

**Морфогенез ранних стадий *Crenella decussata*,
таксономия и филогения педоморфных таксонов
Crenellinae (Bivalvia: Mytilidae)**

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

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,

Владивосток 690041, Россия

e-mail: evseev-g@mail.ru

Изучали морфоструктуры ранних онтогенетических стадий педоморфного моллюска *Crenella decussata* Montagu, 1808, обитающего в Японском и других морях северной Пацифики и Атлантики. На основе полученных материалов и данных по ранним стадиям таксонов остальных подсемейств установлены гомологические морфоструктуры, формирующиеся у всех Mytilidae и образующие ряды, сопоставимые с вавиловскими рядами наследственной изменчивости. Морфоструктуры и их ряды указывают на последовательность макроэволюционных событий, происходивших в истории определенного таксона и могут быть использованы в таксономии высших категорий, для реконструкции филогенетических отношений, а также анализа механизмов и путей педоморфного и непедоморфного развития. Из макроэволюционных механизмов, характеризующих педоморфное развитие Mytilidae, наиболее важными являются новообразования, формирующиеся на стадии непюконха и раннего диссоконха, пролонгации личиночных и ювенильных морфоструктур на ранний диссоконх, аббревиация одной из стадий и преобразования общей формы раковины, связанные с увеличением ее высоты.

**Early stage morphogenesis of *Crenella decussata*,
taxonomy and phylogeny of paedomorphic taxa of
the *Crenellinae* (Bivalvia: Mytilidae)**

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

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,

Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

e-mail: evseev-g@mail.ru

The developmental morphological features of larval, juvenile, and adult shells of paedomorphic bivalve *Crenella decussata* Montagu, 1808 from the Sea of Japan have been studied. Based on these materials and data on early stage morphogenesis of other mytilid taxa, the homologous morphostructures, which universally present in mytilid taxa, were discovered. They are: (a) prodissoconch I: anterior and posterior provincular teeth; broad primary ligament pit located on chondrophore; (b) nepioconch: anterior and posterior juvenile teeth; primary lateral teeth; fine comarginal, and comarginal-radial sculptures; (c) dissoconch: pseudocrenulative, precardinal, cardinal, and secondary lateral teeth. These morphostructures form the series much as the Vavilov's rows in heritable variability. The morphostructures and their series demonstrate a sequence of macrogenetic events and might be used for taxonomy, reconstruction of phylogeny of high-level taxa of the family, and an analysis of mechanisms and ways of paedomorphic and nonpaedomorphic development. The main mechanisms of the paedomorphic development are: appearance of new morphostructures at juvenile (nepioconch) and early dissoconch stages, prolongation of larval and juvenile morphostructures at early dissoconch stage, abbreviation of a stage, and transformation of general outlines of the shell by ventral growth.

Таксономические системы, определяющие место и взаимоотношения организмов, являются одним из важных инструментов сравнительной эмбриологии, анатомии и морфологии. Не менее важны они и для решения проблем видообразования, реконструкции филогенезов и выяснения механизмов эволюционного развития. В этом случае особый интерес представляют иерархии таксономических признаков, образующие низшие и высшие категории системы. Происхождение их, как считали основатели синтетической теории эволюции [Simpson, 1953, 1961; Dobzhansky, 1970; и др.], связано с обычными процессами микромутаций, в ходе которых новые признаки появляются на низшем, или видовом, уровне. При этом старые признаки вида переходят в признаки рода, а ранг прежних признаков рода повышается, соответственно, до семейства и т.д. [Майр, 1968]. В итоге формирующаяся иерархия морфологических признаков может отражать в общих чертах филогенетическую историю таксона. Вместе с тем подобный подход к решению проблем филогении и эволюции наталкивается на другие проблемы, касающиеся как методов построения таксономических систем, так и изученности морфоструктур, используемых в качестве признаков высших категорий [Назаров, 1991; Шаталкин, 2002; Павлинов, 2004].

Системы семейства *Mutillidae* базируются на морфологических признаках только взрослых особей. Из этого следует, что и иерархии их, если и отражают какие-либо взаимоотношения, то взаимоотношения сходства и различия между ныне существующими взрослыми формами, достигшими их совре-

менного состояния разными путями и с помощью разных механизмов эволюционного развития. Установить эти механизмы и реконструировать филогенетические связи, опираясь на постулат «форма-родство» и экстраполяцию внутривидовых изменений на более высокие уровни морфогенеза, в большинстве случаев не удастся [Lubischev, 1963]. И дело очевидно не столько в недостаточной изученности дефинитивных морфоструктур, или таксономических признаков, а в их свойствах. Признаки эти, характеризуя общие или отличительные особенности дефинитивного этапа развития, не указывают ни последовательности морфогенетических событий, ни масштабов изменений, имевших место в истории таксона. Следовательно, таксономические системы или их иерархии, основанные на морфоструктурах, не отражающих развитие таксона во времени, являются классификациями «пространственными», независимо от способа их конструирования – с помощью интуиции, синапоморфий [Hennig, 1966] или других вариантов кладистики [Павлинов, 1990; Queiroz, 1992; Waller, 1998]. Подобные конструкции могут быть полезными для упорядочивания и идентификации взрослых форм *Mutillidae*, но малопригодны, когда дело касается личиночных и ювенильных форм подсемейства *Crenellinae*, в составе которого встречаются таксоны как педоморфного, так и непедоморфного развития.

Наши предшествующие материалы по ранним стадиям *Mutillidae* [Евсеев, 2005; Evseev et al., 2005] показывают, что формирование личиночных признаков у таксонов нормального (неускоренного) развития пролонгируется на ювенильную стадию, а ювениль-

ных – на раннюю стадию дефинитивной раковины, или первичный диссоконх. У педоморфных таксонов [Evseev et al., 2006] дефинитивная стадия может быть представлена диссоконхом или непиоконхом, несущих признаки как первичного диссоконха, так и ювенильного и личиночного происхождения. Однако большая часть морфоструктур раннего онтогенеза в таксономических и филогенетических целях не используется [Cragg, 1996]. Исключением являются ювенильные зубы постпровинкулюма, рассматриваемые в качестве признаков видового(?) ранга некото-

рых Modiolinae, а также особенности общей формы диссоконха Crenellinae [Скарлато, 1981].

Цель нашей работы – на примере онтогенетического развития одного из видов подсемейства (*Crenella decussata* Montague, 1808) и сравнительных материалов по педоморфным и пераморфным таксонам семейства Mytilidae выявить общие и отличительные особенности личиночных, ювенильных и взрослых морфоструктур и показать их значение и важность для решения проблем таксономии, филогении и эволюции семейства.

Материал и методы

В качестве материала были использованы планктонные и бентосные пробы митилид из Японского, Охотского, Южно-Китайского и Арафурского морей. В Японском море пробы брали с помощью планктонной сети, имевшей размеры ячеек около 90 мкм, и ручной драги, захватывающей поверхностный слой грунта. В Охотском море (о-в Кунашир) пробы собраны водолазным методом на мелководных участках и коллекторах экспериментальной установки для выращивания гребешка. В Южно-Китайском и Арафурском морях материал собирали водолазным способом и при помощи драги во время экспедиционных работ на научных судах ДВО РАН «Каллисто», «Академик Несмеянов» и «Профессор Богоров» в 1974, 1978, 1984 и 1988 гг. В лаборатории личиночные пробы разбирали под биноклем, а бентосные отмывали от грунта через набор почвенных сит с минимальным диаметром ячеек 250 мкм. Раковины личиночных и ювенильных стадий очищали от мягких тканей и пе-

риостракума в 5% растворе гипохлорита, а затем изучали с помощью оптического и электронного микроскопов.

