

Морфогенез ранних стадий *Adula falcatooides* (Bivalvia: Mytilidae) и проблемы таксономии и филогении всверливающих митилид западной Пацифики

Г.А. Евсеев

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Изучали онтогенетические стадии, их последовательность и образование морфоструктур в ходе личиночного и ювенильного развития *Adula falcatooides* Habe, 1955, у ювенильных и взрослых форм *A. schmidtii* (Schrenck, 1857), *Botula silicula* (Lamarck, 1819), *Lithophaga lessepsiana* (Vaillant, 1865), *L. teres* (Philippi, 1846), *Idasola japonica* Habe, 1976 и *Gregariella coralliophaga* (Gmelin, 1791). По числу стадий, их последовательности и признакам, характеризующим стадии, выделено 5 морфогенетических модусов. В филогенетической схеме, построенной на основе модусов, наиболее примитивные формы занимают анцестральное положение (*Modiolus* spp., *Bathymodiolus* spp., *A. falcatooides*). В развитии этих таксонов 4 стадии, а формирующиеся на ювенильной стадии (непиоконх) первично-латеральные зубы у взрослых форм отсутствуют. У таксонов остальных модусов формирование латеральных зубов может быть пролонгировано на стадию диссоконха взрослых (педоморфоз) или сопровождается образованием новой морфоструктуры (вторично-латеральные зубы), или в ходе развития происходит делеция одной из стадий (продиссоконх II или непиоконх), или латеральные зубы полностью редуцированы (специализация). Филогенетическая схема в общих чертах совпадает со схемами, основанными на молекулярных последовательностях ДНК и может быть использована совместно с морфогенетическими модусами для выяснения путей и механизмов эволюции Mytilidae.

Early stage morphogenesis of *Adula falcatooides* (Bivalvia: Mytilidae) and problems of taxonomy and phylogeny of rock-boring mytilids of the west Pacific

G.A. Evseev

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

This paper deals with ontogenetic stages, their sequence, and formation of morphostructures during larval and juvenile development of *Adula falcatooides* Habe, 1955, as well as juveniles and adults of six mytilid species (*A. schmidtii* (Schrenck, 1857), *Botula silicula* (Lamarck, 1819), *Lithophaga lessepsiana* (Vaillant, 1865), *L. teres* (Philippi, 1846), *Gregariella coralliophaga* (Gmelin, 1791) and *Idasola japonica* Habe, 1976). By the number of stages, their sequence features, and variations, the taxa can be classified into five morphogenetic modes. In phylogenetic scheme based on the modes, the most primitive taxa occupy the ancestral position: *Modiolus* spp., *Bathymodiolus* spp., *A. falcatooides*. There are four stages in the development of these species; and the primary lateral teeth forming in the juvenile stage (nepioconch) are absent in adults. In the remaining taxa the lateral teeth may be formed either in the dissoconch stage of adults (paedomorphosis) or a new morphostructure is additionally formed (secondary lateral teeth); one of development stages (prodissoconch or nepioconch) may be deleted; lateral teeth may be reduced entirely (specialization). The phylogenetic scheme generally agrees with schemes constructed from the molecular data and can be used along with the morphogenetic modes for elucidating the evolutionary ways of the family Mytilidae.

Адулы относятся к группе специализированных моллюсков, которые, в отличие от настоящих литофаг, образующих норы в живых и мертвых кораллах или в рифогенных породах, а также от других митилид, всверливающих в кости мертвых китов и плавающую в море древесину, обитают в норах, щелях и кавернах карбонатно-мергелистых пород вулканического происхождения [Arnaud, Thomassin, 1976; Morton, Scott, 1980; Morton, 1983; Okutani et al., 2003]. Распространены они в основном в северной Пацифике. В ее восточной части встречаются *Adula californiensis* (Philippi, 1847), *A. diegensis* (Dall, 1911), *A. falcata* (Gould, 1851), или *A. gruneri* (Philippi, 1851), и, возможно, *A. schmidtii* (Schrenck, 1857), в западной – *A. schmidtii* и *A. falcatooides* Habe, 1955 [Кафанов, 1991; Coan, Scott, 1997]. Наиболее важными отличительными признаками этих видов являются кренуляция переднего и задне-дорсального края раковины, а также радиальная скульптура ее лулулы и вентрального поля [Soot-Ryen, 1955].

