

**Личиночные, ювенильные и взрослые *Turtonia minuta*
(*Bivalvia*: *Turtoniidae*) и сравнительная морфология
венероидных и венеридных таксонов
залива Петра Великого Японского моря**

Г.А. Евсеев, Н.К. Колотухина

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690059, Россия
e-mail: evseev.george2010@yandex.ru*

Изучали морфоструктуры замочной площадки венероида *Turtonia minuta*, прослеживания их от примордиального состояния на стадиях первичного (PD-I) и вторичного (PD-II) продиссоконха до стадий ювенильного (D-I) или взрослого (D-II) диссоконха. На основе сравнения трансформационных паттернов *T. minuta* с паттернами аналогичных стадий венероидов *Arctica islandica* и *Alveinus ojanus*, а также венеридных *Pitar morrhuanus*, *Saxidomus purpurata* и *Ruditapes philippinarum*, сделаны выводы: (а) морфоструктуры *T. minuta* по их очертаниям, топологии и происхождению не сопоставимы с морфоструктурами аналогичных стадий ни одного из рассматриваемых таксонов; (b) остальные таксоны на стадии PD-I образуют 2 группы; на D-I происходит отделение *A. islandica* от группы Pitarinae; на D-II сохраняются также 2 группы, из которых одна состоит из таксонов Pitarinae (Veneridae), другая – *R. philippinarum* (Tarpetinae) и *A. ojanus* (Kelliellidae); (c) морфоструктуры и их трансформационная изменчивость позволяют дифференцировать личиночные и ювенильные формы на таксоны высшей и низшей категорий ныне существующей системы.

Ключевые слова: *Turtonia minuta*, личиночные, ювенильные морфоструктуры.

**Larval, juvenile and adult *Turtonia minuta*
(*Bivalvia*: *Turtoniidae*) and comparative shell morphology
of the veneroid and venerid taxa
from Peter the Great Bay, Sea of Japan**

G.A. Evseev, N.K. Kolotukhina

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690059, Russia
e-mail: evseev.george2010@yandex.ru*

Provincular and post provincular morphostructures of the veneroid *Turtonia minuta* have been studied as sequential patterns, beginning with the primary (PD-I) and secondary (PD-II) prodissoconchs and ending with the juvenile (D-I) and adult (D-II) dissoconchs. Basing on comparative analysis of the morphostructures of *T. minuta* and their transformative patterns and patterns of identical stages of the veneroids (*Arctica islandica* and *Alveinus ojanus*) and venerids (*Pitar morrhuanus*, *Saxidomus purpurata* and *Ruditapes philippinarum*), the following results were obtained: (a) morphostructures of *T. minuta* are not homologous relative to any above-mentioned species; (b) the other taxa being on the stage PD-I can be divided in two groups; then, the *A. islandica* separated from the pitarines on the D-I, and on stage D-II, two groups remain invariant – Pitarinae and *R. philippinarum*+*A. ojanus*; (c) the morphostructural and transformative variability makes it possible to differentiate larval and juvenile forms into taxa of high or low categories of the current taxonomic system.

Key words: *Turtonia minuta*, provincular, post-provincular morphostructures.

Таксоны венероидного происхождения, к которым относят и *Turtoniidae*¹, отличаются от венеридных в большинстве случаев недоразвитостью или отсутствием раковинных морфоструктур, используемых в качестве таксономических признаков подсемейства и семейства [Скарлато, 1981; Ockelmann, 1964; Gould, 1977; Lutz et al., 1982; Bernard, 1989; Coan et al., 2000]. Для установления степени родства венероидных таксонов с венеридными обычно сравнивают их взрослые формы с подобными возрастными формами венеридных. При этом, в качестве сравнительных признаков используют или эти же морфоструктуры, характеризующие взрослое состояние скелетно-опорного органа, или дополняют их взрослыми признаками внутренних органов [Karpner, Bieler, 2004, 2006; Mikkelsen et al., 2006]. Однако среди взрослых венероидных могут быть крупные формы, внутренние органы которых соответствуют их размерно-возрастному состоянию, и мелкие формы, подобные *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780), у которых длина взрослой раковины не превышает 3–5 мм, а внутренние органы, как и их опорно-скелетный орган, находятся в ювенильном состоянии [Oldfield, 1955; Evseev et al., 2004a, b]. Помимо этого, у большинства мелких форм могут быть и специализированные органы для вынашивания и выкармливания молоди или органы неизученного назначения [Касьянов и др., 1983; Morton, 1977, 1986]. Поскольку висцеральные органы, тем более гипоморфные, а также

морфоструктуры личиночной и ювенильной раковины крупных форм, не являются таксономическими признаками, то и на комплексной основе дефинитивных признаков установить анцестрално-децестралные отношения между венероидными и венеридными таксонами и, следовательно, найти им место в ныне существующих таксономических системах *Bivalvia*, обычно не удается.

Объекты нашего изучения – личиночные, ювенильные и взрослые формы *T. minuta* – эпибионта амфибореального распространения, образующего массовые поселения в сублиторали открытых бухт зал. Петра Великого, северо-западного побережья Японского моря, южной части о-ва Сахалин, а также на литорали и в сублиторали Курильских островов. Молодь *T. minuta* вынашивается в капсулах, прикрепленных к водорослям [Матвеева, 1976, 1979]. Процесс их формирования детально описан Олдфилдом [Oldfield, 1963] и дополнен наблюдениями Окельмана [Ockelmann, 1964]. В работах этих же авторов можно найти не менее детальные сведения и по анатомии внутренних органов этого вида. Вместе с тем, какие-либо материалы по морфологическим особенностям личиночных и ювенильных стадий *T. minuta* в вышеуказанных и других работах отсутствуют.

Цель нашей работы – используя морфоструктурные характеристики личиночных, ювенильных и взрослых стадий *T. minuta* и сравнитель-

¹ В современных системах двустворчатых моллюсков, этот таксон рассматривают как подсемейство *Turtoniinae* W. Clark, 1855 или как подтрибу *Turtoniina* в трибе *Meretricini* J. Gray, 1847 подсемейства *Meretricinae* в составе семейства *Veneridae* Rafinesque, 1815 (*ред.*).

ные материалы по онтогенетическим паттернам ряда видов венероидного и венеридного происхождения, установить гомологию и взаимоотношения

морфоструктур замочной площадки и показать их роль и значение для таксономии, филогении и понимания механизмов эволюционного развития.

Материалы и методы

В качестве материала при изучении *T. minuta* были использованы бентосные пробы, собранные во время экспедиционных работ в бухтах зал. Петра Великого и Посъета (Японское море) в 2001, 2002 и 2009 гг., а также в прибрежной зоне островов Кунашир и Шикотан (Охотское море) в 1992 и 1995 гг. Пробы добывали на глубинах моря от 2–3 до 15–20 м водолазным способом или с помощью небольшой ручной драги, снимавшей поверхностный слой донных отложений толщиной около 1–2 см. Помимо грунта, собирали также фрагменты водорослевых талломов, на которых могли быть эпибионтные моллюски и их капсулы для вынашивания молоди [Скарлато, 1976, 1981]. В качестве сравнительных материалов использовали как литературные данные по личиночным и ювенильным формам двустворчатых моллюсков из других районов Мирового океана, так и пробы планктона и бентоса, собранные в зал. Петра Великого.

В лабораторных условиях планктон осаждали 5% раствором формалина с последующей рефиксацией в этаноле. Пробы грунта отмывали через стандартный набор сит с минимальным размером ячеек 250 мкм и разбирали под биноклем. Идентификацию личиночных форм проводили под оптическими микроскопами. В ходе подготовки материалов к сканирующей электронной микроскопии, личиноч-

ные и ювенильные раковины удовлетворительной сохранности очищали от периостракума и мягких тканей в 5% растворе гипохлорита натрия, контролируя состояние морфоструктур под биноклем.

Основой для таксономической идентификации личиночных, ювенильных и взрослых форм послужили работы Риса [Rees, 1950], Голикова и Скарлато [1967, 1971], Скарлато [1981], Хабе [Habe, 1977], Танаки [Tanaka, 1979a, 1981a, 1982a, b, c], Гудселл и ее соавт. [Goodsell et al., 1992] и Коэна и его соавт. [Coan et al., 2000]. Из этих же работ заимствована и терминология взрослых морфоструктур венеридного происхождения, их измеряемые параметры и условные обозначения (рис. 1D). Для личиночных, ювенильных и взрослых морфоструктур Turtoniidae, а также личиночных и ювенильных правой створки раковины таксонов, используемых в сравнительных целях (Arcticiidae, Kelliellidae и Veneridae), предложена номенклатура и, соответственно, ее обозначения (рис. 1A–C), отличающиеся некоторыми деталями от существующей у венеридных и венероидных взрослых форм [Коробков, 1954; Le Pennec, 1980; Webb, 1987; Sakai, Sekiguchi, 1992; Cosel, Salas, 2001; Kimura et al., 2004]. Однако номенклатура левой створки сравниваемых таксонов на данном этапе изучения оставлена без изменений.

Результаты

Морфологическая характеристика *Turtonia minuta*

Первичный продиссоконх (PD-I). При длине его 90–110 мкм (рис. 2А) форма близка к овальной, передний край слабо заострен по сравнению с задним, дорсальный прямой или с небольшой седловиной в центральной части. Макушка не выражена. Провинкулюм в виде тонкого и почти прямолинейного валика. При длине раковины 130–160 мкм (рис. 2В) под его центральной частью различаются зачатки первичного лигамента **lc**, состоящего из небольшой тригональной ямки, внутри которой находится резилиумный слой, и валиков, окружающих ямку сзади, вентрально и спереди. В ходе последующих трансформаций (рис. 2С) при длине раковины 190–230 мкм валики образуют выступ – хондрофор, а лигаментная ямка, расположенная на его дорсальной стороне, приобретает линзовидные очертания. Провинкулюм правой створки на этом этапе развития заметно утолщен. В его передней части появляются зачатки зуба **a0**. Задний зуб **b0** (рис. 4А, 283) начинает формироваться позже, когда длина PD-I достигает 250–300 мкм. Наружная поверхность у таких экземпляров (рис. 3А, 288) обычно выглядит шероховатой или гладкой, без ростовых линий и скульптурных элементов. У некоторых экземпляров может быть срединная седловина.

Вторичный продиссоконх (PD-II). Общая форма раковины овально-безмакушечная, как и в предшествующую стадию. Наружная поверхность (рис. 3А, 372) отделена от PD-I отчетливым желобком и несет прерывисто-тонкие ростовые линии. На ши-

роком провинкулюме левой створки (рис. 3В, 307) линзовидно-удлиненный передний зуб **c1**. Продольная ось его по отношению к провинкулярной линии наклонена постерально на угол около 30°, а дистальное окончание переходит в прямой и длинный валик. Задний зуб **d1** ромбовидный и короткий. Хондрофор по длине занимает почти третью часть провинкулюма. На правой створке передний зуб **a1** линзовидный и наклоненный постерально, но в отличие от левостороннего, более тонкий и короткий, слабо выпуклый вентрально. К его дорсальной стороне примыкает ямка зуба **c1**. Задний зуб **b1** также тонкий и немного выпуклый, но наклонен на угол около 30° антерально. С дорсальной стороны его расположена ямка зуба **d1**.