Терминология и сокращенные обозначения морфоструктур заимствованы из предшествующих работ [Rees, 1950; Siddall, 1980; Ockelmann, 1983; Fuller, Lutz, 1989; Salas, Gofas, 1997; и др.]. Некоторые из морфоструктур, наиболее часто встречающиеся не только в таблице и рисунках, но и тексте, представлены в нижеследующем списке:

C1 – прекардинальные зубы диссоконха [Евсеев и др., 2004; Evseev et al., 2005], или нерегулярные зубы постпровинкулюма, разделенные более узкими ямками, чем ширина зубов противоположной створки;

C1 – precardinal teeth of dissoconch [Evseev et al., 2004, 2005], or irregular teeth of postprovinculum are separated by more narrow pits than width of the teeth;

C2 – кардинальные зубы диссоконха [Евсеев и др., 2004; Evseev et al., 2005], или регулярные зубы постпровинкулюма, разделенные ямками, ширина

которых соответствует ширине зубов противоположной створки;

C2 – cardinal teeth of dissoconch [Evseev et al., 2004, 2005], or regular teeth of postprovinculum alternate with pits of identical in width;

Cf – скульптура непиоконха, образованная очень тонкими комаргинальными ребрами;

Cf – sculpture of nepioconch consists of very fine comarginal ribs;

Cf+R – скульптура непиоконха, образованная очень тонкими комаргинальными и радиальными ребрами;

Cf+R – sculpture of nepioconch consists of very fine comarginal and radial ribs;

D – диссоконх, или IV онтогенетическая стадия, формирующаяся после непиоконха;

D – dissoconch, or the fourth ontogenetic stage develops after the nepioconch;

D-I – стадия раннего диссоконха крупных форм или дефинитивная стадия мелких форм;

D-I – early stage of dissoconch in large forms, or definitive stage in small forms;

D-II – дефинитивная стадия диссоконха крупных форм, отсутствующая у мелких форм;

D-II – definitive stage in large forms; it is absent in small forms;

L1 – первичные латеральные зубы непиоконха;

L1 – primary lateral teeth of nepioconch;

L2 – вторичные латеральные зубы диссоконха;

L2 – secondary lateral teeth of dissoconch;

N – непиоконх, или III онтогенетическая стадия, формирующаяся после вторичного продиссоконха;

N – nepioconch, or the III ontogenetic stage; it appears after the secondary prodissoconch and before dissoconch;

Pc – псевдокренуляционные зубы [Евсеев и др., 2004; Evseev et al., 2005], или один из типов передних вторично-латеральных зубов диссоконха;

Pc – pseudocrenulative teeth [Evseev et al., 2004, 2005], or a type of anterior secondary lateral teeth of dissoconch;

PD-I – первичный продиссоконх, или I онтогенетическая стадия;

PD-I – primary prodissoconch, or the first ontogenetic stage;

PD-II – вторичный продиссоконх, или II онтогенетическая стадия;

PD-II – secondary prodissoconch, or the second ontogenetic stage;

S – септа, или перегородка, служащая местом прикрепления переднего аддуктора;

S – septum, or plate for attachment of the anterior adductor.

Результаты

Пост-трохофорное развитие пелагической личинки *Cr. decussata* начинается с формирования раковины – продиссоконха I (*PD-I*), длиной 170–190 мкм (рис. 1А). Форма его D-образная, без макушки или с очень низкой макушкой, плавно закругленным задним краем и слабо заостренным передним,

максимально выступающим вблизи продольно-медианной линии. На узком провинкулюме можно обнаружить не всегда отчетливые передние и задние зубы (рис. 1В), общее число которых обычно не превышает 8–10. Затем, по мере утолщения продиссоконха и его краевого валика, число передних и

задних зубов увеличивается до 20–25 (рис. 1С), а под провинкулюмом формируется ямка первичного (внутреннего) лигамента, расположенная на хондрофоре в виде треугольного козырька, открывающегося вентро-латерально. Снаружи PD-I (рис. 1D) в его более или менее сглаженной центральной части имеет седловину, а в периферийной – покрыт мелкими бугорками и ямками, образующими везикулярную скульптуру.

При длине PD-I около 200 мкм у осевшей на субстрат личинки происходит метаморфоз и формируется новая раковина – непиоконх. На начальных этапах этой стадии (рис. 1E), когда длина непиоконха около 280–330 мкм, общая форма его овально-усеченная, с едва заметной макушкой. Постпровинкулюм несет две генерации зубов. Одна из них представлена мелкими и нерегулярными реликтами провинкулярных зубов, вторая – сравнительно крупными ювенильными зубами, образовавшимися путем слияния 2–3 провинкулярных зубов. В ходе трансформаций провинкулюма его центральные зубы редуцируются, число передних ювенильных зубов сокращается до 9–10, а задних – до 6–7. На наружной поверхности непиоконха (рис. 1F) формируется скульптура, состоящая из узких и нерегулярных ребер радиального направления и таких же нерегулярных и низких ребер комаргинального расположения.

На следующем этапе этой стадии (рис. 1G, H), когда длина непиоконха приближается к 350–400 мкм, форма его приобретает округленные очертания. На низкой и широкой макушке появляется пологая вершина, иногда раздвоенная небольшой седловиной. Ювенильные

зубы заметно увеличиваются в длину, достигая 25–30 мкм. В краевой части постпровинкулюма формируются 2–3 новых зуба. Происхождение их связано с антерально-постеральным удлинением постпровинкулюма, достигающим на этом этапе развития 180–200 мкм, по сравнению с провинкулюмом, длина которого обычно не превышает 150–160 мкм. Однако за счет редукции мелких зубов вблизи лигаментной ямки и слияния некоторых крупных общее число зубов постпровинкулюма остается почти неизменным. Ямка первичного лигамента значительно расширяется, форма ее становится трапециевидной, а передний и задний края ее утолщаются валиками.

При длине непиоконха 450–500 мкм (рис. 2A) форма его заметно округленная, с хорошо выраженной и сравнительно симметричной макушкой. Постпровинкулюм несет также 9–10 нерегулярных передних зубов и 6–7 задних. Вместе с тем, в конце их заднего ряда формируются 3–5 новых зубов первично-латерального типа. Эти зубы морфологически и конфигурационно, а также по их интердентальному расстоянию, достигающему 12–15 мкм, почти не отличаются от ювенильных зубов постпровинкулюма. Но на завершающих этапах стадии непиоконха, когда длина его превышает 500 мкм, первично-латеральные зубы неожиданно редуцируются. На наружной поверхности непиоконха (рис. 2B) продолжается образование почти регулярных и очень тонких радиальных и низких комаргинальных ребер.

В ходе следующей стадии онтогенетического развития, начинающейся при длине 550–600 мкм, формируется

дефинитивная раковина, или диссоконх. На наружной поверхности его (рис. 2С) формируется более грубая, по сравнению с непиоконхом, скульптура, состоящая из широких (до 25–30 мкм) радиальных ребер и узких (5–7 мкм) комаргинальных валиков. Валики пересекают межреберные промежутки и низкие, плавно-округленные вершины радиальных ребер, образуя на последних овальные нодулы, расположенные через 10–15 мкм. На внутренней стороне раковины (рис. 2D, E) передний зубной ряд постпровинкулюма состоит из 9–10 ювенильных зубов. Зубы его центральной части неотчетливы. На задней площадке обычно 6–7 ювенильных зубов, к которым постерально иногда примыкают полуредуцированные остатки 2–3 первично-латеральных зубов. Однако позади первично-латеральных начинает формироваться новый ряд более крупных вторично-латеральных зубов. От первичных они отличаются не только по интердентальному расстоянию, изменяющемуся в ходе роста от 16–18 до 60–80 мкм, но и большому углу наклона. Помимо этого, вторичные зубы могут быть отделены от ювенильных (рис. 2F) нешироким разрывом, появляющимся на месте редуцированных первично-латеральных зубов. Хондрофор первичного лигамента полностью срастается с раковиной, а ямка его становится округленной и более крупной, шириной около 100 мкм. На переднем, вентральном и заднем крае диссоконха образуются кренуляционные зубы.

На постпровинкулюме диссоконха длиной 800–1000 мкм (рис. 2G) обычно 8–10 передних зубов и 7–8 задних. Передние более длинные (до 45–50 мкм) и утолщенные, а первые из них – изви-

листо-искривленные и каплевидно расширяющиеся вентрально. Задние зубы постпровинкулюма почти в 2 раза (25–30 мкм) короче передних. На задне-дорсальном крае раковины до 6–7 вторично-латеральных зубов, из которых функциональными являются 4 последних. Позади ямки первичного лигамента формируется площадка вторичного лигамента, покрытая рыхлым органом-карбонатным слоем и отделенная от ямки узкой перемышкой, увенчанной гребневидным краевым валиком.

При длине диссоконха 1000–1500 мкм (рис. 2H) очертания его округленно-овальные, небольшая макушка немного наклонена кпереди. Три передних зуба постпровинкулюма более длинные (до 50–60 мкм) и каплевидные, веерообразно расширяющиеся вентрально. Остальные 2–3 зуба этого ряда короткие и узкие. Зубы заднего ряда постпровинкулюма также короткие и полуредуцированные. Задне-дорсальный край несет 10–12 вторично-латеральных зубов с интердентальным расстоянием от 16–18 мкм у начальных до 45–50 мкм у более поздних, функционирующих. Лигаментная ямка отделена от площадки вторичного лигамента заостренно-узкой перемышкой, но дистальное окончание площадки сдвинулось от 4-го вторично-латерального зуба предшествующей стадии к 6–7. Впереди постпровинкулюма образовались 2 псевдокренуляционные зубы, из которых ближайший к постпровинкулюму имеет тригональные очертания.

