Habe, 1977; Wang, 1997). Если в качестве признака такого ранга использовать вышеупомянутые паттерны взрос-

лых форм и с их помощью сравнить недостаточно отчетливые изображения септиферид из морей Западной Пацифики, приведенные в литературе, то оказывается, что ?*S. bifurcatus* (Habe, 1977) в рассматриваемом районе, очевидно, не существует, новый вид из Южно-Китайского моря *S. xishaensis* (Wang, 1983; pl. 1, figs. 1, 2) и *S. rudis* (Kurozumi, 2000; pl. 430, fig. 11) по этим паттернам идентичны, а *S. pulcher*, выделенный также в качестве нового вида для Южно-Китайского моря (Wang, 1983; pl. 1, fig. 4) — это, вероятно, *Ciboticola lunata* Iredale, 1929, о котором упоминают Аллан (Allan, 1950; p. 295, fig. 2) и Скарлато, Старобогатов (Scarlato, Starobogatov, 1984). Таким образом, общее число видов септиферид в этом регионе может достигать 7, из которых один (*Septifer* sp.) пока не идентифицирован.

С другой стороны, своеобразная конфигурация псевдокренуляционных зубов взрослых *Septifer* sp., *S. xishaensis* и *S. pulcher*, повторяющая в общих чертах конфигурацию этих же зубов некоторых *Brachidontes* (Hayami, Kase, 1993), особенности периостракума *S. keenae* и *S. virgatus*, сопоставимые с их гомологами у *Musculus*, а также другие особенности периостракума, характерные для *S. bilocularis* и *S. excisus* и встречающиеся у *Hormomya*, дают основание рассматривать эти группы септиферидных видов как подразделения родового уровня, возможно, соответствующие *Ciboticola*, *Mytilisepta* и *Septifer*. В этом случае в составе семейства Septiferidae, наиболее важным признаком которого является септа, 3 рода и 7 видов. Признаками рода служат искривленность псевдокренуляционного зубного ряда и характер периостракума, а вида — скульптурные особенности раковины.

Все эти признаки в ходе онтогенеза трансформируются, включая и периостракум, который, например, у *S. keenae* вначале желтоватый и прозрачный, не отличающийся от ювенильно-

го периостракума *S. bilocularis* или *S. excisus*. Однако масштабы трансформаций могут быть неравнозначны. Так, если сравнивать ювенильные и дефинитивные паттерны таксонов с небольшой раковиной (*Septifer* sp. и *S. xishaensis*), то трансформации последних здесь вполне сопоставимы с нормальным ростом, в ходе которого между отдельными морфоструктурными элементами могут сохраняться диссоциации в скорости увеличения их размеров. У сравнительно крупных форм (*S. bilocularis* и *S. keenae*) эти диссоциации сменяются на редукцию в основном нодули перемишек. Однако у *S. virgatus*, как и у *Mytilus californianus* Conrad, 1837 (Soot-Ryen, 1955), при длине раковины более 20–25 мм редуцируются не отдельные элементы скульптуры, а паттерн в целом. Подобное событие, равноценное утрате видового признака, с позиций таксономической системы, основанной на признаках взрослых форм, необъяснимо. Синтетическая теория эволюции, рассматривающая процессы видообразования в масштабах геологического времени (микроэволюция), эту проблему также обходит молчанием (Красилов, 1986).

Вместе с тем и онтогенетически ранние морфоструктуры, к которым авторам приходилось неоднократно обращаться для дифференциации, например, псевдокренуляционных, прекардинальных и кардинальных зубов или установления последовательности их формирования, обычно являются объектом изучения не таксономии, а биологии развития. С позиций таксономии, в основе которой лежит типология взрослых форм, признаки ювенильных и тем более личиночных стадий, в значительной мере дополняющие «биографию вида», функционально, топологически и морфологически нетождественны признакам взрослых и в связи с этим не имеют прямого отношения к типовым формам. Иными сло-

вами, у ювенильных признаков нет таксономического ранга.

В рамках исследований, затрагивающих широкий круг таксономических проблем естественно-исторической системы, признаки ювенильных форм обычно используют лишь для отличительных или пояснительных целей. Однако наши материалы по ювенильным формам позволяют сделать выводы и о филогенетических взаимоотношениях септиферид с другими семействами или подсемействами Mytiloidea.