Ранний диссоконх (D-I). На ранних этапах ювенильного развития этой стадии, когда длина раковины не превышает 350–400 мкм (рис. 3А, 372), форма раковины от тригонально-округленной до яйцевидной, макушка обычно не выражена или очень низкая. Наружная поверхность у одних экземпляров покрыта низкими и слабо различимыми комаргинальными валиками или только ростовыми линиями, у других – валики могут быть высокие и отчетливые, расположенные через 7–10 мкм. Передний зуб левой створки (рис. 3В, 325) трансформируется в тонкий и удлиненный валик, к дистальному концу которого прирастает более утолщенный валик **c2**. Под этими зубами и с вентральной стороны провинкулюма формируется широкая линзовидная площадка, продолжающаяся постерально до хондрофора.

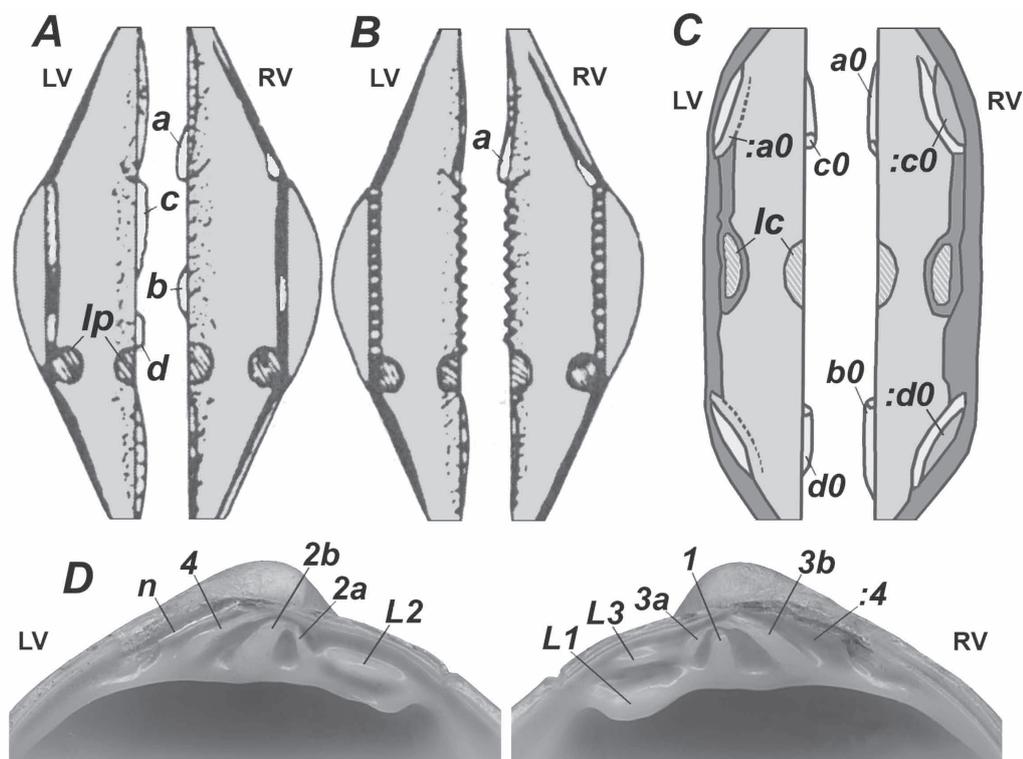
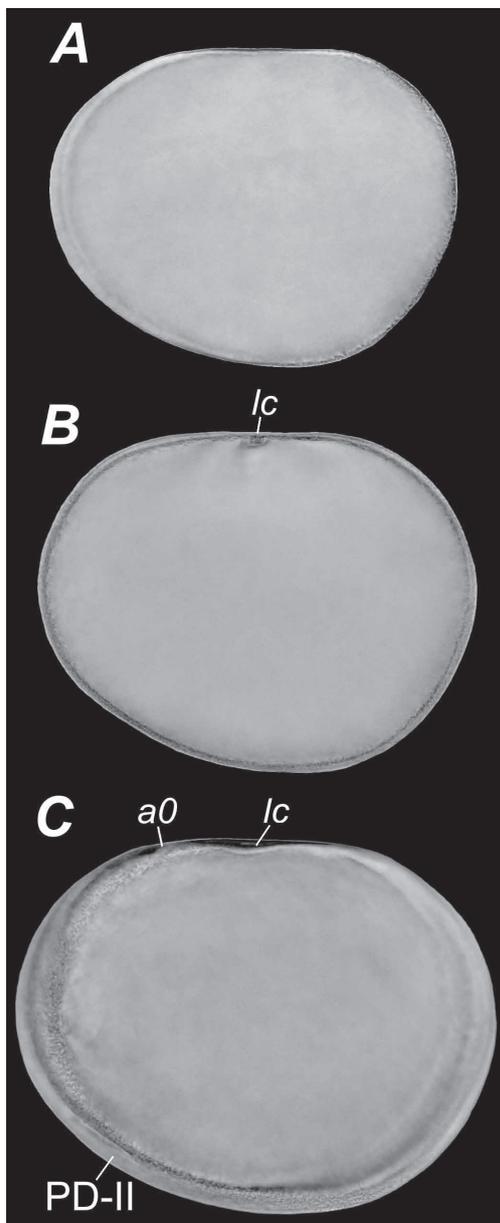


Рис. 1. Номенклатура и условные обозначения морфоструктур замочной площадки личиночных венерид (A, B; по Rees, 1950, с изменениями), ювенильных *Turtonia minuta* (C) и взрослых венерид Tapetinae (D): a, a0 – передний зуб правой створки (RV); b, b0 – задний зуб RV; c, c0 – передний зуб левой створки (LV); d, d0 – задний зуб LV; lc – лигаментная ямка центрального расположения; lp – лигаментная ямка заднего расположения; L1 – передне-вентральный латеральный зуб RV; L2 – передний латеральный зуб LV; L3 – передне-дорсальный латеральный зуб RV; n – нимфа вторичного лигамента; :a – ямка зуба переднего зуба RV; :c – ямка переднего зуба LV; 1 – вентральный кардинальный зуб RV; 2a – передняя часть кардинального зуба 2 LV; 2b – задняя часть кардинального зуба 2 LV; 3a – передняя часть кардинального зуба 3 RV; 3b – задняя часть кардинального зуба 3 RV; 4 – задний кардинальный зуб LV; :4 – ямка заднего кардинального зуба LV.

Fig. 1. Nomenclature and symbols of venerid provincular morphostructures (A, B; after Rees, 1950, with modification), post-provincular morphostructures the *Turtonia minuta* (C) and adult morphostructures a venerid Tapetinae (D): a, a0 – anterior tooth of right valve (RV); b, b0 – posterior tooth of RV; c, c0 – anterior tooth of left valve (LV); d, d0 – posterior tooth of LV; lc – central pit of primary ligament; lp – posterior pit of primary ligament; L1 – antero-ventral lateral tooth of RV; L2 – anterior lateral tooth of LV; L3 – antero-dorsal lateral tooth of RV; n – nymphal ridge of secondary ligament; :a – pit of anterior tooth of RV; :c – pit of anterior tooth of LV; 1 – ventral cardinal tooth of RV; 2a – anterior part of cardinal tooth of LV; 2b – posterior part of cardinal tooth of LV; 3a – anterior part of cardinal tooth of RV; 3b – posterior part of cardinal tooth of RV; 4 – posterior cardinal tooth of LV; :4 – pit of posterior cardinal tooth of LV.

Задний зуб также состоит из двух частей – утолщенной исходной (d1) и более широкой дистальной (d2), в средней части которой различается про-

дольный желобок. Части соединены сужающимся перешейком. Передний зуб правой створки (рис. 3C, 377) состоит из клиновидной исходной части a1 и греб-



невидного новообразования **a2**, присоединенного к ее вентральной стороне. Между зубом **a1** и передне-дорсальным краем диссоконха расположена ямка зуба **c1**. Задний зуб трансформирован также в гребневидную форму **b2**, но более короткую и низкую, по сравнению с

Рис. 2. Общая форма первичного продиссоконха (PD-I) и примордиальные морфоструктуры правой створки *Turtonia minuta* на препаратах световой микроскопии (вынашивающая капсула, Уссурийский залив, 2010 г., материалы А.В. Чернышова); PD-II – начало формирования вторичного продиссоконха. Остальные условные обозначения – см. рис. 1.

Fig. 2. General outlines and primordial morphostructures of the primary prodissoconch (PD-I) of *Turtonia minuta* under light microscopy of RV (a brooding capsule, Ussuriysky Bay, 2010, materials of A.V. Chernyshev); PD-II – the initial stage of secondary prodissoconch. For other symbols, see Fig. 1.

передним зубом **a2**. Ямкой для зуба **b2** очевидно является небольшая площадка между зубами **d1** и **d2**, образованная сужением перешейка.

При длине диссоконха 400–800 мкм форма его сохраняет овально-яйцевидные очертания (рис. 3А, 591, 796). Макушка выступающая, но низкая и широкая, занимает центральное положение или немного сдвинута кпереди. Поверхность покрыта коричневатым периостракумом, под которым различаются комаргинальные валики. У некоторых экземпляров, собранных в живом состоянии, поверхностный слой диссоконха под периостракумом несет следы гидрохимической эрозии. В задней части замочной площадки левой створки (рис. 3В, 473) сохраняются остатки первичного зуба **d1**. Однако зуб **d2** заметно увеличивается в высоту и приобретает гребневидные очертания. В ходе дальнейшего развития (рис. 3В, 639) зуб **d2** трансформируется во внутренний валик краевого (фланцевого) замка. В передней части замочной площадки (рис. 3В, 473) зуб **c2** исчезает, а позади зуба **c1** формируется сравнительно широкий новый зуб **c3**. Затем

(рис. 3В, 639), на площадке под зубом **c3** начинается образование второго нового зуба **c4**. На правой створке диссоконха (рис. 3С, 434) передний зуб **a2** приобретает гребневидные очертания, подобно заднему **d2**. Задний зуб **b2** преобразуется в площадку, постерально и антерально ограниченную широкими валиками с уплощенной вершиной. Позади зуба **b2** появляется краевой наружный валик фланцевого замка – **b3**. На следующем этапе (рис. 3С, 792) на передне-вентральной стороне зуба **a2** формируется вырез, а сам зуб из гребневидного трансформируется в двухлопастной, состоящий из расширенно-утолщенной задней части (**a2**) и сужающейся передней (**a3**). Под этим двухлопастным новообразованием появляется новая площадка с еще одним новым зубом **v1**.