При длине раковины 1500–2200 мкм (рис. 2J) макушка ее заметно наклонена и как бы завернута антерально. Край раковины впереди макушки вогнут и обычно покрыт многослойным пери-

остракумом, продолжающимся также постерально, вдоль провинкулярной линии. Постпровинкулом несет 5–6 дефинитивных зубов переднего ряда, отличающихся от зубов предшествующих стадий формой, равным удлинением, достигающим до 70–80 мкм, и расположением относительно друг друга. Однако разделены они более узкими промежутками, чем ширина самих зубов, что дает основание сравнивать их с зубами прекардинального типа. Ямка первичного лигамента и задние ювенильные зубы редуцированы. Позади постпровинкулома находится глубокая ниша вторичного лигамента. На задне-дорсальном крае от 14–15 до 18–20 вторично-латеральных зубов с интердентальным расстоянием у функциональных от 50 до 70 мкм. При этом начальные зубы вторично-латерального ряда трансформированы в низкие и широкие бугорки, разделенные узкими желобками.

У взрослых моллюсков с длиной раковины более 2200 мкм (рис. 3А) форма ее овально-удлиненная, с завернутой кпереди макушкой и вогнутостью передне-дорсального края. Антерально вогнутости обычно один псевдокренуляционный зуб, закрытый периостракумом. На замочной площадке 3–5 прекардинальных зубов длиной до 80–100 мкм, а количество вторично-латеральных зубов (L2) может достигать 22–24. При этом более ранние (нефункционирующие) латеральные

зубы, включая и первичные (L1), покрыты, подобно кренуляционным зубам, периостракумом. Однако последние 4–5 зубов латерального ряда, являющиеся функционирующими, периостракумного слоя не имеют. Выражены отпечатки мускулов – переднего аддуктора, узкого в дорсальной части и заметно расширяющегося вентрально; переднего ретрактора, округленного и обособленного от аддуктора и расположенного от него кзади и дорсально; заднего аддуктора, широкого в его центральной части и сужающегося дорсально; и небольшого, треугольного по очертаниям заднего ретрактора, соединенного с дорсальным окончанием аддуктора.

Таким образом, в ходе онтогенетического развития *Crenella decussata* формируются следующие морфоструктуры: (а) продиссоконха I (PD-I) – передние и задние провинкулярные зубы, хондроформная ямка первичного лигамента; (б) непиоконха (N) – передние и задние ювенильные зубы, первичные латеральные зубы (L1), тонкая комаргинально-радиальная скульптура (CfR); и (в) диссоконха – зубы псевдокренуляционные (Pc) и прекардинальные (C1), вторичный лигамент, вторично-латеральные зубы (L2) и более грубая радиально-комаргинальная скульптура. У взрослых форм с длиной раковины от 2 до 4 мм провинкулярные зубы, ямка первичного лигамента, ювенильные зубы постпровинкулома и первично-латеральные зубы отсутствуют.

Обсуждение

В таксономии Crenellinae обычно используют признаки дефинитивного диссоконха, к которым относят форму взрослой раковины, топологию ее

макушки, особенности краевой кренуляции и наружной скульптуры, иногда строение вторичного лигамента и присутствие или отсутствие «зубчатости»

под макушкой [Скарлато, 1981; Habe, 1977; Wang, 1997]. Следовательно, морфоструктуры *Crenella decussata*, формирующиеся на преддиссоконховых (PD-I, N) и раннедиссоконховой (D-I) стадиях и отсутствующие в вышеприведенном списке, а также недифференцированные морфоструктуры дефинитивного диссоконха (зубы Pс, C1 и L2), не могут рассматриваться в качестве признаков вида или рода. Для установления их статуса необходимы сравнительные материалы по ранним стадиям остальных таксонов Crenellinae. При этом, следует обратить внимание и на дефинитивные размеры сравниваемых таксонов. У мелких форм, подобных *Cr. decussata*, наряду с обычными морфологическими признаками, сопоставимыми с признаками крупных форм (длиной более 15–20 мм), могут быть признаки педоморфные, несущие черты гипоплазии или делеций в связи с их акселерационным развитием.

В общепризнанных таксономических системах подсемейство Crenellinae состоит из 8–10 родов [Soot-Ryen, 1969; Habe, 1981; Coan et al., 2000]. К мелким формам, у которых дефинитивная длина раковин не превышает 10–12 мм (стадия D-I), могут быть отнесены виды *Crenella*, *Exosiperna*, *Rhomboidella*, *Vilasina* и некоторые *Musculus*. Остальные таксоны, среди которых *Arvella*, *Brachidontes*, *Gregariella*, *Megacrenella*, *Solamen*, а также многие виды *Musculus* длиной более 15–20 мм (стадия D-II), являются формами крупными.

При сравнении мелких форм можно заметить, что у одних таксонов подсемейства, в числе которых *Cr. decussata*, *Exosiperna rex* Iredale, 1929 (рис. 3B),

Rhomboidella malaccana Ockelmann, 1983 и *Rhomboidella kuroharai* Habe, 1961, морфоструктуры ранних стадий сходны по их форме, топологии и конфигурационным взаимоотношениям. Округленный непиоконх этих таксонов несет тонкую радиально-комаргинальную скульптуру и зубы L1. Диссоконх их овально-округленный, с более грубой радиально-комаргинальной скульптурой, высокими постпровинкулярными зубами, а также зубами Pс и L2. Вместе с тем мелкие формы других таксонов, например *Musculus nanus* (Dunker, 1857) (рис. 3C) и *Vilasina pillula* (Scarlato, 1960) (рис. 4A), отличаются не только по общей форме их непиоконха, но и его скульптуре, которая у первого вида состоит из комаргинальных валиков, разделенных широкими промежутками, а у второго – очень тонких комаргинальных желобков. На стадии диссоконха постпровинкулюм *M. nanus* несет остаточные ювенильные зубы, а наружная поверхность – два типа радиальных ребер, соединенных узкими комаргинальными перемычками. Помимо этого, вторичный лигамент *M. nanus* появляется не позади первичного, как у *Cr. decussata* и других мелких форм, а на задне-дорсальном крае диссоконха. Развитие диссоконха *V. pillula* также сопровождается образованием зубов Pс, L2 и внешнего лигамента, но на постпровинкулюме появляются зубы C1, а скульптура диссоконха состоит из низких радиальных ребер, формирующихся на трех полях, разделенных двумя более узкими полями без ребер. У мелких форм *Musculus phenax* Dall, 1915 (рис. 4C) на постпровинкулюме сохраняются ювенильные зубы, но непиоконх и зубы L1 отсутствуют, а

развитие диссоконха начинается с расширения его передне-дорсального края и образования на нем до 4–6 сравнительно крупных зубов Pс. Снаружи этим зубам соответствуют очень узкие и нерегулярные желобки, которые в качестве таксономических признаков обычно не используют [Скарлато, 1981; Coan, Scott, 1997].

Признаки, гомологичные обнаруженным на ранних стадиях развития *Cr. decussata*, характерны и для крупных форм подсемейства. Однако и в этом случае не все из них полностью соответствуют морфоструктурам *Cr. decussata* или других мелкоразмерных таксонов. Так, непиоконх *Musculus laevigatus* (Gray, 1824) (рис. 3Е), как и *Musculista senhousia* (Benson, 1842), *Arvella manshurica* Bartsch in Scarlato, 1960 или *Gregariella coralliophaga* (Gmelin, 1791) (рис. 4В), по очертаниям и скульптурным особенностям может быть сопоставим в лучшем случае с подобной морфоструктурой *M. nanus* или *V. pillula*, но не *Cr. decussata*. Вместе с тем зубы Pс, С1, L1 и L2 *M. laevigatus* и других крупных форм, если и отличаются от гомологичных образований мелких форм, то в основном по их размерным характеристикам или числу дубликаций. С другой стороны, непиоконх *Megacrenella columbiana* (Dall, 1897) и *Solamen spectabilis* (A. Adams, 1862) (рис. 3Д, F) такой же округленный как у *Cr. decussata*, *E. rex* или *R. malaccana*, но его скульптура без радиальных ребер, а в ходе развития раннего диссоконха этих видов вместо зубов L2 продолжается дубликация зубов L1.

Сравнивая морфогенез *Cr. decussata* и других таксонов Mytilidae, можно также заметить, что ювенильные зубы

постпровинкулюма и зубы L1 мелких форм *Modiolus margaritaceus* (Nomura et Hatai, 1940) (рис. 4Д), *Modiolarca phaseolina* (Philippi, 1844) и *Dacrydium* cf. *angulatum* (Ockelmann, 1983) (рис. 4Е) сохраняются, в отличие от крупных *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) или *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758), *Modiolus auriculatus* (Krauss, 1848) и *Modiolus philippinarum* (Hanley, 1843), и во взрослом состоянии [Евсеев и др., 2006; Fuller, Lutz, 1989; Ozawa, Sekiguchi, 2002]. У большинства крупных форм Modiolinae формирование зубов L1 завершается на ранней стадии диссоконха (D-I), когда длина его достигает 2.5–3.0 мм. При этом ямка внутреннего лигамента у них редуцируется, а функции первичного лигамента переходят к вторичному, или наружному лигаменту [Ozawa, Sekiguchi, 2002; Okutani et al., 2003; Evseev et al., 2005]. Вместе с тем в ходе развития некоторых крупных форм Lithophaginae (рис. 4F) образование непиоконховых зубов L1 может быть пролонгировано и на дефинитивные стадии диссоконха (D-II) [Евсеев, 2005]. У мелких форм этого подсемейства (*Fungiacava eilatensis* Soot–Ryen, 1969) ювенильные зубы и постпровинкулюм редуцированы, непиоконх и зубы L1 отсутствуют.