Для реконструкции этих отношений, очевидно, необходимы общие признаки, ранг которых близок или выше семейства или подсемейства. В нашем случае подобными свойствами обладают кардинальные, прекардинальные, псевдокренуляционные и первично-латеральные зубы, формирующиеся в ходе онтогенеза одновременно или раньше септы. Помимо септиферид, кардинальные зубы можно встретить лишь у форм неопределенного таксономического положения — *Hormomya* и *Mytilaster*, а также некоторых, недостаточно изученных в таксономическом отношении, *Brachidontes*. Прекардинальные, псевдокренуляционные и первично-латеральные зубы, помимо септиферид, характерны также для многочисленных видов Musculinae (Kimura, Sekiguchi, 1994) и Brachidontinae (Hayami, Kase, 1993). В онтогенезах Modiolinae (Ozawa, Sekiguchi, 2002), с которых начинается палеонтологическая летопись митилид, можно обнаружить лишь первично-латеральные зубы. Исключением являются *Geukensia* и *Amygdalum*, которых относят к Modiolinae, но у которых нет зубов ни одного из вышеуказанных типов (Fuller, Lutz, 1989). Таким образом, основываясь на рекапитуляционной последовательности ювенильных признаков, можно полагать, что септифериды являются заключительным этапом эволюционного развития модиолоидной

Таблица

Характеристика скульптурных паттернов центрального поля ювенильных и взрослых септиферид Западной Пацифики с длиной раковины от 0.5 до 10 мм

Description of the sculpture patterns in the central field of the juvenile and adult septiferids of 0.5–10 mm long from the Western Pacific

Виды	Признаки				
	Количество ребер	Ширина ребер, мкм	Расстояние между нодулами, мкм	Ширина межреберных промежутков, мкм	Расстояние между перемишками, мкм
Стадия диссокоха 500–800 мкм					
<i>Septifer bilocularis</i>	28-30	25-30	20-25	10-15	20-30
<i>Septifer excisus</i>	28-30	20-25	30-35	10-15	10-12
<i>Septifer keenae</i>	15-18	25-30	20-25	25-30	20-25
<i>Septifer virgatus</i>	10-12	70-80	-	50-60	-
<i>Septifer pulcher</i>	30-35	15-18	15-18	8-10	15-18
<i>Septifer xishaensis</i>	10-12	35-40	35-40	18-20	30-35
<i>Septifer</i> sp.	10-12	30-35	40-45	30-35	40-45
Стадия диссокоха 1–2 мм					
<i>Septifer bilocularis</i>	40-42	45-50	40-45	20-30	35-40
<i>Septifer excisus</i>	45-50	60-70	60-70	25-30	25-30
<i>Septifer keenae</i>	18-20	90-110	40-45	25-35	40-45
<i>Septifer virgatus</i>	10-14	100-120	100-150	70-90	35-40, 110-130
<i>Septifer pulcher</i>	45-50	40-45	40-45	20-25	40-45
<i>Septifer xishaensis</i>	14-15	110-130	105-120	60-70	50-60
<i>Septifer</i> sp.	20-22	110-120	80-100	40-60	50-60
Стадия диссокоха 3–4 мм					
<i>Septifer bilocularis</i>	62-68	90-110	60-80	40-50	35-40
<i>Septifer excisus</i>	65-70	110-120	120-130	80-100	35-40
<i>Septifer keenae</i>	40-45	300-330	40-50	35-40	40-50, 110-130
<i>Septifer virgatus</i>	20-25	330-350	110-130	250-300	30-50
<i>Septifer pulcher</i>	100-110	90-110	100-120	35-40	60-70, 100-120
<i>Septifer xishaensis</i>	50-60	220-240	130-150	110-120	80-100
<i>Septifer</i> sp.	40-45	330-350	200-240	70-80	60-70
Стадия диссокоха 7–10 мм					
<i>Septifer bilocularis</i>	85-90	100-150	130-150	60-70	130-150
<i>Septifer excisus</i>	80-85	150-170	160-170	100-110	40-50
<i>Septifer keenae</i>	40-45	350-400	200-400	110-140	35-40, 100-200
<i>Septifer virgatus</i>	35-40	550-650	200-220	280-330	30-50
<i>Septifer pulcher</i>	140-150	130-150	120-150	50-60	40-70, 140-170
<i>Septifer xishaensis</i>	70-90	280-300	300-330	100-120	140-150
<i>Septifer</i> sp.	55-60	350-400	300-400	80-100	40-50, 80-90

Примечание. Признаки широкореберных таксонов выделены темно-серой заливкой, узкорреберных — светло-серой; признаки, отклоняющиеся от общего хода морфогенеза — ячейки без заливки.