Поздний диссоконх (D-II). Для общей формы диссоконха длиной более 800–1000 мкм характерны овально-удлиненные очертания, с плавно округленным передним краем, умеренно выпуклыми вентральным и задне-дорсальным (рис. 3А, 1410). Задний край, по сравнению с передним, немного за-

острен. Макушка прозогирная и высокая. Наружная поверхность покрыта коричневатым или желтоватым периостракумом, под которым можно обнаружить скульптуру из регулярных комаргинальных валиков. На внутренней стороне левой створки (рис. 3В, 973) передне-центральную часть постпровинкулюма занимает недоразвитый зуб **c3**. Под ним находится широкая зубная площадка, несущая двухлопастный зуб **c4+c5**, ямку зуба **v1**, расположенную между его лопастями с их вентральной стороны, и ямку зуба **a2+a3**, отделяющую дорсально зуб **c4+c5** от постпровинкулюма и плезиоморфного зуба **c3**. Позади зубной площадки начинается внутренний валик фланцевого замка, образующий вентральный край постпровинкулюма и продолжающийся к заднему краю диссоконха. На замочной площадке правой створки (рис. 3С, 1303) – два зуба (**a2+a3** и **v1**), разделенные ямкой левостороннего зуба **c4+c5**. Аналогичное строение постпровинкулюма сохраняется и у более крупных раковин, наибольшая длина которых 3200–3600 мкм.

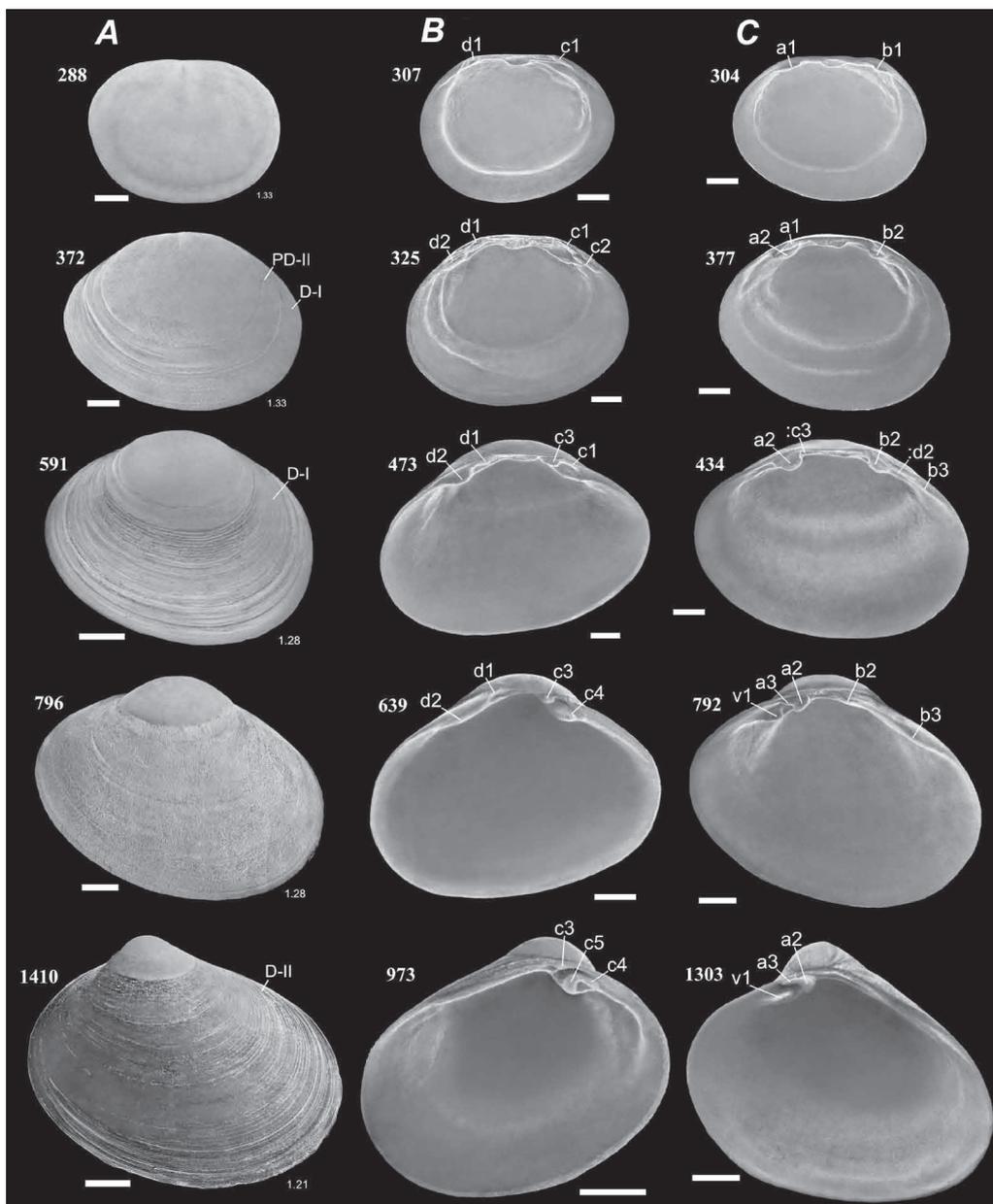
Сравнительная морфология структур замочной площадки

Помимо Turtoniidae, к таксонам венероидного происхождения относят Arcticidae, Kelliellidae, Trapezidae, Vesicomuidae, Petricolidae и ряд других семейств или надсемейств, объединенных в подотряд Venerina [Скарлато, Старобогатов, 1972; Скарлато, 1981; Franc, 1960; Nabe, 1977; Coan et al., 2000]. Вместе с тем, литературные материалы по ранним стадиям как венероидных форм, так и венеридных довольно скудны, а имеющиеся нередко содержат схематичные рисунки лишь общих очертаний форм

или неотчетливые фотоизображения оптической микроскопии, малопригодные для сопоставления их с электронно-микроскопическими. В связи с этим, число сравниваемых видов ограничено двумя венероидными – *Arctica islandica* (L., 1758) (Arcticidae) и *Alveinus ojanus* (Yokoyama, 1927) (Kelliellidae), и тремя венеридными – *Pitar morrhuanus* (Dall, 1902) и *Saxidomus purpurata* (Sowerby II, 1852) (Veneridae: Pitarinae) и *Ruditapes philippinarum* (A. Adams et Reeve, 1850) (Veneridae: Tapetinae).

Первичный продиссоконх (PD-I). На этой стадии провинкулом венероидного *A. islandica* (рис. 4В, 123), в отличие от *T. minuta* (рис. 2, 130–160), выглядит как тонкий и гладкий валик, не имеющих ни зубов, ни лигаментной ямки или хондрофора. Вместе с тем, на про-

винкуломе венеридного *P. morrhuanus* (рис. 4С, 110) начинает формироваться передний зуб **a** и уже выражены задний **b** и небольшая ямка первичного лигамента **lp**. Подобная дифференциация общего плана провинкулярного строения PD-I может рассматриваться



как начальная стадия морфологической диверсификации. В этом контексте, признаки *T. minuta*, представленные зубами **a0** и **b0**, а также хондрофором центрального расположения **lc**, не могут рассматриваться как гомологичные по отношению к признакам *P. morrhuanus*: зубу **a** – по форме, зубу **b** – по форме и местоположению, **lp** – по строению и местоположению. При сравнении признаков *T. minuta* и *P. morrhuanus* с признаками стадии PD-I *A. islandica* негомологичным оказывается беззубчатый провинкулюм последнего таксона.

Вторичный продиссоконх (PD-II). На провинкулюме *A. islandica* (рис. 4В, 256) появляется передний зуб **a**, задний зуб **b** и широкая ямка первичного лигамента **lp**, а над провинкулюмом формируется макушка. Провинкулюм *P. morrhuanus* (рис. 4С, 188), в отличие от *A. islandica*, наследует морфоструктуры предшествующей стадии, и над ним также образуется макушка. Следовательно, если сравнивать эти таксоны на стадии PD-II, то формирующиеся

провинкулярные морфоструктуры венероида *A. islandica* отличаются от венеридных *P. morrhuanus* лишь несущественными деталями. Однако морфоструктуры *T. minuta* (рис. 4А, 304), как и предшествующей стадии, не сопоставимы с венеридными.

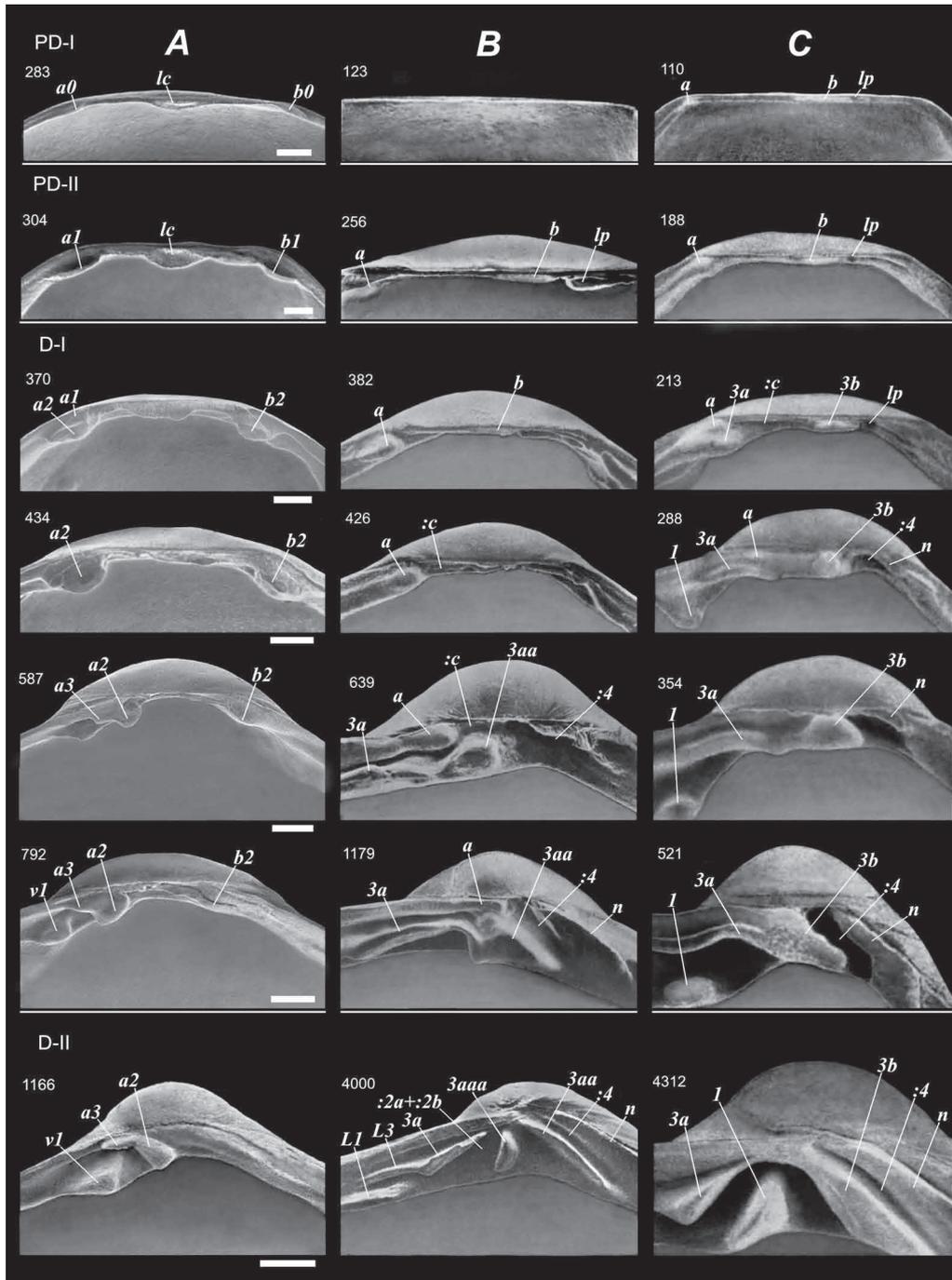
Провинкулюм венероидного таксона *A. ojanus* (рис. 5А, 206) несет 8–10 зубов таксодонтного типа, заметно выраженную ямку первичного лигамента **lp** и примордиальный передний зуб **a**. По форме этот зуб – узкий и немного искривленный валик, начинающийся вблизи первого таксодонтного зуба и продолжающийся антерально вдоль внутренней границы переднедорсального края продиссоконха. По топологии он мало чем отличается от аналогичного зуба других таксонов. Однако провинкулюм *A. ojanus* несет таксодонтный зубной ряд, что существенно отличает этот таксон от *T. minuta*, *A. islandica* и *P. morrhuanus*. По этому признаку *A. ojanus* можно сравнивать лишь с *R. philippinarum* (рис. 5В, 210),