Мелкие формы таксонов *Brachidontes* недостаточно изучены [Monteiro–Ribas et al., 2007], а морфоструктуры крупных форм по их морфологическим особенностям, топологии и последовательности во многом аналогичны морфоструктурам Crenellinae [Campos, Ramorino, 1980; Ramorino, Campos, 1983]. Однако в ходе развития раннего диссоконха у ряда крупных форм подсемейства, в числе

которых *Hormomya mutabilis* Gould, 1861, *Mytilaster lineatus* Gmelin, 1790 и *Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758) [Fuller, Lutz, 1989], на месте постпровинкулярных зубов C1 появляются зубы кардинальные (C2), продолжающие затем формироваться и на дефинитивной стадии диссоконха. Подобный морфогенез также характерен для крупных *Septifer keenae* Nomura, 1936 и мелких *Septifer* sp., рассматриваемых Сут–Райеном [Soot–Ryen, 1969] в составе подсемейства Mytilinae.

Таким образом, морфоструктуры дефинитивной стадии мелких и крупных форм состоят из собственно диссоконхового, или точнее, раннедиссоконхового происхождения (зубы Pс, C1, C2, L2, вторичный лигамент и грубая радиально-комаргинальная скульптура), и «аллогенезов», унаследованных от преддиссоконховых стадий (ямка первичного лигамента, баттрессы, ювенильные зубы постпровинкулюма, зубы L1). С позиций синтетической теории эволюции, морфоструктуры преддиссоконховых стадий в видообразовательных акциях не участвуют, а если они используются в качестве таксономических признаков, то признаков только высших категорий [Симпсон, 1948; Тимофеев–Ресовский и др., 1969; Назаров, 1991]. Признаками низших категорий, согласно этой теории, могли бы быть морфоструктуры, формирующиеся на стадии диссоконха взрослых особей популяции. Однако наши материалы по Mytilidae (см. таблицу) показывают, что образование как новых, так и наследуемых морфоструктур происходит только на ювенильной стадии диссоконха (D-I). У взрослых форм эти морфоструктуры лишь трансформиру-

ются, изменяя их размерные характеристики, конфигурацию и топологию [Евсеев, 2005; Евсеев и др., 2006].

Если из числа диссоконховых морфоструктур Crenellinae исключить общую форму раковины и скульптуру, особенности которых обычно служат признаками вида и рода [Скарлато, 1981; Coan et al., 2000; Kurozumi, 2000], то из остальных морфоструктур, или признаков высших категорий, лишь вторичный лигамент был ранее использован в таксономических целях. Этот признак встречается почти у всех таксонов Mytilidae, но не обнаружен у пedomорфных Dasyniinae, дефинитивная стадия которых представлена непиоконхом. Однако вторичный лигамент *Cr. decussata*, *S. spectabilis*, *E. rex*, *R. kuroharai* и *M. columbiana* «полупогруженный» (рис. 3А, В, D, F), в отличие от наружного остальных Mytilidae. Таксономический ранг этой морфоструктуры очевидно соответствует подсемейству. Остальные морфоструктуры диссоконха (Pс, C1, C2 и L2) в совокупности с аллогенными L1 и дизодонтными зубами Mytilinae [Евсеев и др., 2006], а также общей формой непиоконха и его тонкой радиально-комаргинальной скульптурой, являются важной характеристикой нескольких видородовых групп таксонов (см. таблицу). При этом большая часть групп по их таксономическому рангу сопоставима с подсемействами, но не общепринятой системы Сут–Райена [Soot–Ryen, 1969], а малоизвестной Скарлато–Старобогатова [Скарлато, Старобогатов, 1979; Scarlato, Starobogatov, 1984], дополненной Окельманом [Ockelmann, 1983].

В рамках этой системы таксоны Mytilidae с помощью морфоструктур

Онтогенетические паттерны модиолоидного развития в таксономической системе Скарлато–Старобогатова [1979, 1984] и Окельмана [Ockelmann, 1983]: «+», «-», стадия существует или отсутствует. Остальные обозначения – см. Материал и методы

Developmental patterns of modiolid taxa of the Crenellinae in context of the taxonomic systems of Scarlato–Starobogatov [1979, 1984] and Ockelmann [1983]: «+», «-», presence or absence of a stage. For other abbreviations, see Material and Methods

Таксоны	Стадии и морфоструктуры				
	PD-I	PD-II	N	D-I	D-II
Modiolinae					
<i>Modiolus kurilensis</i>	+	+	L1+Cf	L1	+
<i>Modiolus margaritaceus</i>	+	+	L1+Cf	L1	-
<i>Modiolarca phaseolina</i>	+	+	L1+Cf	L1	-
Dacryniinae					
<i>Dacrydium cf. angulatum</i>	+	-	L1+Cf	-	-
Lithophaginae					
<i>Lithophaga teres</i>	+	+	L1+Cf	L1	L1
<i>Lithophaga lessepsiana</i>	+	+	-?	+	+
<i>Fungiacava eilatensis*</i>	+	+	-	+	-
Musculinae					
<i>Musculus laevigatus</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C1	Pc+L2+C1
<i>Gregariella coralliophaga</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C1	Pc+L2+C1
<i>Musculista senhousia</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C1	Pc+L2+C1
<i>Vilasina pillula</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C1	-
<i>Musculus nanus</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2	-
<i>Musculus phenax</i>	+	+	-	Pc+L2	-
Crenellinae-II					
<i>Megacrenella columbiana</i>	+	-	L1+Cf	L1+Pc	Pc
<i>Solamen spectabilis</i>	+	-	L1+Cf	L1+Pc	Pc
Crenellinae-I					
<i>Crenella decussata</i>	+	-	L1+Cf+R	Pc+L2+C1	-
<i>Exosiperna rex</i>	+	-	L1+Cf+R	Pc+L2+C1	-
<i>Rhomboidella kuroharai</i>	+	-	L1+Cf+R	Pc+L2+C1	-
Brachiodontinae					
<i>Hormomya mutabilis</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C2	Pc+L2+C2
<i>Mytilaster lineatus</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C2	Pc+L2+C2
<i>Brachidontes exustus**</i>	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C2	Pc+L2+C2
Septiferinae					
<i>Septifer keenae</i>	+	-	L1+Cf	Pc+L2+C1+C2+S	Pc+L2+C2+S
<i>Septifer</i> sp.	+	+	L1+Cf	Pc+L2+C1+C2+S	-

* Goreau et al., 1969.

** Fuller, Lutz, 1989.

ранних стадий могут быть дифференцированы на подсемейства модиолоидного происхождения – *Modiolinae*, *Dacryniinae*, *Lithophaginae*, *Musculinae*, *Brachiodontinae* и *Septiferinae*. В итоге из 10 таксонов *Crenellinae* системы Сут–Райена в составе подсемейства могут быть оставлены только 3, в числе которых и *Cr. decussata*. Остальные попадают в подсемейства *Musculinae* и *Brachiodontinae*. Однако *M. columbiana* и *S. spectabilis* вероятно следует выделить в новое подсемейство, обозначенное в таблице как *Crenellinae-II*. Помимо дифференциации, морфоструктуры предиссоконхового и диссоконхового происхождения могут быть использованы и в объединительных целях. В этом случае подсемейства *Mytilidae* образуют 3–4 семейства или надсемейства, а статус ныне существующего семейства соответственно может быть повышен до надсемейства или подотряда.

Гомологичные морфоструктуры таксонов *Mytilidae*, располагаясь в онтогенетической последовательности и порядке увеличения их числа, дают представление о филогенетических отношениях таксонов и направленности эволюционного развития. В литературе подобные конструкции известны как морфогенетические ряды Копа или гомологические ряды Вавилова [Медников, 1980, 1981; Вавилов, 1987; Назаров, 1991; Чайковский, 2006]. Сравнивая эти ряды по общим признакам, можно выделить стволую линию таксонов модиолоидного происхождения и дивергирующие от нее короткие ветви, состоящие из таксонов с адаптивной специализацией и пedomорфным развитием. Стволовая линия начинается с палеозойских *Modiolinae*

и *Lithophaginae*, занимающих по отношению к *Crenellinae* анцестральное положение, а завершается децестральными *Septiferinae*. К таксонам ответвленного развития могут быть отнесены: (а) пedomорфные *Dacryniinae*, находящиеся в близкородственных отношениях с *Modiolinae*; (b) пedomорфные *Crenellinae-I*; (c) вероятно пedomорфные *Crenellinae-II*, произошедшие от *Musculinae*; (d) высокоспециализированные *Lithophaga lessepsiana*, всверливающиеся в живые кораллы; и (e) пedomорфные *Fungiacava eilatensis*, также всверливающиеся в живые кораллы [Goreau et al., 1969].