линии, а в качестве их ближайших предков можно рассматривать таксоны с кардинальными, прекардинальными и псевдокренуляционными зубами

(*Brachidontes*), гомологичным строением заднего аддуктора и ретракторов (*Mytilaster*) и признаками просепты (*Hormomya*).

Заключение

Полученные данные по морфогенезу и трансформациям скульптуры, псевдокренуляционных зубов, первично-латеральных зубов и септы септиферид значительно расширяют ранее известные представления о септиферидном виде, его положении в таксономической системе семейства и взаимоотношениях с другими таксонами семейства, а также о филогении семейства и возможных путях его эволюционного развития. Наши данные по скульптурным паттернам ювенильных и взрослых форм позволяют выделить две группы таксонов, состоящие из видов с широкими и с узкими ребрами и характеризующиеся другими признаками, коррелятивно связанными с ребрами. Эта структура групп прослеживается от ранних ювенильных до взрослых стадий. Однако на всех возрастных стадиях можно обнаружить признаки, которые отклоняются в ту или иную сторону от общего хода онтогенетических трансформаций паттерна. При этом у одних видов (например, *S. keenae* и *S. virgatus*) отклонения встречаются чаще, чем у остальных, или чаще на определенных стадиях развития. Подобная дестабилизация, охватывающая и ранние, и поздние стадии онтогенеза, может указывать на эпигенетический характер событий, противоречащий основному положению синтетической теории эволюции (Шмальгаузен, 1982; Шишкин, 1988).

С другой стороны, сравнительный анализ ранних онтогенезов *Septiferidae* или митилид в целом позволяет обобщать систему рекапитуляционно-

морфологических признаков, которые у взрослых форм могут быть редуцированы (первично-латеральные зубы) или трудно отличимы от морфоструктурного происхождения (псевдокренуляционные зубы). С помощью этих признаков и скульптурных паттернов имеющиеся в нашей коллекции септиферидные таксоны могут быть разделены на 3 рода. В составе одного из них (*Septifer*) 2 узкоревберных вида, различающихся ювенильными и взрослыми паттернами скульптуры, другого (*Mytilisepta*) — 2 широкореберных вида, также с различающимися ювенильными и взрослыми паттернами, а в составе третьего (*Ciboticola*) — виды с длиной раковины около 10–12 мм, из которых 2 широкореберные, с паттернами, заметно отличающимися от других видов, и 1 узкоревберный, с паттерном, в общих чертах сходным с узкоревберными паттернами других видов.

Признаки ранних стадий онтогенеза могут быть положены также и в основу реконструкции филогенетических отношений *Septiferidae* с другими таксонами *Mytiloidea*. Согласно этим материалам, рассматриваемое семейство занимает дефинитивное положение в филогенетической линии, начинающейся от модиолусов. Ближайшими предками его могут быть *Brachidontinae* и недостаточно изученные в таксономическом отношении формы (*Mytilaster*, *Hormomya*), которые, по нашим представлениям, образуют самостоятельные семейства, появившиеся одновременно или позже *Brachidontinae*.

Благодарности

Авторы признательны Я.И. Старобогатову (Зоологический институт РАН, г. Москва) за таксономические консультации и поддержку этой работы, а также Е.И. Шорникову и Ю.М. Яковлеву (Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток) за предо-

ставленные материалы по митилидам Южно-Китайского моря и Японских островов. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49470).