Рис. 3. Общая форма и морфоструктуры PD-I, вторичного продиссоконха (PD-II), ювенильного диссоконха (D-I) и взрослого диссоконха (D-II) *Turtonia minuta* с наружной стороны (А) и с внутренней стороны левой (В) и правой (С) створок: **a1, a2, a3** – последовательность трансформационных морфоструктур переднего поля RV; **b1, b2, b3** – последовательность трансформационных морфоструктур заднего поля RV; **c1, c2, c3, c4, c5** – последовательность трансформационных морфоструктур переднего поля LV; **d1, d2** – последовательность трансформационных морфоструктур заднего поля LV; **v1** – вентральный зуб переднего поля RV. Цифры с левой стороны раковины – ее длина, мкм, под передним краем раковин ряда А – отношение длины раковины к ее высоте. Масштаб: А 288, 372; В 307, 325, 473; С 304, 377, 434 – 50 мкм; А 591, 796, В 639, С 792 – 100 мкм; А 1410, В 973, С 1303 – 200 мкм.

Fig. 3. General shell outlines and morphostructures of PD-I, secondary prodissoconch (PD-II), juvenile dissoconch (D-I) and adult dissoconch (D-II) of *Turtonia minuta* externally (A), left (B) and right (C) valves internally: **a1, a2, a3** – sequence of transforming morphostructures of the anterior morphogenetic field RV; **b1, b2, b3** – sequence of transforming morphostructures of the posterior morphogenetic field RV; **c1, c2, c3, c4, c5** – sequence of transforming morphostructures of the anterior morphogenetic field LV; **d1, d2** – sequence of transforming morphostructures of the posterior morphogenetic field LV; **v1** – ventral tooth of the anterior morphogenetic field RV. Numerals on the left of shells are length, μm and on the right and bottom of shells of row A – the ratio of length to height. Scale bars: A 288, 372; B 307, 325, 473; C 304, 377, 434 – 50 μm ; A 591, 796, B 639, C 792 – 100 μm ; A 1410, B 973, C 1303 – 200 μm .

на провинкуломе которого, помимо таксодонтного ряда, выражены также передний зуб **a** и лигаментная ямка **lp**.

Провинкулом PD-II некоторых венеридных таксонов, например *S. purpurata* (рис. 5C, 215), может нести нерегуляр-



ные микроструктурные зубы (incipient по Rees [1950]). Подобные таксоны по общим признакам (форма и топология переднего зуба **a** и лигаментной ямки **lp**) сходны с *A. islandica* и *P. morrhuanus*, а также *A. ojanus* и *R. philippinarum*, но по нетаксономному ряду провинкулярных зубов и образованию в ходе последующего развития заднего личиночного зуба **b** они сопоставимы только с *A. islandica* и *P. morrhuanus*.

Таким образом, на провинкулюме *A. islandica*, *P. morrhuanus* и *S. purpurata* в качестве гомологичных морфоструктур PD-II могут рассматриваться передний (**a**) и задний (**b**) зубы, лигаментная ямка (**lp**), а на провинкулюме *R. philippinarum* и *A. ojanus* – передний зуб (**a**) и таксономный зубной ряд. Провинкулюм *T. minuta* несет передний (**a0**) и задний (**b0**) зубы, лигаментную ямку (**lc**), но ни одна из этих морфоструктур по форме, расположению и конфигурации не является гомологичной по отношению к морфоструктурам остальных рассматриваемых таксонов. Следовательно, на стадии PD-II одну из филогенетических линий образуют Turtoniidae, а две другие – венеридные таксоны, различающиеся по присутствию-отсутствию заднего зуба и таксономного зубного ряда.

Ранний диссоконх (D-I). Постпровинкулярное развитие *A. islandica* (рис. 4В, 382) начинается с трансформации переднего зуба **a** в бульбообразное расширение. При этом задний зуб **b** остается в провинкулярно-неизменном состоянии. У переднего зуба *P. morrhuanus* (рис. 4С, 213) расширение уже существует, но к нему вентрально прирастает утолщенный и слабо искривленный новый зуб **3a**. Задний зуб **3b** также заметно увеличивается в ширину и высоту. В ходе последующих трансформаций (рис. 4С, 288, 354) зуб **3a**, удлиняющийся постерально, искривляется дугообразно, но на полпути к заднему зубу рост его прекращается. Под зубом **3a** формируется новая площадка, а на ней – еще один новый зуб **1**. Задний зуб *P. morrhuanus* приобретает трапециевидные очертания. Позади лигаментной ямки появляется нимфа вторичного лигаменты **n**.

Однако на постпровинкулюме *A. islandica* (рис. 4В, 426, 639) передний зуб **a** утолщается антеро-дорсально, сливаясь с краевым утолщением диссоконха, а удлиняется антерально, в отличие от аналогичного зуба *P. morrhuanus*. Новый передний зуб **3a** формируется, как и у *P. morrhuanus*, вентрально и субпарал-

Рис. 4. Трансформационные паттерны морфоструктур замочной площадки венероидных и венеридных таксонов и их общие (идентично обозначенные) и отличительные особенности: **A** – *Turtonia minuta*, зал. Петра Великого, 2002 г.; **B** – *Arctica islandica* [Lutz et al., 1982]; **C** – *Pitar morrhuanus* [Goodsell et al., 1992]; **3aa** – вторичный зуб, образованный путем удлинения кардинального зуба **3a**; **3aaa** – третичный зуб, образованный путем бифидного разделения зуба **3aa**. Остальные обозначения – см. рис. 1 и 3. Масштаб: **A 283, 304** – 20 мкм; **A 370, 434** – 30 мкм; **A 587, 792** – 50 мкм; **A 1166** – 100 мкм.

Fig. 4. Transformative patterns of the veneroid and venerid hinge morphostructures and their common (identically designated) and distinctive features: **A** – *Turtonia minuta*, Peter the Great Bay, 2002; **B** – *Arctica islandica* [Lutz et al., 1982]; **C** – *Pitar morrhuanus* [Goodsell et al., 1992]; **3aa** – secondary tooth formed by elongation of the cardinal tooth **3a**; **3aaa** – tertiary tooth formed by bifide separation the **3aa**. For other symbols, see Figs. 1 and 3. Scale bars: **A 283, 304** – 20 μm; **A 370, 434** – 30 μm; **A 587, 792** – 50 μm; **A 1166** – 100 μm.

лельно по отношению к зубу **a** и состоит из передней и задней (**3aa**) части, соединяющихся узким перешейком. Вместе

с тем, массивная задняя часть здесь не связана с задним личиночным зубом **b**, на месте которого широкая ямка гипер-