Следовательно, морфоструктуры ранних стадий, по сравнению с дефинитивными признаками систем Сут–Райена [Soot–Ryen, 1969] и Скарлато–Старобогатова, демонстрируют более дифференцированную картину и таксономических, и филогенетических отношений. При этом определенные группы таксонов характеризуются некоторыми своими особенностями макрогенеза. Так, развитие крупных форм *Modiolinae* сопровождается пролонгацией непиоконховых зубов L1 всего лишь на раннюю стадию диссоконха. У неспециализированных таксонов *Lithophaginae* дубликация этих зубов распространяется и на дефинитивные стадии диссоконха. Крупным формам таксонов мезозойского происхождения, в числе которых *Musculinae*, *Brachiodontinae* и *Septiferinae*, присущи макрогенетические новообразования (зубы PC, L2, C1, C2 и септа S), появляющиеся в ходе раннего развития диссоконха и продолжающие воспроизводиться на его дефинитивной стадии. Затем, новообразовательные

механизмы, характеризовавшие мезозойский этап типогенеза [Schindewolf, 1950; Иорданский, 2004], в постмезозойскую историю сменились на акселерационные.

Подобный путь развития в отношении таксонов Mutilidae связан как с сокращением размеров тела, так и числа онтогенетических стадий. В зависимости от этого, а также места таксона в стволовой филогенетической линии, масштабы морфологических изменений и варианты морфоструктурных комбинаций могут быть разными. Акселерация без аббревиации, завершающаяся миниатюризацией общей формы тела, более типична для таксонов, расположенных в нижней половине таблицы. К ним относятся *Septifer* sp., *M. phenax*, *M. nanus* и возможно *V. pillula*, отличающиеся от их близкородственных крупных форм обычно одним признаком преддиссоконхового происхождения (ювенильные зубы постпровинкулюма). Вторым их отличительным признаком могут быть скульптурные особенности диссоконха. У остальных мелких форм Crenellinae, развитие которых сопровождается делецией PD-II, число преддиссоконховых признаков достигает 6–7, а изменения затрагивают и общую форму диссоконха, наследующую вентральный ростовой вектор PD-II. Этот признак в совокупности со скульптурными особенностями и полупогруженным лигаментом диссоконха, а также присутствием, редукцией или отсутствием преддиссоконховых морфоструктур, позволяет дифференцировать мезокайнозойские таксоны педоморфного и непедоморфного развития.

Для педоморфных таксонов палеозойского происхождения, к которым

относятся Modiolinae, Dacryniinae и Lithophaginae также характерна ювенилизация признаков. Однако в этом случае на диссоконхе безаббревиационных таксонов Modiolinae, помимо ювенильных зубов постпровинкулюма, появляются передние и задние баттрессы – морфоструктура, не обнаруженная у мезокайнозойских таксонов Mutilidae. У высокоспециализированных Lithophaginae с аббревиацией стадии N, зубов L1, постпровинкулюма и его ювенильных зубов также формируются передние и задние баттрессы. Но эти баттрессы, в отличие от баттрессов-утолщений Modiolinae, образованы складками раковинных стенок. При этом диссоконх педоморфных Lithophaginae высокий и овальный, подобно *Cr. decussata* и другим Crenellinae, но снаружи может облекаться гипертрофированной средней складкой мантии [Goreau et al., 1969]. Не менее радикальные преобразования сопровождают и аббревиационное развитие таксонов Dacryniinae, в составе которого нет крупных форм. У этих таксонов дефинитивной стадией является непиконокх, несущий трансформированные зубы L1 и баттрессы-утолщения, а из явно пренепиконокховых морфоструктур – сравнительно крупный хондрофор, ямку первичного лигамента, задние или передние и задние ювенильные зубы постпровинкулюма. У некоторых видов подсемейства [Salas, Gofas, 1997] задние ювенильные зубы и начальные зубы L1 образуют, как и в ходе развития *Cr. decussata*, единый ряд, не разделенный разрывом. У всех Dacryniinae отсутствуют стадии PD-II и D-I, вторичный лигамент и, повидимому, задний аддуктор, а общее число

признаков, отличающих педоморфные таксоны этого подсемейства от близкородственных крупных форм *Modiolinae*, достигает 7–8. Вместе с тем среди крупных форм *Mytilidae* нет ни одного

таксона, у которого новые морфоструктуры появлялись бы впервые на стадии D-II или образование морфоструктур D-I смещалось бы в ходе эволюционного развития на преддиссоконховые стадии.

Благодарности

Авторы признательны Н. Мальчусу (Dr. N. Malchus, Universitat Autònoma de Barcelona, Spain) и анонимным рецензентам за полезные советы и замеча-

ния по тексту, иллюстрациям и терминологии. Работа поддержана грантом Президиума ДВО РАН (06-III-A-164, рук. В.А. Куликова).

Литература

- Вавилов Н.И. 1987. Линнеевский вид как система // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука. С. 160–180.
- Евсеев Г.А. 2005. Морфогенез ранних стадий *Adula falcatooides* (Bivalvia: Mytilidae) и проблемы таксономии и филогении всверливающих митилид западной Пацифики // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 137–154.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К., Брыков В.А. 2006. Морфогенез ранних стадий *Mytilus trosulus* и *Crenomytilus grayanus* и проблемы таксономии *Mytilinae* (Bivalvia: Mytilidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 10. С. 67–87.
- 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, вып. 11. С. 1317–1329.
- Иорданский Н.Н. 2004. Макроэволюция: макрогенез и типогенез // Журнал общей биологии. Т. 65, вып. 6. С. 451–463.
- Майр Э. 1986. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Медников Б.М. 1980. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание. 64 с.
- Медников Б.М. 1981. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы в новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука. С. 127–135.
- Назаров В.И. 1991. Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу. М.: Наука. 288 с.
- Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ. М.: МГУ. 159 с.
- Павлинов И.Я. 2004. Основания новой филогенетики // Журнал общей биологии. Т. 65, вып. 4. С. 334–366.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.–Л.: АН СССР. 607 с.
- Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции. М.: МГУ. 318 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1979. О системе подотряда *Mutileina* // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л.: АН СССР. Вып. 6. С. 22–25.
- Тимофеев–Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.
- Чайковский Ю.В. 2006. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 712 с.
- Шаталкин А.И. 2002. Проблема архетипа и современная биология. // Журнал общей биологии. Т. 63, вып. 4. С. 275–291.
- Campos B., Ramorino L. 1980. Larval and early benthic stages of *Brachidontes granulata* (Bivalvia: Mytilidae) // Veliger. V. 22. P. 277–281.
- 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.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. 2000. Bivalve seashells of Western North America. Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to