Вместе с тем указанные особенности характерны для взрослых форм. Ювенильные формы и их признаки у видов *Adula*, как и других всверливающих митилид, не изучены. Несмотря

на предложенные субстраты, в которых обитают взрослые особи, а также температурный и соленостный режим, характерный для мест распространения взрослых животных, развитие личинок в аквариальных условиях обычно прекращается на стадии макушки [Lough, Conog, 1971]. Подобные результаты были получены и при аквариальном выращивании *Lithophaga bisulcata* Orbigny, 1842, всверливающих в мертвые кораллы [Culliney, 1971; Scott, 1988]. Однако у некоторых видов этого рода, обитающих в живых кораллах, личиночное развитие иногда проходит стадию метаморфоза [Mokady et al., 1991, 1992, 1993]. Наиболее полно оно изучено у *L. lessepsiana* (Vaillant, 1865).

Работа посвящена изучению личиночных, ювенильных и взрослых раковин *A. falcatooides*, а также ювенильных и взрослых *A. schmidtii*. Ее цель – на примере образования и развития морфоструктур ранних стадий показать важность и значение их особенностей и онтогенетической последовательности для установления филогенетических взаимоотношений таксонов подсемейства Lithophaginae, а также понимания путей эволюционного развития других всверливающих форм семейства Mytilidae.

Материал и методы

В качестве материала были использованы планктонные пробы с личинками митилид, собранные в зал. Петра Великого (Японское море) в 2000 и 2002 гг., бентосные пробы с ювенильными и взрослыми митилидами, собранные на южно-Курильском мелководье (Охотское море) в 1993 и 1995 гг., бен-

тосные пробы, содержавшие колонии кораллов со всверливающимися ювенильными и взрослыми литофагами, собранные в западной части Южно-Китайского, Арафурского и Кораллового морях в ходе экспедиционных работ на НИС ДВНЦ АН СССР «Каллисто» в 1975, 1978 и 1981 гг., отдельные коло-

нии кораллов с литофагами, собранные в западной части Индийского океана (о-в Сокотра) в ходе экспедиционных работ на НИС ДВНЦ АН СССР «Академик А. Несмеянов» в 1984 г. В лабораторных условиях ювенильных и взрослых особей *Adula* извлекали из обломков пород, собранных в местах распространения моллюсков. Пустые раковины ювенильных форм выбирали также из грунта, промывая его пробы через

набор почвенных сит с минимальным диаметром ячеек 500 мкм. Ювенильных и взрослых особей *Lithophaginae* извлекали из живых и мертвых колоний ветвистых и массивных кораллов. Для изучения под световым и электронным микроскопами раковины очищали от периостракума и мягких тканей в 5%-ном растворе гипохлорита натрия, промывали в дистиллированной воде, а затем обезживали в этиловом спирте.

Результаты

Раковина пелагической личинки длиной 200–230 мкм (рис. 1А) состоит из начальной стадии, или продиссоконха I (PD-I), и сменяющей ее стадии, или продиссоконха II (PD-II), различающихся по форме, структуре и цвету. Для PD-I характерны D-образные очертания и сероватая везикулярная поверхность без линий роста. Длина этой стадии обычно не превышает 180–200 мкм. Форма полупрозрачного PD-II близка к округлой, передний край более заострен по сравнению с плавно-закругленным задним, вентральный край почти прямой. На поверхности PD-II различаются почти регулярные линии роста. Под низкой макушкой расположена длинная искривленная замочная площадка провинкулюма с 3 зубными рядами. Передний ряд немного длиннее заднего и состоит из 10–12 зубов, в заднем ряду 8–10 зубов. Число зубов центрального ряда примерно такое же, как переднего, но они в 2 раза короче передних зубов.

При длине 230–260 мкм PD-II приобретает овально-тригональные очертания (рис. 1 В). Его задне-вентральный край становится почти таким же заостренным, как передний, а в централь-

ной части провинкулюма появляется ямка внутреннего лигамента. Число зубов переднего ряда увеличивается до 13–15, заднего – до 12–13. Макушка такая же низкая и скошенная спереди, как на предшествующей стадии.