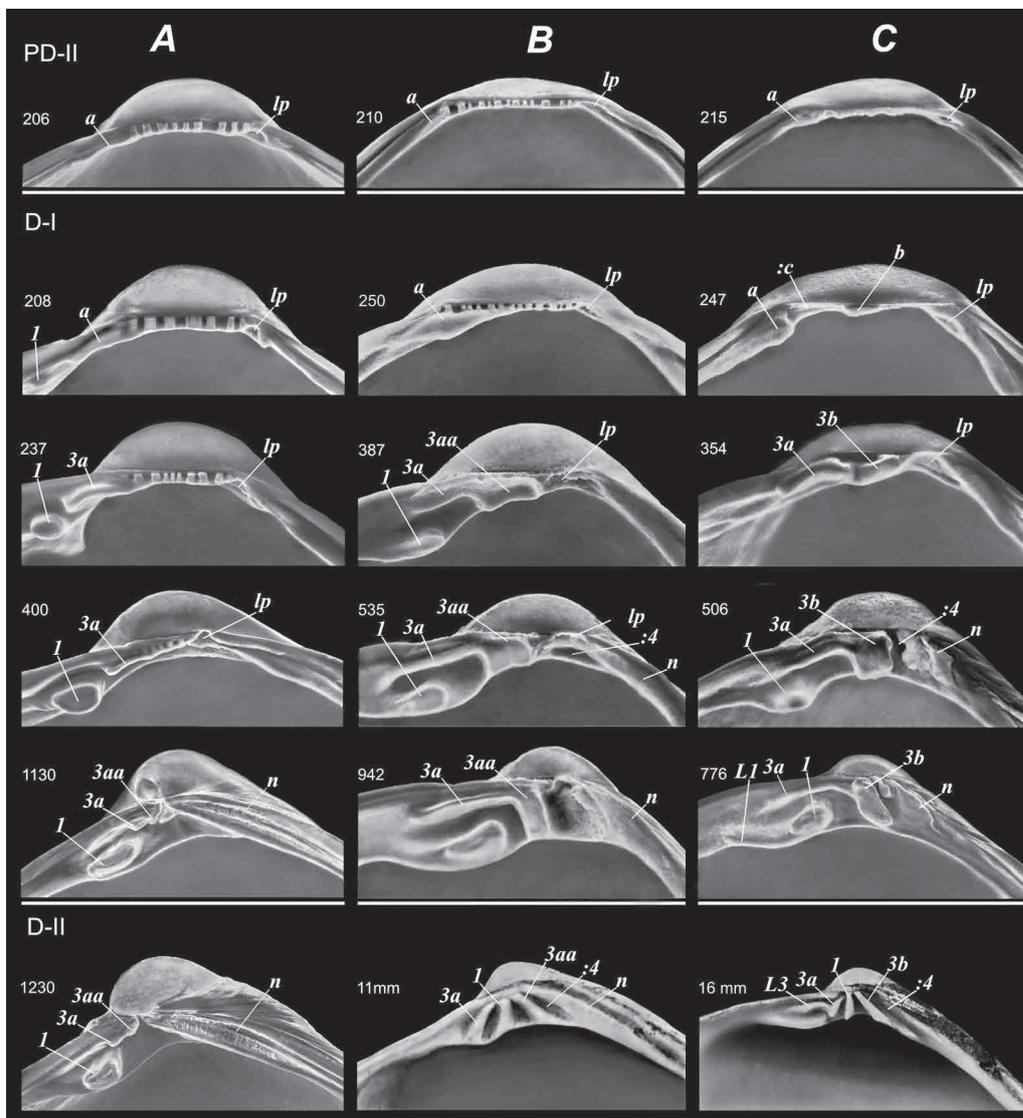


Рис. 5. Трансформационные паттерны морфоструктур замочной площадки венероидных и венеридных таксонов и их общие (идентично обозначенные) и отличительные особенности: **A** – *Alveinus ojanus*, зал. Петра Великого, 2002 г.; **B** – *Ruditapes philippinarum*, зал. Петра Великого, 2004 г.; **C** – *Saxidomus purpurata*, зал. Петра Великого, 2004 г. Остальные обозначения – см. рис. 1 и 4.

Fig. 5. Transformative patterns of the veneroid and venerid hinge morphostructures and their common (identically designated) and distinctive features: **A** – *Alveinus ojanus*, Peter the Great Bay, 2002; **B** – *Ruditapes philippinarum*, Peter the Great Bay, 2004; **C** – *Saxidomus purpurata*, Peter the Great Bay, 2004. For other symbols – see Figs. 1 and 4.

морфного зуба **c** левой створки. Постерально по отношению к ямке этого зуба и под лигаментной ямкой с остатками резилиума находится ямка зуба **4**, который, в отличие от аналогичного зуба *P. morrhuanus*, на данном этапе развития занимает горизонтальное положение. Личиночный зуб **c** на постпровинкулюме *P. morrhuanus* не гиперморфный, а зуб **4** наклонен антерально.

На заключительном этапе ювенильного развития *P. morrhuanus* (рис. 4С, 521) передний и задний его зубы сливаются, образуя объединенный зуб **3a+3b**. Позади этого зуба формируется ямка удлинённого и узкого зуба **4** и нимфа вторичного лигамента. На постпровинкулюме *A. islandica* (рис. 4В, 1179) зуб **a**, продолжающий удлиняться постерально, занимает место ямки исчезнувшего зуба **c**. Зуб **3a** приобретает дугообразные очертания. Задняя каплевидная часть его, связанная с передней узким перешейком, вытягивается вентрально и примыкает к тригональному зубу **3aa**, образуя с передней, в отличие от *P. morrhuanus*, почти прямой угол. Под искривленным зубом **3a** формируется новая зубная площадка. Однако новый зуб на ней не появляется. Позади зуба **3aa** образуется наклоненная антерально ямка зуба левой створки, а за ней начинается образование гребневидной нимфы вторичного лигамента.

Для постпровинкулюма раннего этапа ювенильного развития *A. ojanus* (рис. 5А, 208, 237) характерны трансформации, заметно отличающие этот таксон от *R. philippinarum* и тем более остальных сравниваемых видов. Так, если зуб **1** более ускоренно развивающегося *P. morrhuanus* начинает формироваться при длине диссоконха около

300 мкм, то у *A. ojanus* он уже более или менее выражен при длине около 200 мкм. Бульбообразное утолщение переднего зуба **a** *R. philippinarum* (рис. 5В, 250) на этой стадии разрастается как антерально, вдоль внутренней границы краевого расширения, а так и постерально, в сторону лигаментной ямки. Однако у *A. ojanus* постеральная часть переднего зуба **3a** остается в примордиальном состоянии (подобно *P. morrhuanus*), а удлинение его происходит в основном антерально. При этом зуб **3a**, в отличие от аналогичного зуба *P. morrhuanus* и *A. islandica*, не сливается с краевым расширением диссоконха. Ямка первичного лигамента *A. ojanus* расширяется вентрально, а позади нее формируется валик, сходный с краевым диссоконха.

На ранней стадии постпровинкулюма *S. purpurata* (рис. 5С, 247) передний зуб **a**, подобно этому зубу *R. philippinarum* или *P. morrhuanus*, трансформируется в бульбообразную форму, а в задней части его постпровинкулюма появляется зуб **b**, отделенный от переднего низкой и длинной ямкой левостворчатого зуба **c**. Наличие зуба **b** позволяет сравнивать этот таксон с *A. islandica* и *P. morrhuanus*. Однако ямка первичного лигамента *S. purpurata* занимает субпровинкулярное положение, в отличие от провинкулярного *A. islandica* и *P. morrhuanus*. В ходе последующих трансформаций *S. purpurata* (рис. 5С, 354) на месте зуба **a** формируется искривленно-утолщенный зуб **3a**, удлиняющийся антерально, а на основе зуба **b** происходит образование утолщенного зуба **3b**, который вытянут также антерально. Лигаментная ямка занимает провинкулярное положение. Зубы **3a** и **3b** отделены друг

от друга желобком, а дорсально – ямкой зуба **c**. Вместе с тем, зубы **3a** *A. islandica* и *P. morrhuanus* формируются не на месте личиночного зуба **a**, а вентрально по отношению к нему.

В ходе дальнейшего развития *A. ojanus* (рис. 5А, 400), макушка его приобретает прозогирность, размеры зуба **1** заметно увеличиваются. Зуб **3a** в передней части немного расширен, а дорсально отделен от краевого валика диссоконха глубоким желобком. Вентрально под ним начинает формироваться площадка. Лигаментная ямка сохраняется, но расположенный позади нее валик удлиняется. Если этот этап развития *A. ojanus* сравнивать с аналогичным *R. philippinarum* (рис. 5В, 387, 535), то можно заметить, что зуб **3a** последнего удлиняется постерально, образуя новый зуб **3aa**, отделенный от исходного желобком. Зуб **1** *R. philippinarum* по форме и расположению не имеет существенных отличий от аналогичного зуба *A. ojanus*. Первичная лигаментная ямка *R. philippinarum* более широкая. Под ней начинает формироваться еще более широкая вторичная, которая служит ямкой и для левостворчатого зуба **4**. Подобное строение лигаментной ямки и у *A. ojanus*. Однако зуб **4** у этого таксона отсутствует. Что же касается развития на данном этапе *S. purpurata* (рис. 5С, 506), то задняя часть его кардинального зуба **3b**, не гомологичная по отношению к **3aa** *R. philippinarum*, по конфигурации и визуально может выглядеть идентичной или трудно отличимой.

На заключительном этапе ювенильного развития *A. ojanus* (рис. 5А, 1130) задняя часть зуба **3a** приобретает небольшой выступ, который по форме и размерам мало чем отличается от

переднего окончания этого зуба. Однако если сравнивать зуб **3a** в целом с аналогичным зубом *R. philippinarum*, то этот выступ может рассматриваться как плезиоморфный зуб **3aa**. Другой важной особенностью *A. ojanus* является широкая замочная площадка, на которой расположен зуб **1**. Если у *R. philippinarum* (рис. 5В, 942) в центральной части подобной площадки находится зуб **3a+3aa**, а в задней – ямка зуба **4** и остатки резилиумного слоя первичного лигамента, то у *A. ojanus* задняя и центральная части остаются пустыми, дорсальную воронкообразную часть занимает функционирующий первичный лигамент, а в передней части площадки, как и у *R. philippinarum*, расположена ямка кардинального зуба левой створки. Кардинальные зубы *R. philippinarum*, *S. purpurata* (рис. 5С, 776), а также и *P. morrhuanus* (рис. 4С, 521), хотя и различаются некоторыми деталями строения, что вероятно связано со степенью их деювенилизации, но по общим очертаниям и конфигурации могут быть сопоставимы с взрослыми формами таксонов Veneridae.

Таким образом, с помощью трансформационной гомологии ювенильных морфоструктур замочной площадки таксоны трех филогенетических линий приобретают более детальные характеристики, что позволяет дифференцировать их на основе общих и отличительных признаков более низкого ранга, чем примордиальные признаки личиночных стадий. В качестве этих признаков могут быть использованы кардинальные зубы антеро-вентрального (**1**, **v1**, **3aaa**), антерального (**a2**, **a3**, **3a**, **3aa**) и постерального (**b2**, **3b**) происхождения, а также их комплексы **a2+a3**, **3a+3aa** и

3a+3b. По ювенильным морфоструктурам линия Turtoniidae является уникальной, не имеющей общих признаков с остальными линиями. Ювенильные Arcticidae, в связи с редукцией личиночно-венеридного признака (зуб **b**) и отсутствием ювенильно-венеридного признака (зуб **1**), образуют вторую филогенетическую линию, которая, в отличие от первой, может рассматриваться как венероидная. Остальные две линии, Pitariinae и Tarpetinae, диверсифицированные в начале личиночной стадии или возможно на стадии трохофоры, являются типично венеридными. Особенности признаков ювенильного развития *A. ojanus*, среди которых одни гомологичны Tarpetinae, но находятся в плезиоморфном состоянии, а другие отсутствуют, позволяют, основываясь на этом, выделить данный таксон в четвертую линию ювенильно-венеридного происхождения.