- Baja California // Santa Barbara Museum of Natural History Monographs N. 2. Studies in Biodiversity. N. 2. 764 p.
- Cragg S.M. 1996. The phylogenetic significance of some anatomical features of bivalve veliger larvae // Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. J. Taylor (Ed.). Oxford University Press. P. 371–380.
- Dobzhansky Th. 1970. Genetics and the Origin of Species. New-York: Columbia University Press. 505 p.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2004. Early stage morphogenesis, taxonomy, and recapitulative phylogeny of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Proceedings of the XIXth International Congress of Zoology, August 23–27, 2004, Beijing, China. P. 69–70.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2005. Early stage morphogenesis: an approach to problems of taxonomy, phylogeny and evolution of the Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Acta Zoologica Sinica. V. 51. P. 1130–1140.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2006. Early stage morphogenesis of *Crenella decussata* and problems of taxonomy and phylogeny of the Crenellinae (Bivalvia: Mytilidae) // IX International Congress on Medical and Applied Malacology, October 17–20, 2006, Qingdao, China: Abstract Book. P. 86–87.
- 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 the United Kingdom. V. 69. P. 181–218.
- Goreau T.F., Goreau N.I., Soot-Ryen T., Yong C.M. 1969. On a new commensal mytilid (Mollusca: Bivalvia) opening into coelenteron of *Fungia scutaria* (Coelenterata) // Journal of Zoology, London. V. 158. P. 171–195.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.
- Habe T. 1981. Superfamily Mytilacea Rafinesque // A Catalogue of Molluscs of Wakayama Prefecture, the Province of Kii. I. Bivalvia, Scaphopoda and Cephalopoda. Special Publication Series of the Seto Marine Biological Laboratory, Kyoto University. V. 7. P. 44–54. [In Japanese].
- Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: University Illinois Press. 263 p.
- Kurozumi T. 2000. Family Mytilidae // Marine Mollusks in Japan. T. Okutani (Ed.). Tokyo: Tokai University Press. P. 863–877.
- Lubischev A.A. 1963. On some contradictions in general taxonomy and evolution // Evolution. V. 17. P. 414–430.
- Monteiro-Ribas W., Rocha-Miranda F., Romano R.C., Quintanilha J. 2007. Larval development of *Brachidontes solisianus* (Bivalvia: Mytilidae), with notes on differences between its hinge system and that of the mollusk *Perna perna* // Brazilian Journal of Biology. V. 66. P. 1–10.
- Ockelmann K.W. 1983. Description of mytilid species and definition of the Dacrydiinae n. subfam. (Mytilacea-Bivalvia) // Ophelia. V. 22. P. 81–123.
- Okutani T., Fujikura K., Sasaki T. 2003. Two new species of *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae) from methane seeps on the Kuroshima Knoll off the Yaeyama Islands, southwestern Japan // Venus. V. 62. P. 97–110.
- 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. P. 25–39.
- Queiroz K. 1992. Phylogenetic taxonomy // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 23. P. 449–480.
- Ramorino L.M., Campos B.M. 1983. Larvas y postlarvas de Mytilidae de Chile (Mollusca: Bivalvia) // Revista de Biología Marina, Valparaiso. V. 19. P. 143–192.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae // Hull Bulletins of Marine Ecology. V. 3. P. 72–104.
- Salas C., Gofas S. 1997. Brooding and non-brooding *Dacrydium* (Bivalvia: Mytilidae): a review of the Atlantic species // Journal of Molluscan Studies. V. 63. P. 261–283.
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1984. The systematics of suborder Mytiliina (Bivalvia) // Malacological Review. V. 17. P. 115–116.
- Schindewolf O.H. 1950. Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik. Stuttgart: Schweizerbart. 506 S.
- Siddall S. 1980. A clarification of the genus *Perna* (Mytilidae) // Bulletin of Marine Sciences. V. 30, N. 4. P. 858–870.
- Simpson G.G. 1953. The Major Features of Evolution. New York: Columbia University Press. 434 p.

- Simpson G.G.* 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia University Press. 247 p.
- Soot-Ryen T.* 1969. Superfamily Mytilacea Rafinesque, 1815 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6. Bivalvia. V. 1. R.C. Moore (Ed.). Geological Society of America and the University of Kansas. P. 271–281.
- Waller T.R.* 1998. Origin of the molluscan class Bivalvia and a phylogeny of major groups // Bivalves: Eon of Evolution. Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell. P.A. Johnston, J.W. Haggart (Eds.). Calgary: University of Calgary Press. P. 1–45.
- Wang Zhenrui.* 1997. Fauna Sinica. Phylum Mollusca. Order Mytiloida. Beijing: Science Press. 255 p.

Рис. 1. Личиночное и раннее ювенильное развитие *Crenella decussata*: **А**, правая створка первичного продиссоконха (PD-I) с ее внутренней стороны; **В**, детали провинкулюма; **С**, образование первичного (внутреннего) лигамента; **Д**, наружная сторона PD-I и начало формирования непиококонха (N); **Е**, ранняя макушка, постпровинкулюм и ювенильные зубы; **Ф**, скульптурные особенности PD-I и N; **Г**, общая форма N и расширенной лигаментной ямки; **Н**, детали постпровинкулярных зубов и лигаментной ямки. Масштабные линейки: **А, В, С, Д** – 30 мкм; **Е, Ф, Г, Н** – 50 мкм. Условные обозначения: 1, провинкулюм; 2, краевой валик; 3, передние провинкулярные зубы; 3а, передние остаточные (нефункционирующие) зубы провинкулюма; 4, задние провинкулярные зубы; 4а, задние остаточные зубы провинкулюма; 5, хондрофор; 6, ямка первичного лигамента; 7, седловина; 8, везикулярная скульптура PD-I; 9, начало образования раковины N; 10, передние ювенильные зубы; 11, макушка; 12, задние ювенильные зубы; 13, скульптура N из тонких коммаргинально-радиальных ребер (Cf+R); 14, передние новые зубы постпровинкулюма; 15, задние новые зубы постпровинкулюма.

Fig. 1. Larval and early postlarval development of *Crenella decussata*. **A**, right valve of the primary prodissoconch (PD-I) internally; **B**, provincular details; **C**, primary (internal) ligament formation; **D**, PD-I externally and appearance of the earliest nepioconch (N); **E**, original umbo, postprovinculum and juvenile teeth; **F**, sculpture of the PD-I and N; **G**, general outlines of the early N and widened pit of the primary ligament; **H**, details of the postprovincular teeth and ligamental pit. Scale bars for **A, B, C, D** – 30 µm; **E, F, G, H** – 50 µm. Numerals are: 1, provinculum; 2, marginal rim; 3, anterior provincular teeth; 3a, remains of the anterior provincular teeth; 4, posterior provincular teeth; 4a, remains of the posterior provincular teeth; 5, chondrophore; 6, pit of the primary ligament; 7, middle saddle; 8, vesicular sculpture of the PD-I; 9, the initial phase of N-formation; 10, anterior juvenile teeth; 11, umbo; 12, posterior juvenile teeth; 13, fine comarginal-radial riblets (Cf+R) of the N; 14, anterior new teeth of the postprovinculum; 15, posterior new teeth of the postprovinculum.

Рис. 2. Ювенильное и постювенильное развитие *Crenella decussata*. **А**, начальный этап формирования первичных латеральных зубов (L1); **В**, общая форма позднего N; **С**, общая форма и скульптура раннего диссоконха; **Д**, начальная фаза образования вторичных латеральных зубов (L2); **Е**, детали трансформации зубов L1 и формирования зубов L2; **Ф**, дефинитивная форма ямки первичного лигамента и начало редукции зубов L1; **Г**, образование вторичного лигамента и начальный этап редукция задних ювенильных зубов; **Н**, общая форма диссоконха и образование прекардинальных (C1) и псевдокренуляционных (Pc) зубов; **Ж**, морфоструктуры взрослого диссоконха (D-I). Масштабные линейки: **А, В** – 50 мкм; **С, Д, Е, Ф, Г** – 100 мкм; **Н** – 200 мкм; **Ж** – 300 мкм. Условные обозначения: 16, функциональные зубы L1; 16а, остаточные (нефункционирующие) зубы L1; 17, комаргинально-радиальная скульптура диссоконха; 18, функциональные зубы L2; 18а, остаточные зубы L2; 19, органикокарбонатный слой вторичного лигамента; 20, краевой валик ямки первичного лигамента; 21, кренуляционные зубы; 22, зубы Pc; 23, зубы C1. Остальные обозначения – см. Рис. 1.

Fig. 2. Juvenile and postjuvenile development of *Crenella decussata*. **A**, initial phase of formation of the primary lateral teeth (L1); **B**, general outlines of the late N; **C**, general outlines and sculpture of the early dissoconch; **D**, early development of the secondary lateral teeth (L2); **E**, details in transformation of the teeth L1 and development of the L2; **F**, definitive shape of ligamental pit and beginning of reduction of the L1; **G**, formation of the secondary ligament and reduction of the posterior postprovincular teeth; **H**, general outlines of the dissoconch and formation of precardinal (C1) and pseudocrenulative (Pc) teeth; **J**, morphostructures of the adult dissoconch (D-I). Scale bars for **A, B** – 50 µm; **C, D, E, F, G** – 100 µm; **H** – 200 µm; and **J** – 300 µm.

Numerals are: 16, functional teeth L1; 16a, remains of the L1-series; 17, coarse comarginal-radial ribs of dissoconch; 18, functional teeth L2; 18a, remains of the L2-series; 19, organic-

carbonaceous layer of the secondary ligament; 20, marginal rim of the primary ligamental pit; 21, crenulative teeth; 22, teeth Pc; 23, teeth C1. For others see Fig. 1.

Рис. 3. Морфоструктуры ювенильных и взрослых Crenellinae: **A**, *Crenella decussata*, 3.1 мм, Японское море; **B**, *Exosiperna rex*, 1.4 мм, Тиморское море; **C**, *Musculus nanus*, 1.2 мм, Южно-Китайское море; **D**, *Solamen spectabilis*, 1.6 мм, Восточно-Китайское море; **E**, *Musculus laevigatus*, 3.4 мм, Японское море; **F**, *Megacrenella columbiana*, 13 мм, Японское море.

Условные обозначения: 24, задний аддуктор и ретрактор; 25, передний аддуктор; 26, передний ретрактор; 27 полупогруженный вторичный лигамент; 28, наружный вторичный лигамент; 29, тонкая комаргинальная (Cf) скульптура N. Остальные обозначения – см. Рис.1 и 2.