После оседания пелагической личинки и метаморфоза, когда ее длина достигает 260–280 мкм, начинает формироваться новая раковина – непиоконх (рис. 1С). На ранних этапах она стекловидно-прозрачная. Ее наружная поверхность покрыта тонким блестящим слоем бесцветного периостракума, под которым хорошо выражены регулярные желобки. Длина передних и задних ювенильных зубов постпровинкулюма заметно увеличивается. Центральные зубы остаются неизменными, а у некоторых экземпляров несут следы редукции. В ходе дальнейшего роста (рис. 1D) непиоконх утолщается, а его форма становится удлинено-овальной, вытянутой в задне-вентральном направлении. При длине около 400 мкм позади макушки появляется небольшая площадка, на которой формируются два первых латеральных зуба. К концу стадии, когда длина непиоконха достигает 500–550 мкм, число

первично-латеральных зубов увеличивается до 5–7.

Завершается морфогенез *A. falcatooides* стадией диссоконха, сменяющей предшествующую стадию непиоконха при длине раковины более 500–550 мкм (рис. 2А). На этой стадии удлиненная раковина заметно расширяется кзади. На наружной поверхности формирующегося диссоконха появляется более плотный слой золотисто-коричневатого

периостракума, а сама поверхность несет почти регулярные валики комаргинального расположения. На внутренней стороне диссоконха и непиоконха образуется новый карбонатный слой, значительно утолщающий раковину, а позади невысокой макушки, занимающей субтерминальное положение, формируется нимфа наружного лигамента, нарастающая на начальные зубы первично-латерального ряда.

Важные изменения происходят и на замочной площадке. Ямка внутреннего лигамента, увеличившаяся к концу предшествующей стадии, постепенно зарастает. Провинкулярные зубы переднего ряда полностью редуцируются, а на месте центрального ряда формируются новые, более крупные зубы, число которых обычно не превышает 5–6.

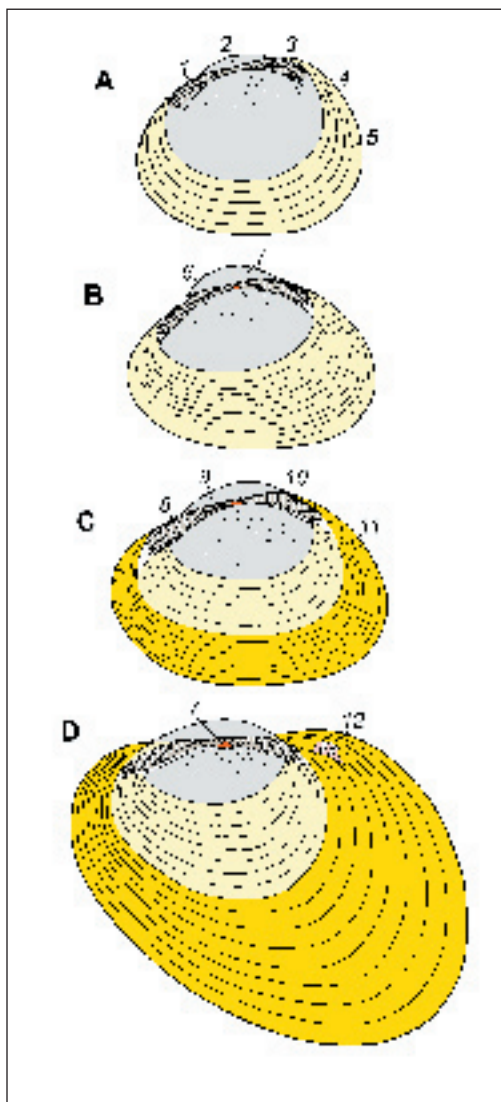
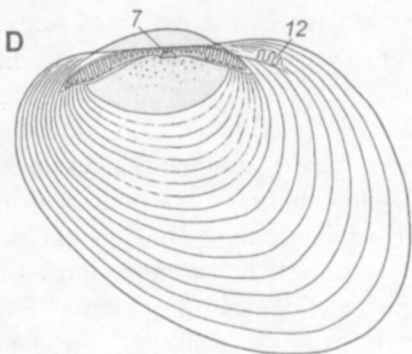
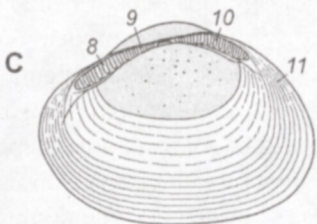
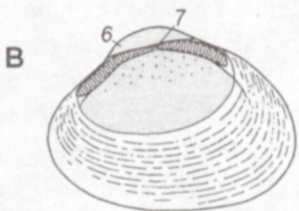
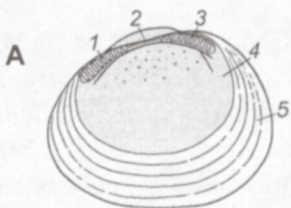