Поздний диссоконх (D-II). При сравнении взрослых форм, т.е. форм с завершенным или почти завершенным морфогенезом, оказывается, что конфигурация морфоструктур замочной площадки *T. minuta* (рис. 4A, 1166), венероидов *A. islandica* (рис. 4B, 4000) и *A. ojanus* (рис. 5A, 1230) и венеридных *P. morrhuanus* (рис. 4C, 4312), *S. purpurata* (рис. 5C, 11 мм) и *R. philip-*

pinarum (рис. 5B, 16 мм) выглядит более или менее однообразно. Так, на замочной площадке *T. minuta* вентрально-центрального положение занимает зуб **v1**, а дорсально ему – зуб **a3+a2**. На замочных площадках *P. morrhuanus*, *S. purpurata*, *R. philippinarum* и *A. ojanus* на вентрально-центрального месте находится зуб **1**, а дорсально ему – зубы **3a+3b** или **3a+3aa**. Замочная площадка *A. islandica* также несет вентрально-центральный зуб **3aaa**, образованный в результате расщепления первоначального ювенильного зуба **3a+3aa** на обособленные передний **3a** и задний **3aa**. Зубы **3aaa** и **3aa** разделены у этого таксона широкой, но пустующей ямкой. Взрослые формы *R. philippinarum* и *S. purpurata* различаются лишь в том, что у последнего, как и *A. islandica* и *P. morrhuanus*, антерально обособленному зубу **3a** формируются латеральные зубы, отсутствующие не только у *R. philippinarum* и *A. ojanus* или *T. minuta*, но и ряда других подсемейств Veneridae. Однако вентрально-центральный зуб, независимо от его происхождения, у рассмотренных взрослых форм конфигурационно, морфологически и топологически если и различается, то отличительные особенности его обычно не выходят за родовидовые границы таксона.

Обсуждение

Итоги сравнительного анализа венероидных и венеридных таксонов представлены в таблице. Приведенные в ней морфоструктуры-гомологи и морфоструктуры-аналоги могут быть интерпретированы в вертикальном или горизонтальном аспектах. В первом

случае они демонстрируют последовательность, отражающую онтогенетические и филогенетические свойства таксона, во втором – интертаксальные взаимоотношения на основе гомологов и аналогов, а также степени таксономической или филогенетической

Гомологичные (идентичные символы) и аналогичные морфоструктуры личиночных, ювенильных и взрослых форм венероидных двусторчатых моллюсков (Turtoniidae, Arcticiidae, Kelliellidae) и венерид (Veneridae: Pitariinae, Tarpetinae) зал. Петра Великого и атлантического побережья США

The homologous (identically designated) and analogous morphostructures of larval, juvenile and adult forms of veneroids (Turtoniidae, Arcticiidae, Kelliellidae) and venerids (Veneridae: Pitariinae, Tarpetinae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan and Atlantic coast of USA

Стадии и топология морфоструктур	Таксоны					
	<i>Turtonia minuta</i> (Turtoniidae)	<i>Arctica islandica</i> (Arcticiidae)*	<i>Pitar morrhuanus</i> (Veneridae: Pitariinae)**	<i>Saxidomus purpurata</i> (Veneridae: Pitariinae)	<i>Ruditapes philippinarum</i> (Veneridae: Tarpetinae)	<i>Alveinus ojianus</i> (Kelliellidae)
PD-I						
Передний зуб	a0	-	a			
Задний зуб	b0	-	b			
Таксонотные зубы	-	-	-	-	+	+
Первичный лигамент	lc	-	lp		lp	lp
PD-II						
Передний зуб	a1	a	a	a	a	a
Задний зуб	b1	b	b	b	-	-
Таксонотные зубы	-	-	-	-	+	+
Первичный лигамент	lc	lp	lp	lp	lp	lp
D-I						
Передний зуб	a2+a3	3a	3a	3a	3a	3a
Центральный зуб	-	3aa	3a+3b	3a+3b	3a+3aa	3a+3aa
Задний зуб	b2	-	3b	3b	-	-
Вентральный зуб	v1	-	l	l	l	l
D-II						
Передний зуб	a2+a3	3a+L3	3a+L3	3a+L3	3a	3a
Центральный зуб	-	3aaa	3a+3b	3a+3b	3a-3aa	3a+3aa
Задний зуб	-	3aa	3b	3b	3aa	-
Вентральный зуб	v1	L1	l-L1	l-L1	l	l

* Lutz et al., 1982.

** Goodsell et al., 1992.

Примечание. (+) – морфоструктура присутствует или соединена с другой; (-) – морфоструктура отсутствует или не соединена с другой. Остальные обозначения – см. рис. 1–5.

Note. (+) – morphostructure is present or united with other; (-) – morphostructures are absent or separated. For other symbols – see Figs. 1–5.

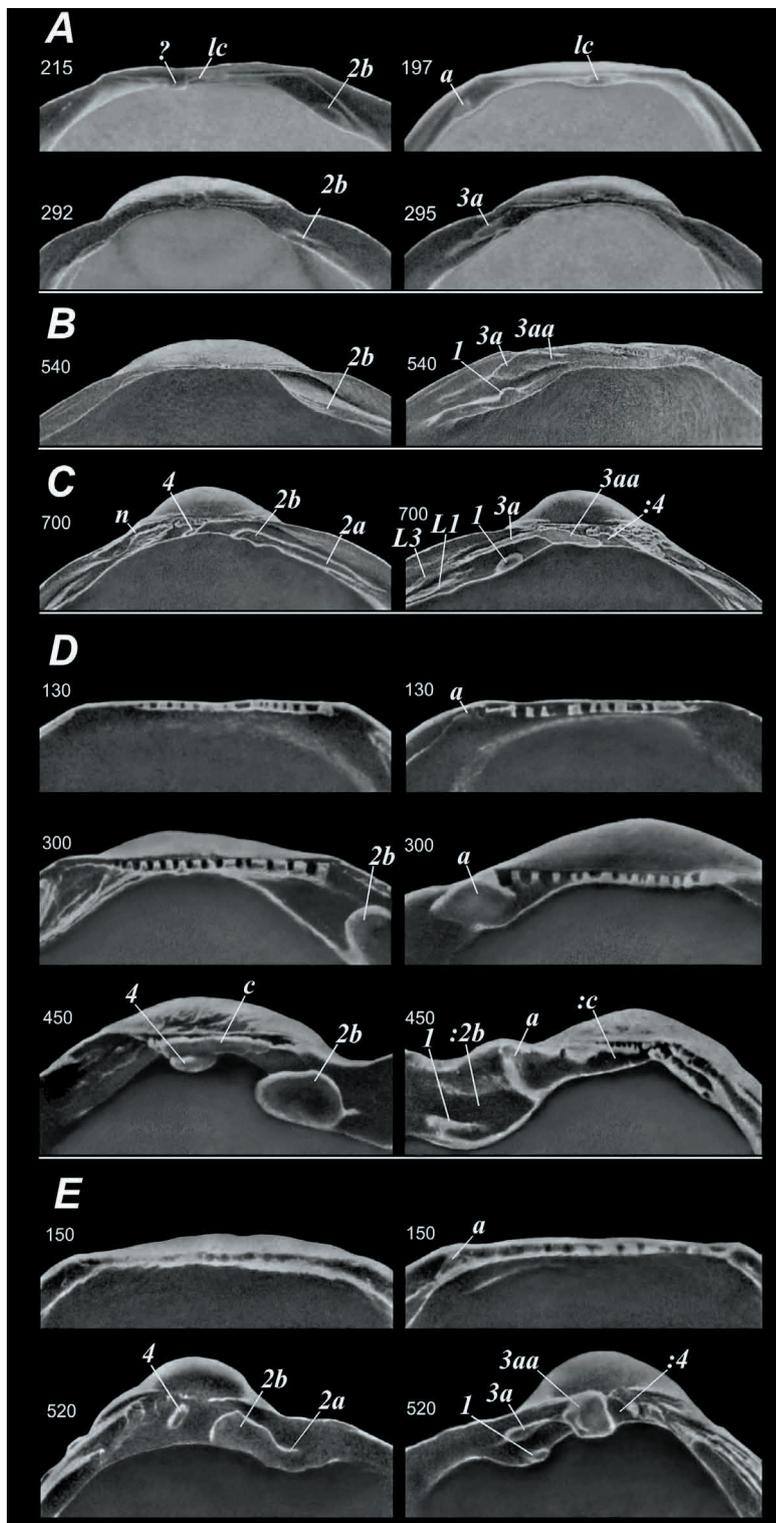
значимости морфоструктур, определяемой по их исходному местоположению и последующим трансформациям в ходе ювенильного развития. В контексте этого, развитие (таблица по вертикали) может быть разделено на три этапа: (а) личиночный, во время которого происходит заложение морфоструктур; (б) ювенильный, в ходе которого одни личиночные морфоструктуры редуцируются, другие – остаются в примордиальном или плезиоморфном состоянии, третьи – трансформируются, приобретая поэтапно особенности и очертания, близкие к дефинитивным, четвертые – появляются как новообразования ювенильной стадии; и (с) дефинитивный, для большинства морфоструктур которого характерна трансформационная завершенность.

Подобная таблица, основанная на морфоструктурной и топологической унификации заключительной фазы ювенильного этапа, являющегося трансформационно наиболее важным, отражает лишь общий ход развития таксонов. Вместе с тем и сами морфоструктуры, если их рассматривать с позиций таксономии, обычно используются в качестве признаков венеридных и венероидных семейств, входящих в состав подотряда *Veneroidei*, *Cardiina* или отряда *Veneroidea* [Скарлато, 1981; Keen, 1969; Starobogatov, 1992]. Следовательно, гомологизация морфоструктур замочной площадки ранних стадий имеет непосредственное отношение к таксономии и филогении высших категорий идентификационной системы, базирующейся на завершенных морфоструктурах взрослых.

С этих позиций, ранние и дефинитивные морфоструктуры-аналоги *Tur-*

toniidae очевидно не могут указывать на родственные или филогенетические связи с таксонами *Arcticidae*, *Veneridae* и *Kelliellidae*, и соответственно, не могут находиться в составе «венеридного» подотряда или отряда. Что же касается других таксонов *Bivalvia*, то по отдельным морфоструктурам личиночных стадий *Turtoniidae* более или менее сопоставимы с японо-корейскими *Corbiculidae* [Kimura et al., 2004], а по ювенильным – вынашивающими видами индонезийских озер [Kornushin, Glaubrecht, 2003]. В качестве личиночных сходных признаков этих таксонов может рассматриваться строение провинкулюма, несущего в его центральной части линзовидное расширение и ямку первичного лигамента, а в задней и передней – примордиальные зубы (рис. 6А, 215, 292). Однако более существенны отличительные особенности провинкулюма *Corbiculidae* – наличие позади лигаментной ямки левой створки провинкулярного зуба, а также переднего субпровинкулярного зуба **2b**, расположенного в антеро-вентральной части широкой площадки. Отличия выражены также и в форме, пространственной ориентации, топологии и способу смыкания краевых провинкулярных зубов.