Fig. 3. Morphostructures of juvenile and adult forms of the Crenellinae. **A**, *Crenella decussata*, 3.1 mm, the Sea of Japan; **B**, *Exosiperna rex*, 1.4 mm, Timor Sea; **C**, *Musculus nanus*, 1.2 mm, South China Sea; **D**, *Solamen spectabilis*, 1.6 mm, East China Sea; **E**, *Musculus laevigatus*, 3.4 mm, the Sea of Japan; **F**, *Megacrenella columbiana*, 13 mm, the Sea of Japan.

Numerals are: 24, posterior adductor and retractor; 25, anterior adductor; 26, anterior retractor; 27, “submersed” secondary ligament; 28, external secondary ligament; 29, fine comarginal sculpture (Cf) of the N. For others see Figs. 1 and 2.

Рис. 4. Морфоструктуры ювенильных и взрослых форм Crenellinae, Musculinae, Modiolinae, Dacryniinae и Lithophaginae [Evseev et al., 2005, с изменениями]: **A**, *Vilasina pillula*, 2.8 мм, Охотское море; **B**, *Gregariella coralliophaga*, 1.1 мм, Южно-Китайское море; **C**, *Musculus phenax*, 1.7 мм, Командорские о-ва, Берингово море; **D**, *Modiolus margaritaceus*, 4.2 мм, Японское море; **E**, *Dacrydium angulatum*, 3.2 мм, Японское море; **F**, *Lithophaga teres*, 21 мм, Южно-Китайское море. Условные обозначения: 30, передний баттресс; 31, задний баттресс. Остальные обозначения – см. Рис. 1-3.

Fig. 4. Morphostructures of juvenile and adult forms Crenellinae, Musculinae, Modiolinae, Dacryniinae and Lithophaginae [Evseev et al., 2005, with some changes]: **A**, *Vilasina pillula*, 2.8 mm, the Sea of Okhotsk; **B**, *Gregariella coralliophaga*, 1.1 mm, South China Sea; **C**, *Musculus phenax*, 1.7 mm, Kommandor Islands, Bering Sea; **D**, *Modiolus margaritaceus*, 4.2 mm, the Sea of Japan; **E**, *Dacrydium angulatum*, 3.2 mm, the Sea of Japan; **F**, *Lithophaga teres*, 21 mm, South China Sea. Numerals are: 30, anterior buttress; 31, posterior buttress. For others see Figs. 1-3.