Рис. 1. Личиночное и послеличиночное развитие *Adula falcatooides*. **А** – правая створка раковины личинки с внутренней стороны, длина 225 мкм; **В** – раковина личинки длиной 245 мкм; **С** – послеличиночная раковина длиной 300 мкм; **Д** – ювенильная раковина длиной 430 мкм. Условные обозначения: 1 – передние провинкулярные зубы; 2 – центральные провинкулярные зубы; 3 – задние провинкулярные зубы; 4 – продиссоконх I; 5 – продиссоконх II; 6 – макушка; 7 – ямка внутреннего лигамента; 8 – передние ювенильные зубы постпровинкулюма; 9 – центральные ювенильные зубы; 10 – задние ювенильные зубы; 11 – непиоконх; 12 – задние первично-латеральные зубы непиоконха.

Fig. 1. Larval and postlarval development of *Adula falcatooides*. **A** – right larval shell valve internally, 225 μ m long; **B** – larval shell, 245 μ m long; **C** – postlarval shell, 300 μ m long; **D** – juvenile shell, 430 μ m long. Numerals: 1 – anterior provincular teeth; 2 – central provincular teeth; 3 – posterior provincular teeth; 4 – prodissoconch I; 5 – prodissoconch II; 6 – umbo; 7 – internal ligamental pit; 8 – anterior juvenile teeth of post-provinculum; 9 – central juvenile teeth; 10 – posterior juvenile teeth; 11 – nepioconch; 12 – posterior primary lateral teeth of nepioconch.



Большая часть зубов заднего ряда также редуцирована. Однако 5–6 из них, наиболее удаленные от лигаментной ямки, сохраняются, продолжая увеличиваться в ширину и высоту. Таким образом, при длине диссоконха около 1000 мкм общее число ювенильных зубов постпровинкулума может достигать 10–12.

При длине диссоконха 1550–2000 мкм (рис. 2В) его макушка выглядит почти симметричной, а углова-

тая задне-вентральная складка делит наружную поверхность раковины на заднее и на сравнительно уплощенное вентральное поле, сливающееся с более выпуклым передним. Поля несут хорошо выраженные, почти регулярные валики комаргинального расположения и покрыты, исключая неплюоконх и продиссоконх, плотным блестящим коричневым перистракумом. На внутренней стороне раковины продолжается формирование новых первично-латеральных зубов. Однако половину их ряда закрывает нимфа удлинняющегося наружного лигамента. На замочной площадке постпровинкулума ямка внутреннего лигамента полностью редуцирована, а из 10–12 ювенильных зубов предшествующей стадии на ее центральной и задней частях можно обнаружить не более 5–6.