У ювенильных *Corbiculidae* (рис. 6В, 540; рис. 6С, 700) зуб, подобный **c3** *Turtoniidae* (рис. 3В, 473), отсутствует, а расположенная под ним площадка с ямкой зуба **a2** (рис. 3С, 434), трансформирована в кардинальный зуб левой створки **2b+2a**, подобный зубу **c4** *Turtoniidae* (рис. 3В, 639) или венеридному зубу **2a+2b**. Более выраженное сходство демонстрируют некоторые морфоструктурные элементы



ювенильных Corbiculidae при сравнении их с венеридными или арктицидными. Так, передний зуб **3a+3aa** и вентральный **1** *Corbicula moltkiana* (?) Prime, 1878 (рис. 6B, 540) и эти же зубы *Corbicula linduensis* Bollinger, 1914 (рис. 6C, 700) по их топологии и конфигурации выглядят почти как зубы **3a+L3** Arctiidae (рис. 4B, 4000) или **3a+3b** и **1** Pitarinae (рис. 4C, 521). Помимо этого, на постпровинкулюме *C. linduensis* формируется и зуб **4** – характерный элемент замочной площадки венеридного типа. Однако в ходе ювенильного развития у Corbiculidae появляются латеральные зубы в виде пластинчатотонких и длинных, поперечно исчерченных гребней, но не только переднего расположения, как у Pitarinae (рис. 1D) и Arctiidae (рис. 4B, 4000) или других венерид, но и задних, отсутствующих у всех нами рассматриваемых таксонов. При этом корбикулидный и венеридный зубы **L3**, хотя топологически и закладываются одинаково – вблизи дистального окончания зуба **3a**, но венеридный удлиняется антерально, образуя шевроноподобный зуб **3a+L3**, а корбикулидный – антеро-вентрально, вдоль осевой линии зуба **3a**.

Следовательно, если сравнивать морфоструктуры личиночной и ювенильной стадии Corbiculidae с трансформационными паттернами Turtoni-

idae, Arctiidae и Pitarinae, то на основе отличительных и общих признаков таксоны Corbiculidae образуют филогенетическую линию, которая занимает, очевидно, промежуточное положение между линиями Turtoniidae, с одной стороны, и Arctiidae+Veneridae – с другой. Проблема возникает с определением анцестрально-децестральных отношений между Corbiculidae и остальными линиями и, соответственно, установлением венероидного или венеридного статуса семейства Corbiculidae, в составе которого около 100 видов [Coan et al., 2000]. На основе ювенильных признаков вынашивающих корбикул [Kornushin, Glaubrecht, 2003] развитие выглядит как превенеридное, т.е. отношения с Arctiidae сестринские. Но если при оценке родства филогенетических линий учитывать личиночные признаки *Corbicula japonica* (Prime, 1864) [Kimura et al., 2004], то последующее развитие Corbiculidae в ходе ювенильной стадии по отношению к венероидному Arctiidae и венеридному Pitarinae, оказывается приобретенным, т.е. происходит по типу гомоплазии Ланкестера или гетерологии Копа [Павлинов, 2011], в отличие от развития Turtoniidae, которое может рассматриваться как конвергентное.

Продолжая экскурс в параллельные линии, следует также заметить, что

Рис. 6. Фрагментарные трансформационные паттерны морфоструктур замочной площадки корбикулидных и венеридных таксонов и их общие (идентично обозначенные) и отличительные особенности: **A** – *Corbicula japonica* [Kimura et al., 2004]; **B** – *Corbicula moltkiana*? [Kornushin, Glaubrecht, 2003]; **C** – *Corbicula linduensis* [Kornushin, Glaubrecht, 2003]; **D** – *Polittapes aurea* [Le Pennec, 1980]; **E** – *Clausinella fasciata* [Le Pennec, 1980]. Остальные обозначения – см. рис. 1 и 4.

Fig. 6. Fragmentary transformative patterns of the corbiculid and venerid hinge morphostructures and their common (identically designated) and distinctive features: **A** – *Corbicula japonica* [Kimura et al., 2004]; **B** – *Corbicula moltkiana*? [Kornushin, Glaubrecht, 2003]; **C** – *Corbicula linduensis* [Kornushin, Glaubrecht, 2003]; **D** – *Polittapes aurea* [Le Pennec, 1980]; **E** – *Clausinella fasciata* (Costa, 1778) [Le Pennec, 1980]. For other symbols, see Figs. 1 and 4.

сходная ситуация и с другой венеридной линией – Tarantinae (см. таблицу). Помимо *R. philippinarum* [Семенихина и др., 2006; Tanaka, 1982a; Sakai, Sekiguchi, 1992] и *A. ojanus* [Tanaka 1982a; Evseev et al., 2005], личиночные и ювенильные морфоструктуры более или менее изучены у другого члена этого подсемейства – *Polittapes aurea* (Gmelin, 1790) [Захваткина, 1972; Rees, 1950; Le Pennec, 1980]. На личиночной стадии морфоструктуры этого вида (рис. 6D, 130) вполне сопоставимы с провинкулярными *R. philippinarum* (рис. 5B, 210). Но в ходе ювенильного развития на постпровинкулюме *P. aurea* (рис. 6D, 300, 450) начинают формироваться морфоструктуры, заметно отличающиеся от таковых *R. philippinarum* (рис. 5B, 387, 535). К ним относятся гипертрофированный зуб **с** и ориентированный субпараллельно постпровинкулюму зуб **4**, т.е. гомеозисные аналоги *A. islandica* [Lutz et al., 1982, figs. 11, 433 и 703]. Однако масштабы подобных отличий, без сравнительных материалов по другим видам этого рода или видам других родов подсемейства, не могут быть установлены. Тем более, что в составе их подсемейства еще 10–12 родов и около 80 видов [Nabe, 1977; Matsukuma, 2000; Huber, 2010].

Следовательно, на данном этапе изучения различия существуют не между Tarantinae и другими венеридными подсемействами, а между морфоструктурно-трансформационными паттернами отдельных видов Tarantinae и отдельных видов Pitarinae. Эти различия таковы, что рассматриваемые таксоны образуют параллельные филогенетические линии в границах семейства Veneridae. Однако несмотря на ви-

зуальную близкородственность и морфоструктурное сходство сестринских подсемейств, разный план строения их личиночных стадий не дает основание рассматривать ювенильные и взрослые морфоструктуры как гомологичные. Если взаимоотношения их устанавливать в контексте таксономического положения и уровня изученности остальных таксонов семейства, то они могут быть определены как вторично-гомологичные, т.е. по типу гомоплазии Ланкестера [Павлинов, 2011]. Но с другой стороны, иерархия таксономических категорий не отражает филогенетические связи не только личиночных и ювенильных форм, но и взрослых. В этом случае взаимоотношения между морфоструктурами ствольных линий Tarantinae и Pitarinae могут быть интерпретированы как аналогичные [Mikkelsen et al., 2006; Chen et al., 2011] или гомеозисные [Sattler, 1988].

Что же касается взаимоотношений *R. philippinarum* и *A. ojanus*, то редукция левостворчатого зуба **4** у последнего таксона и заметное отличие его признаков низкого ранга (общая форма и скульптурные особенности) при трансформационно-морфоструктурном сходстве признаков высших категорий могут указывать на дивергентное происхождение *A. ojanus* от линии Tarantinae путем педогенеза – одного из механизмов макроэволюции [De Beer, 1958; Minelli, 2003]. Следовательно, если морфоструктуры *A. ojanus* (см. таблицу) рассматривать как унаследованные, то взаимоотношения их с морфоструктурами Tarantinae могут быть интерпретированы как гомогенетические по Ланкестеру или гомологические по Копу [Павлинов, 2011].

В составе подсемейства Pitarinae 3–4 рода и около 50 видов [Huber, 2010]. Вместе с тем, сценарий развития, подобный *P. morrhuanus*, т.е. по типу С [Rees, 1950], характерен также и для таксонов Chioninae – *Mercenaria mercenaria* (L., 1758), *Mercenaria campechiensis* (Gmelin, 1791), *Mercenaria texana* (Dall, 1902) и *Chione cancellata* (L., 1767) [Goodsell et al., 1992]. С другой стороны, и среди таксонов Chioninae могут быть формы (рис. 6Е, 150), личиночное развитие которых проходит по рисовскому типу А [Le Pennec, 1980], т.е. подобно *R. philippinarum*. Но в ходе послеличного развития (рис. 6Е, 520) их трансформационный паттерн отличается от паттернов не только вышеуказанных Chioninae или Pitarinae, но и Tarantinae.

Трансформационные различия можно также обнаружить, если попытаться сопоставить послеличные паттерны вышерассмотренных таксонов и венероидов Trapezidae и Glauconomidae [Tanaka, 1981a, 1982b]. Однако при сравнении личиночных морфоструктур этих же венероидов с венеридными таксонами подсемейства Meretricinae оказывается, что морфоструктуры их сопоставимы не только с венеридами, но и таксонами невенероидного семейства Mactridae [Tanaka, 1981b, 1982c].

Подобную картину реструктуризации высших категорий таксономической системы, когда сравниваются личиночные, ювенильные и взрослые морфоструктуры, можно наблюдать на таксонах и других семействах Bivalvia [Евсеев, Колотухина, 2008; Ranson, 1948, 1960; Tanaka, 1979b, 1980, 1981c;

Chanley, Dinamani, 1980; Fuller, Lutz, 1989; Dijkstra, 1995]. Вместе с тем, как эти материалы, так и материалы по личинкам венеридных таксонов [Rees, 1950; Le Pennec, 1980; Goodsell et al., 1992] показывают, что особенности провинкулярных морфоструктур, общих очертаний PD-II и его скульптуры могут быть использованы и в качестве признаков низших категорий, позволяющих идентифицировать личиночные виды в планктонных или бентосных пробах, и в ходе дальнейших исследований устанавливать виды реальных или потенциальных родителей этих личинок [Захваткина, 1972; Lutz et al., 1982; Sakai, Sekiguchi, 1992]. Очевидно, что и наши материалы по трансформационно-морфоструктурной изменчивости ювенильных признаков, в качестве которых могут быть использованы обособленные кардинальные зубы антеро-вентрального (**1, v1, 3aaa**), антерального (**a2, a3, 3a, 3aa**) и постерального (**b2, 3b**) происхождения или их комплексы **a2+a3, 3a+3aa** и **3a+3b**, также позволяют дифференцировать морфоструктуры не только как высшие категории таксономической системы, но и низшие. Если это так, то полученные нами результаты по венеридным таксонам противоречат основным положениям широко распространенной видообразовательной концепции, согласно которой биологический вид, являющийся также операционной единицей синтетической эволюционной теории, может формироваться только на стадии взрослого организма.

Основываясь на результатах поэтапного изучения морфоструктурных трансформаций замочной площадки

T. minuta в ходе их онтогенетического развития и результатах сравнительного анализа венероидных и венеридных морфоструктур других таксонов, можно сделать следующие выводы:

(а) примордиальные морфоструктуры *T. minuta*, формирующиеся на трех морфогенетических полях провинукулюма первичного продиссоконха и наследуемые в ходе личиночного развития провинукулюмом вторичного продиссоконха, по их форме, топологии, конфигурации и пространственной ориентации не сопоставимы с морфоструктурами личиночной стадии ни одного из сравниваемых таксонов, представленных венероидными (Veneroidea) двустворчатými моллюсками *A. islandica* и *A. ojanus* и венеридами (Veneridae) *P. morrhuanus*, *S. purpurata* и *R. philippinarum*.