Литература

- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004. Личиночно-ювенильный морфогенез *Septifer keenae* (Bivalvia: Mytiloidea: Septiferidae) и проблемы рекапитуляционной филогении митилид // Зоологический журнал. Т. 83 (в печати).
- Зайцева Ю.Б., Малахов В.В. 1991. Развитие замка в постларвальном онтогенезе двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* // Зоологический журнал. Т. 70, вып. 1. С. 13–18.
- Зайцева Ю.Б., Малахов В.В. 1992. Онтогенез замка двустворчатого моллюска *Musculus discors* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 71, вып. 2. С. 147–150.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики. Аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 136 с.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1985. Эмбриональное и личиночное развитие *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 64, вып. 12. С. 1808–1815.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1979. Система подотряда *Mytilinea* (Bivalvia) // Моллюски. Основные результаты их изучения. № 6. Л.: Наука. С. 22–25.
- Шишкин М.А. 1988. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Том 2. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра. С. 169–209.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 211 с.
- Allan J. 1950. Australian shells. Melbourne: Georgian House, An Australiana Society Publication. P. 243–260.
- Coan E.V., Scott P.H. 1997. Checklist of the marine bivalves of the northeastern Pacific Ocean // Santa Barbara Museum of Natural History, Contributions in Science. N 1. P. 1–28.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the northwestern Atlantic // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 69. P. 181–218.
- Gould S.J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Cambridge-London: Belknap Press, Harvard University Press. 501 p.
- Habe T. 1951. Genera of Japanese shells. Pelecypoda. N 1. Kyoto: Kaikui-Bunken Publishing Co. 96 p.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.
- Habe T. 1981. A catalogue of molluscs of Wakayama Prefecture, the Province of Kii. I. Bivalvia, Scaphopoda and Cephalopoda // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. Special Publication Series. V. 7. P. 1–302.
- Hasegawa K., Saito H., Kubodera T., Xu F. 2001. Marine molluscs collected from the shallow waters of Hainan Island, South China Sea, by China-Japan Joint Research in 1997 // Marine fauna of the shallow waters around Hainan Island, South China Sea. National Science Museum Monographs. N 21. Tokyo. P. 1–43.
- Hayami I., Kase T. 1993. Submarine cave Bivalvia from the Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance // The University Museum, The University of Tokyo, Bulletin. N 35. 133 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.
- Kuroda T., Habe T., Oyama K. 1971. The sea shells of Sagami Bay, collected by His Majesty the Emperor of Japan. Tokyo: Maruzen Co. Ltd. P. 341–352.
- Kurozumi T. 2000. Family Mytilidae // Marine mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University

- Press. P. 863-877.
- Kwon O.K., Min D.K., Lee J.R., Lee J.S., Je I.-G., Choe B.L. 2001. Korean molluscs with color illustrations. Korea: Shell House. 332 p.
- Martel A., Robles C., Beckenbach K., Smith M.J. 1999. Distinguishing early juveniles of Eastern Pacific mussels (*Mytilus* spp.) using morphology and genomic DNA // *Invertebrate Biology*. V. 118, N 2. P. 149-164.
- Ozawa H., Sekiguchi H. 2002. Shell morphology of larvae and post-larvae of the two tropical *Modiolus* species, *Modiolus auriculatus* and *Modiolus philippinarum* (Bivalvia: Mytilidae) // *Venus*. V. 61, N 1-2. P. 25-39.
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1984. The systematics of suborder Mytilinea (Bivalvia) // *Malacological Review*. V. 13. P. 115-116.
- Soot-Ryen T. 1955. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda) // *Allan Hancock Pacific Expeditions*. N 20. P. 1-174.
- Soot-Ryen T. 1969. Superfamily Mytilacea Rafinesque, 1815 // *Treatise on invertebrate paleontology*. Part N. Mollusca 6, Bivalvia. V. 1. Geological Society of America and the University of Kansas. P. 271-281.
- Starobogatov Ya.I. 1992. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia // *Ruthenica*. V. 2. P. 1-25.
- Varvio S.-L., Koehn R.K., Vacuola R. 1988. Evolutionary genetics of the *Mytilus edulis* complex in North Atlantic region // *Marine Biology*. V. 98. P. 51-60.
- Waller T.R. 1981. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster *Ostrea edulis* Linne // *Smithsonian Contributions to Zoology*. N 328. P. 1-70.
- Wang Z. 1983. Studies on Mytilidae of Xisha Islands, Guangdong Province, China // *Studia Marina Sinica*. V. 20. P. 213-221.
- Wang Z. 1997. Fauna Sinica. Phylum Mollusca. Order Mytiloida. Beijing: Science Press. 255 p.
- Xi T., Qi Z., Li J., Ma X., Wang Z., Huang X., Zhuang Q. 1960. The bivalves of the South China Sea. Beijing: Science Press. 274 p.