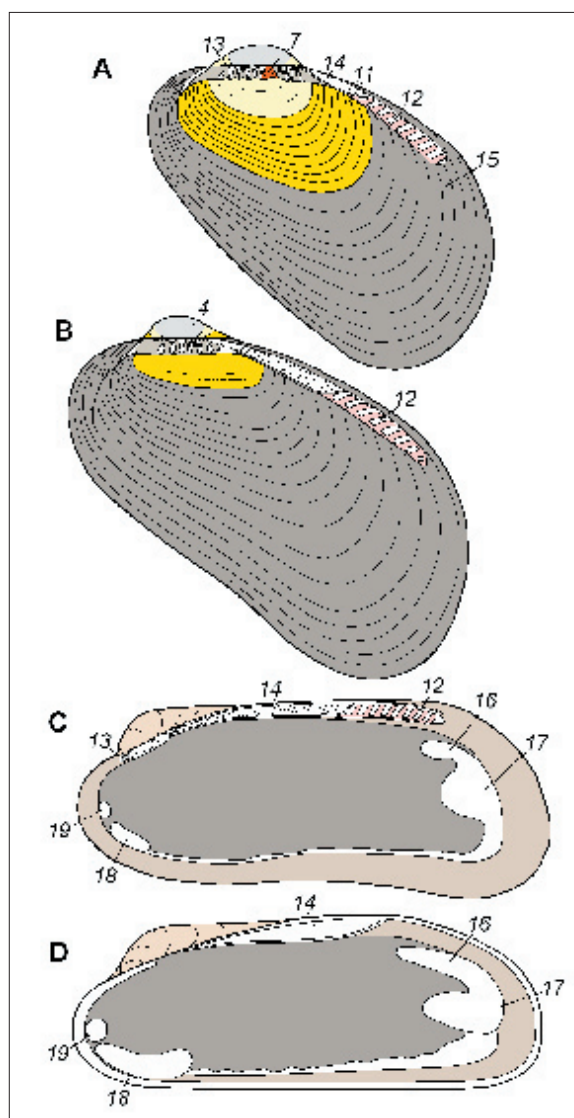
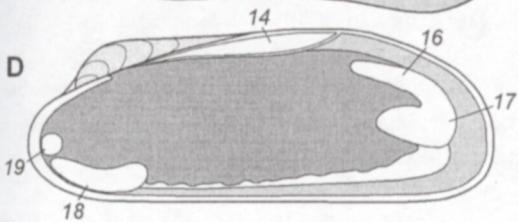
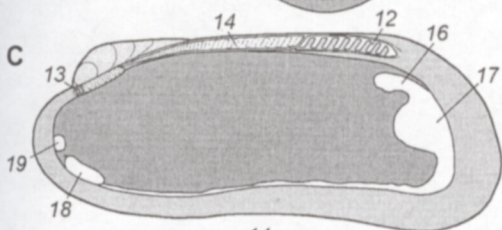
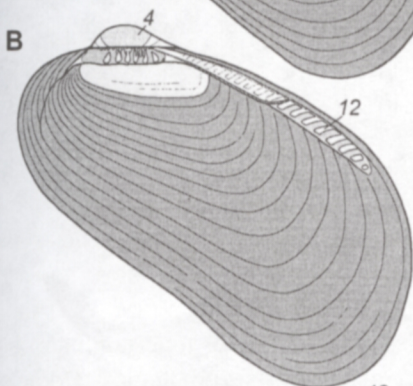
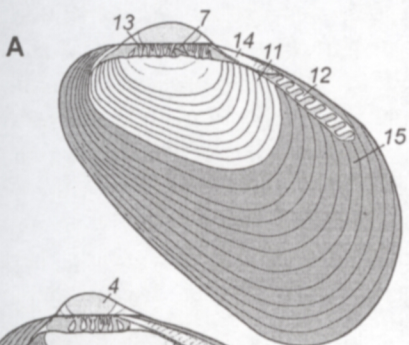


Рис. 2. Ювенильное развитие *Adula falcatooides*. **А** – правая створка раковины с внутренней стороны, длина 990 мкм; **В** – ювенильная раковина длиной 1740 мкм; **С** – ювенильная раковина длиной около 3 мм; **Д** – раковина взрослой особи длиной 21 мм. Условные обозначения: 13 – пост-ювенильные зубы, подобные прекардинальным; 14 – наружный лигамент; 15 – диссоконх; 16 – задний ретрактор; 17 – задний аддуктор; 18 – передний аддуктор; 19 – передний ретрактор. Остальные обозначения см. на рис. 1.

Fig. 2. Juvenile development of *Adula falcatooides*. **A** – right shell valve internally, 990 μm long; **B** – juvenile shell, 1740 μm long; **C** – juvenile shell, at a length of about 3 mm; **D** – adult shell, 21 mm long. Numerals: 13 – post-juvenile teeth similar to precardinal teeth; 14 – external ligament; 15 – dissoconch; 16 – posterior retractor; 17 – posterior adductor; 18 – anterior adductor; 19 – anterior retractor. Other numerals are the same as given in Fig. 1.



На внутренней стороне раковины длиной около 3 мм (рис. 2С) появляются отпечатки переднего сравнительно крупного аддуктора, расположенного вентрально, небольшого и округленного переднего педально-биссусного ретрактора, а также заднего аддуктора, соединенного с ретрактором. Под макушкой иногда сохраняются полуредуцированные остатки ювенильных зубов постпровинкулюма, а позади лигамента хорошо выражены первично-латеральные зубы. Вместе с тем дальнейшее увеличение их количества не происходит. На наружной стороне раковины на некоторых комаргинальных валиках вентрального поля образуются небольшие нодулы.