(б) постпровинукулюм *T. minuta* несет три морфоструктуры, из которых две являются унаследованными, а третья – новообразованием ювенильной стадии. В итоге, конфигурация кардинальных зубов приобретает очертания, близкие к венеридным. Однако постпровинукулярные морфоструктуры *T. minuta* по их форме, топологии и характеру трансформаций не сопоставимы с аналогичными морфоструктурами постпровинукулюма других рассматриваемых таксонов.

(с) венероидные и венеридные таксоны по общему плану строения провинукулюма образуют две группы; в составе

одной из них *A. islandica*, *P. morrhuanus* и *S. purpurata*, в другой – *R. philippinarum* и *A. ojanus*. В ходе ювенильной дивергенции первой группы формируются две филогенетические линии – венероидная Arctiidae и венеридная Pitarinae, в составе которой *S. purpurata*. Во второй группе также две филогенетические линии, из которых Tapetinae является стволовой семейства Veneridae, а вторая, представленная видом другого семейства *A. ojanus* – ее близкородственным дивергентом. Однако венеридные стволовые линии Tapetinae и Pitarinae по их личиночным и ювенильно-трансформационным морфоструктурам выглядят относительно друг друга как конвергентные.

(д) сравнительное сопоставление морфоструктур онтогенетических стадий по плану их строения, конфигурации и последовательности трансформаций с морфоструктурами аналогичных стадий других таксонов семейства значительно расширяет общее число признаков, которым присущи как отличительные, так и объединительные свойства. Это позволяет их использовать не только для таксономической идентификации ранних стадий онтогенеза, но и в интерпретации онтогенетических паттернов в контексте видообразовательной концепции, филогенетического подхода, включая молекулярный, а также с позиций эволюционной теории и ее макрогенетических механизмов развития.

Благодарности

Авторы признательны К.А. Лутаенко за справочную литературу по таксо-

номии и А.В. Чернышеву за личиночные формы из вынашивающих капсул.

Литература

- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5–154.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1971. К фауне моллюсков залива Посьета Японского моря // Исследования фауны морей. Т. 8(16). С. 188–205.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К. 2008. Сравнительная морфология и проблемы таксономии пелагических личинок семейства Mutilidae (Mollusca: Bivalvia) залива Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 12. С. 5–41.
- Захваткина К.А. 1972. Личинки двустворчатых моллюсков – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Том 3. Свободноживущие беспозвоночные. Киев: Наукова Думка. С. 250–270.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 215 с.
- Коробков И.А. 1954. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л.: Гостоптехиздат. 444 с.
- Матвеева Т.А. 1976. Биология двустворчатого моллюска *Turtonia minuta* в различных частях ареала // Биология моря. Т. 6. С. 33–39.
- Матвеева Т.А. 1979. Приспособления к вынашиванию яиц у некоторых видов двустворчатых моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 80. С. 39–43.
- Павлинов И.Я. 2011. Современные представления о гомологии в биологии (теоретический обзор) // Журнал общей биологии. Т. 72, № 4. С. 298–320.
- Семенихина О.Я., Колотухина Н.К., Евсеев Г.А. 2006. Морфология личинок двустворчатых моллюсков семейства Veneridae (Bivalvia) Японского моря // Зоологический журнал. Т. 85, вып. 9. С. 1067–1075.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1972. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Том 3. Свободноживущие беспозвоночные. Киев: Наукова Думка. С. 178–249.
- Скарлато О.А. 1976. Класс двустворчатые моллюски // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 95–107.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л. Наука. 480 с.
- Bernard F.R. 1982. *Nutricola* n. gen. for *Tranzenella tantilla* (Gould) from the northeastern Pacific (Bivalvia: Veneridae) // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 41. P. 146–149.
- Chanley P., Dinamani P. 1980. Comparative descriptions of some oyster larvae from New Zealand and Chile, and a description of a new genus of oyster, *Tiostrea* // New Zealand of Marine and Freshwater Research. V. 14. P. 103–120.
- Chen J., Li Q., Kong L., Zheng X. 2011. Molecular phylogeny of venus clams (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) with emphasis on the systematic position of taxa along the coast of mainland China. // Zoologica Scripta. V. 40. P. 260–271.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. 2000. Bivalve seashells of Western America. Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California // Santa Barbara Museum of Natural History Monographs N 2, Studies in Biodiversity N 2. P. 1–764.
- Cosel R., Salas C. 2001. Vesicomysidae (Mollusca: Bivalvia) of the genera *Vesicomys*, *Waisiuconcha*, *Isorropodon* and *Callogonia* in the eastern Atlantic and the Mediterranean // Sarsia. V. 86. P. 333–366.
- De Beer G.R. 1958. Embryos and Ancestors. 3rd Edition. Oxford: Clarendon Press. 197 p.
- Dijkstra H.H. 1995. Bathyal Pectinoidea (Bivalvia: Propeamussiidae, Entoliidae, Pectinidae) from New Caledonia and adjacent area // Mémoires du Muséum National d' Histoire Naturelle, Serie Zoologie. T. 167. P. 9–73. (Résultats des Campagnes MUSORSTOM. V. 14).
- Evseev G.A., Kolotukhina N.K., Semikhina O.Ya. 2004a. Anatomy of a small clam, *Alveinus ojanus* (Bivalvia: Kelliellidae), with a discussion on the taxonomic status of the family // Malacologia. V. 46. N. 1. P. 1–17.
- Evseev G.A., Semikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2004b. Shell morphogenesis of *Alveinus ojanus* (Bivalvia: Kelliellidae) and taxonomic significance of the early features // Journal of Molluscan Studies. V. 70. P. 319–328.
- Franc A. 1960. Classe de bivalves // Traité de Zoologie (Anatomie, Systematique, Biologie). Tome 5. Partie 2. P.P. Grassé (Ed.). Paris. P. 1846–2072.

- Fuller S.C., Lutz R.A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the north-western Atlantic // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 69. P. 181–218.
- Goodsell J.G., Fuller S.C., Eversole A.G., Castagna M., Lutz R.A. 1992. Larval and early postlarval shell morphology of several venerid clams // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 72. P. 231–255.
- Gould S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 501 p.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p. [In Japanese].
- Huber M. 2010. Compendium of Bivalves. Hackenheim: ConchBooks. 901 p.
- Kappner I., Bieler R. 2004. Phylogeny of the nominal subfamily Venerinae (Bivalvia: Veneridae) as inferred from morphology and molecules // Presentations SICB2004, New Orleans, 3 January 2004.
- Kappner I., Bieler R. 2006. Phylogeny of venus clams (Bivalvia: Venerinae) as inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 40. P. 317–331.
- Keen A.M. 1969. Superfamily Veneracea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N (Bivalvia), Mollusca 6, Vol. 2. L.R. Cox, N.D. Newell, D.W. Boyd et al. (Eds.). Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. P. 670–690.
- Kimura T., Soutome Y., Sekiguchi H. 2004. Larval development of the brackish water clam *Corbicula japonica* (Bivalvia: Corbiculidae), with special reference to morphological comparison with concurrent tidal flat bivalves // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 63, N 1–2. P. 33–48.
- Kornushin A.V., Glaubrecht M. 2003. Novel reproductive modes in freshwater clams: brooding and larval morphology in Southeast Asian taxa of *Corbicula* (Mollusca, Bivalvia, Corbiculidae) // Acta Zoologica. V. 84. P. 293–315.
- Le Pennec M. 1980. The larval and post-larval hinge of some families of bivalve molluscs // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 60. P. 601–617.
- Lutz R., Goodsell J., Castagna M., Chapman S., Newell C. et al. 1982. Preliminary observation on the usefulness of hinge structures for identification of bivalve larvae // Journal of Shellfish Research. V. 2. P. 65–70.
- Lutz R.A., Mann R., Goodsell J.G., Castagna M. 1982. Larval and early post-larval development of *Arctica islandica* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 62. P. 745–769.
- Matsukuma A. 2000. Family Veneridae // Marine Molluscs in Japan. T. Okutani (Ed.). Tokyo: Tokai University Press. P. 1003–1019.
- Mikkelsen P.M., Bieler R., Kappner I., Rawlings T.A. 2006. Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 148. P. 439–521.
- Minelli A. 2003. The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 323 p.
- Morton B.S. 1977. The hypobranchia gland in the Bivalvia // Canadian Journal of Zoology. V. 55, N 8. P. 1225–1234.
- Morton B.S. 1986. The functional morphology of the organs of feeding and digestion of the hydrothermal vent bivalve *Calymene magnifica* (Vesicomidae) // Journal of Zoology, London. Ser. A. V. 208, N 1. P. 83–98.
- Ockelmann K.W. 1964. *Turtonia minuta* (Fabricius), a neotenous veneracean bivalve // Ophelia. V. 1, N 1. P. 121–146.
- Oldfield E. 1955. Observation on the anatomy and mode of life of *Lasaea rubra* (Montagu) and *Turtonia minuta* (Fabr.) // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 31. P. 226–249.
- Oldfield E. 1963. The reproduction and development of some members of the Erycinidae and Montacutidae (Mollusca, Eulamellibranchiata) // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 36. P. 79–120.
- Ranson G. 1948. Prodissoconques et classification des Ostreïdes vivants // Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelles de Belgique. T. 24, N 42. P. 1–12.
- Ranson G. 1960. Les prodissoconques (conquilles larvaires) des Ostréïdes vivants // Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco. N 1183. P. 1–41.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae // Hull Bulletins of Marine Ecology. V. 3. P. 73–104.
- Sakai A., Sekiguchi H. 1992. Identification of planktonic late-stage larval and settled bivalves in tidal flat // Bulletin of the Japanese Society of Fishery and Oceanography. V. 56, N 4. P. 410–425.

- Sattler R.* 1988. Homeosis in plants // American Journal of Botany. V. 75, N 11. P. 1606–1617.
- Starobogatov Ya.I.* 1992. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 2. P. 1–25.
- Tanaka Y.* 1979a. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 1, N 2. P. 27–33.
- Tanaka Y.* 1979b. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 1, N 3. P. 43–50.
- Tanaka Y.* 1980. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 2, N 3. P. 206–209.
- Tanaka Y.* 1981a. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 3, N 5. P. 387–390.
- Tanaka Y.* 1981b. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 3, N 4. P. 310–313.
- Tanaka Y.* 1981c. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 3, N 2. P. 153–155.
- Tanaka Y.* 1982a. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 4, N 1. P. 23–26.
- Tanaka Y.* 1982b. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 4, N 2. P. 137–139.
- Tanaka Y.* 1982c. Identification of bivalve larvae // Aquabiology. V. 4, N 6. P. 472–478.
- Webb C.M.* 1987. Post-larval development of the bivalves *Nucula turgida*, *Venus striatula*, *Spisula subtruncata* and *S. elliptica* (Mollusca: Bivalvia), (with reference to the late larva) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 67. P. 441–459.