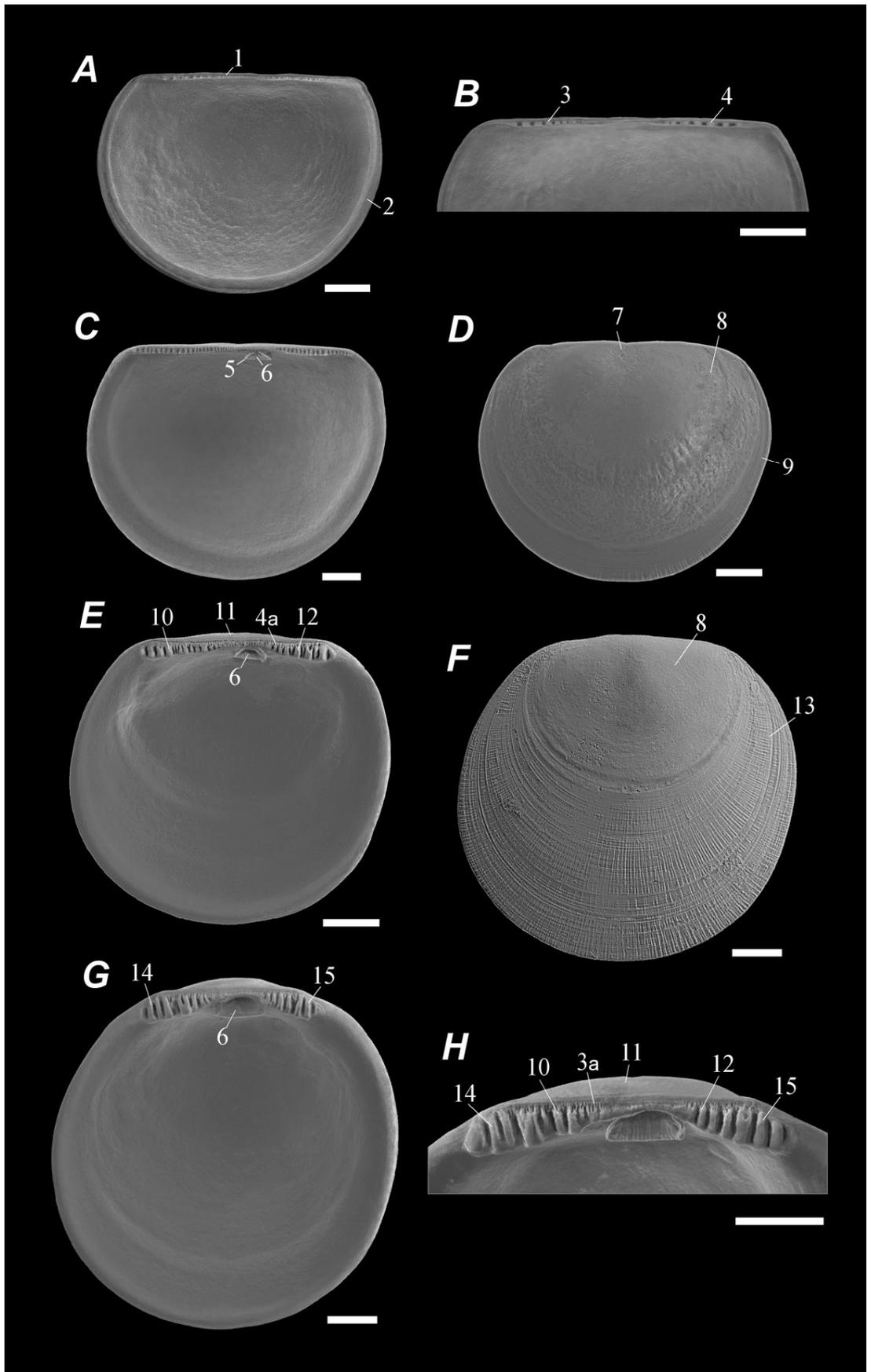


Рис. 1

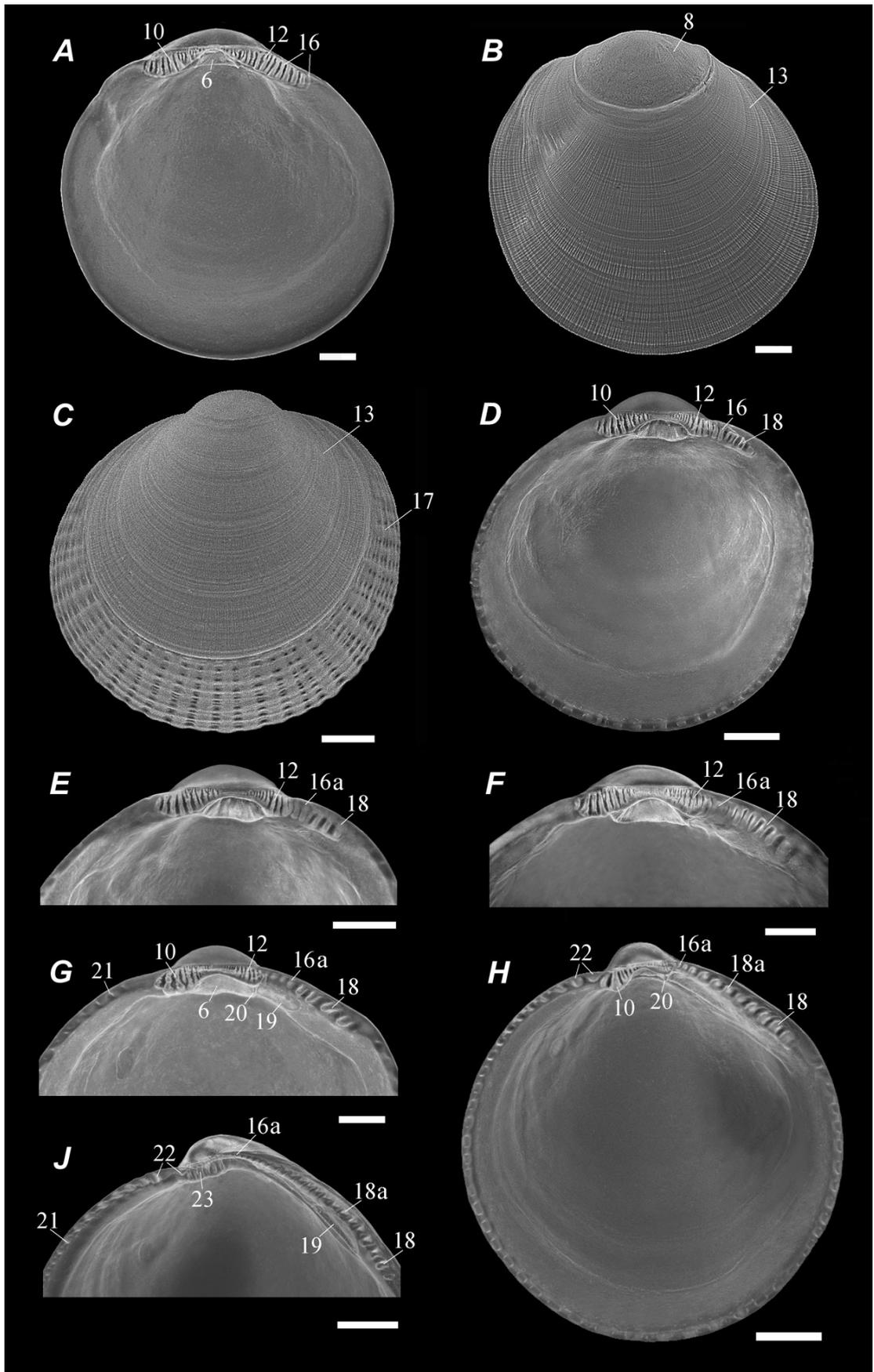


Рис. 2

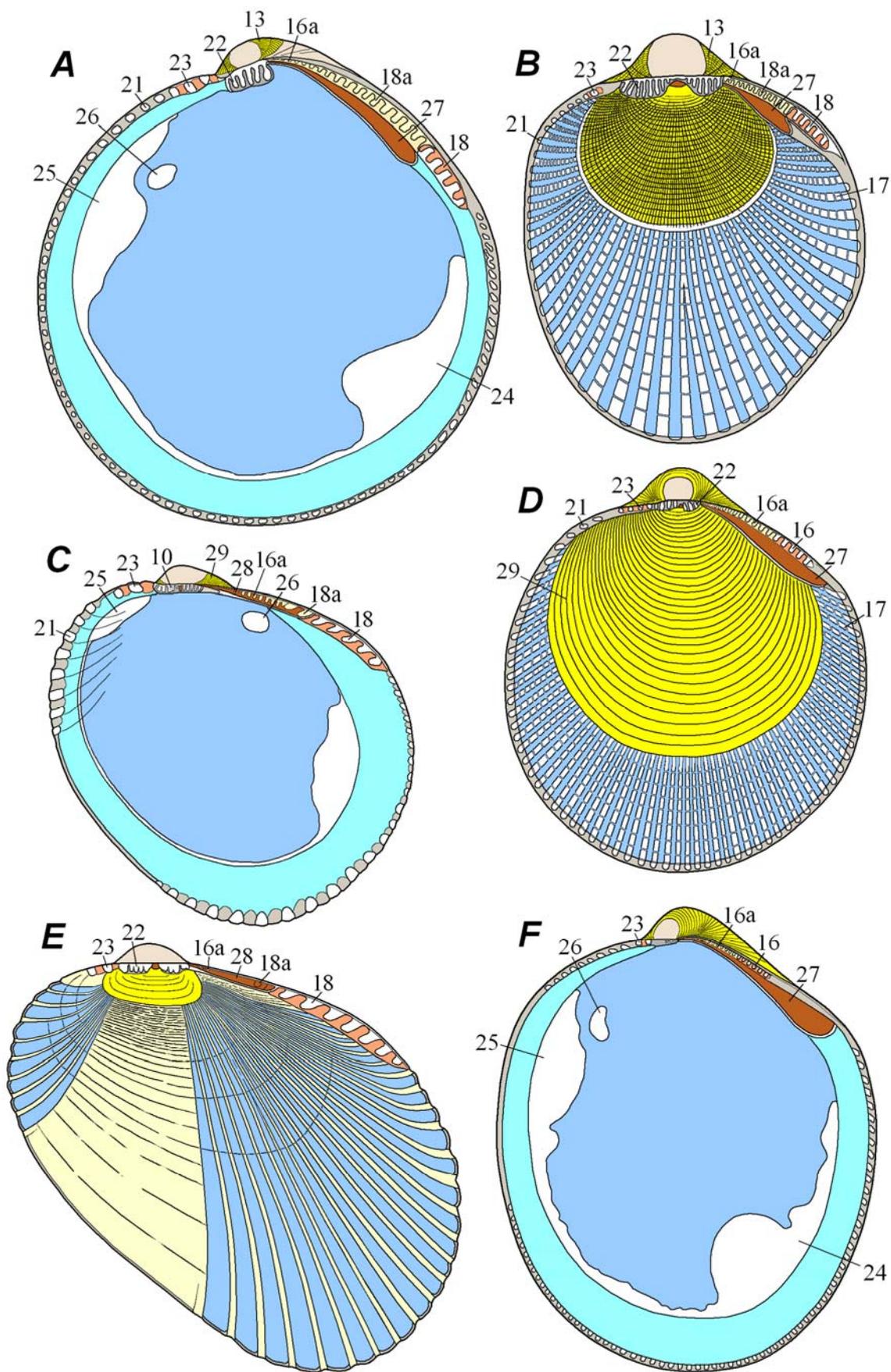


Рис. 3

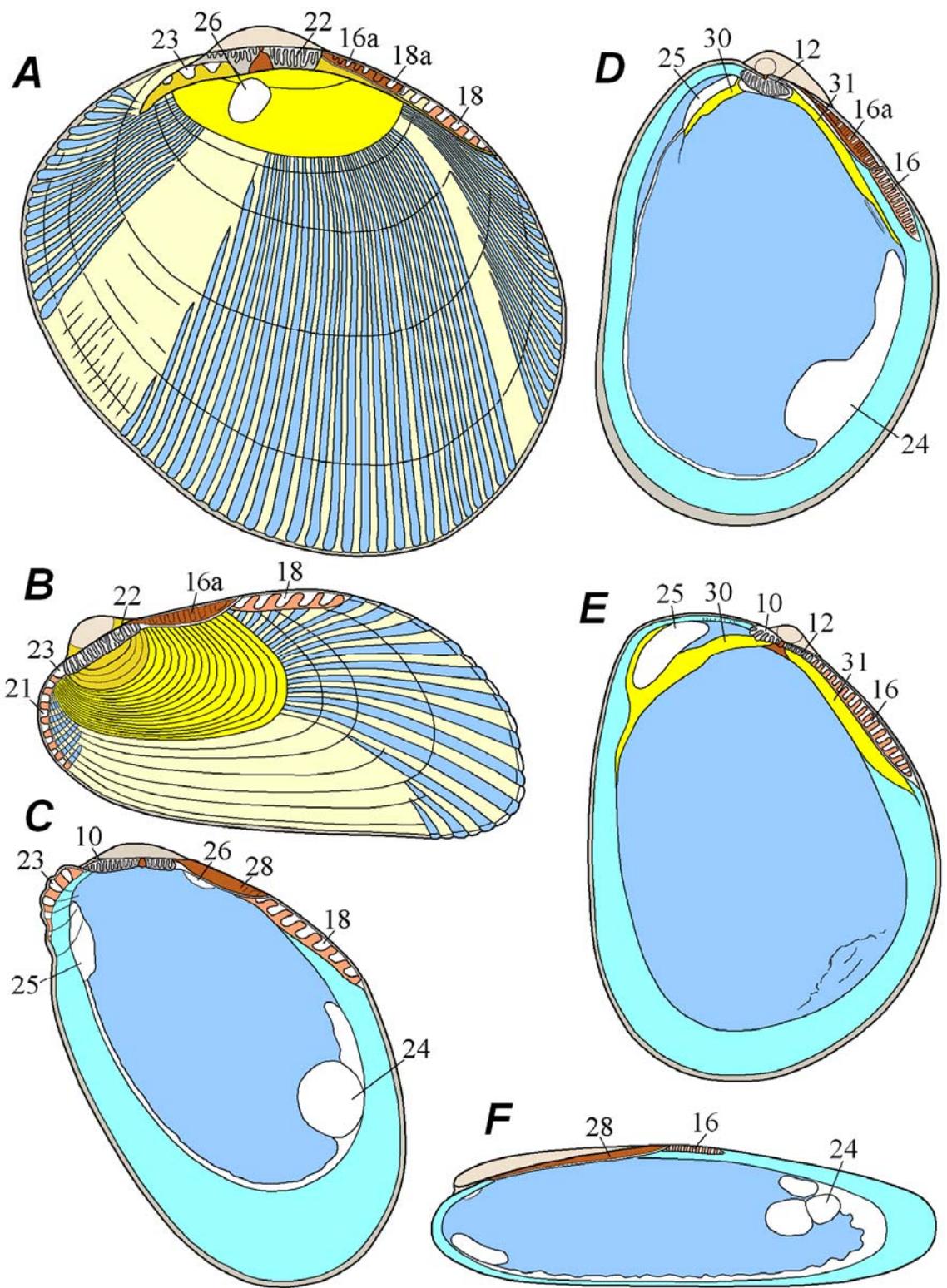


Рис. 4