Для взрослых форм с длиной раковины более 5–7 мм (рис. 2D) характерно отсутствие первично-латеральных зубов и ювенильных зубов постпровинкулюма, как и самой площадки постпровинкулюма, закрытой переднедорсальным отгибом раковины. На вентральном и переднем полях наружной стороны раковины формируется скульптура, состоящая из прерывистых, почти прямых или наклоненных ребер радиального направления. Угол наклона ребер около 10–15°. Однако ребра вентрального поля наклонены назад, а переднего – вперед. На границе полей пересекающиеся ребра образуют рису-

нок из ромбовидных ячеек. Заднее поле раковины обычно покрыто тонкими биссусными нитями или их пластинчатыми основаниями, расположенными комаргинально, в виде чешуек, между которыми накапливается абразивный материал.

Таким образом, в ходе онтогенетического развития *A. falcatoides* сменяется четыре типа раковины, соответствующих стадиям морфогенеза. На стадии PD-I формируется провинкулюм и его зубы, состоящие из переднего, центрального и заднего рядов. На стадии PD-II число и размеры провинкулярных зубов увеличиваются, а на границе их центрального и заднего ряда появляется ямка первичного (внутреннего) лигамента. На стадии N позади постпровинкулюма образуются первично-латеральные зубы, а ямка первичного лигамента постепенно редуцируется. На ранних этапах стадии D постпровинкулярные зубы трансформируются в более крупные ювенильные, количество первично-латеральных зубов продолжает увеличиваться, но первые зубы этого ряда начинают зарастать слоями нимфы вторичного (наружного) лигамента. У ювенильных форм рост первично-латеральных зубов прекращается. У взрослых форм с длиной раковины более 5–7 мм первично-латеральные зубы отсутствуют.

Обсуждение

Морфоструктуры ювенильных стадий часто недоразвиты или редуцированы, и, вероятно по этой причине, в качестве таксономических признаков их обычно не рассматривают [Евсеев и др., 2004a]. Однако некоторые из них могут сохраняться и у взрослых форм. У *Adula*

это задние первично-латеральные зубы, или «кренуляция задне-дорсального края раковины» [Soot-Ryen, 1955, 1969]. Эти зубы, как можно видеть на примере *A. falcatoides*, появляются попарно, располагаясь первоначально на расстоянии 25–28 мкм друг от друга. В ходе роста

их интердентальное расстояние постепенно увеличивается, достигая на стадии диссоконха 40–45 мкм. Однако при сравнении этого типа зубов с гомологичными по топологии зубами *A. schmidt* (рис. 3А) оказывается, что у последнего зубы не первичные латеральные, а вторичные, формирующиеся на стадии

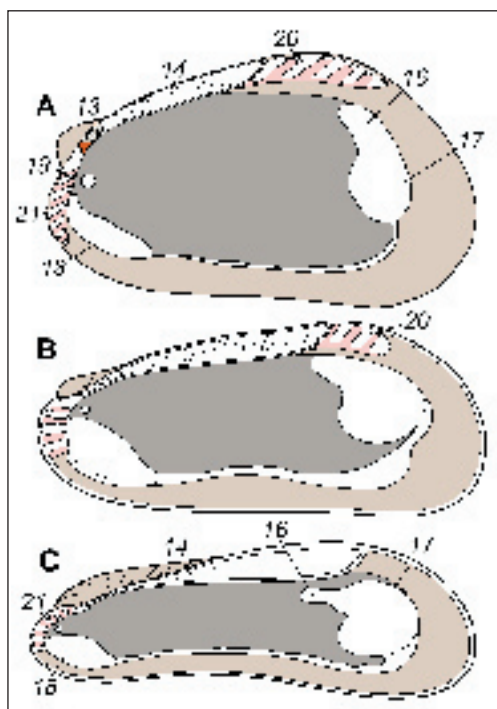
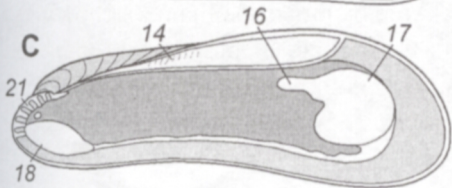
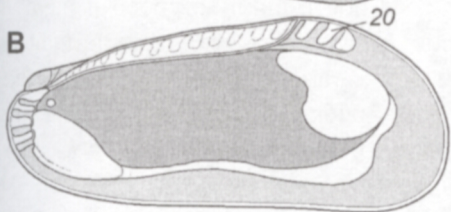
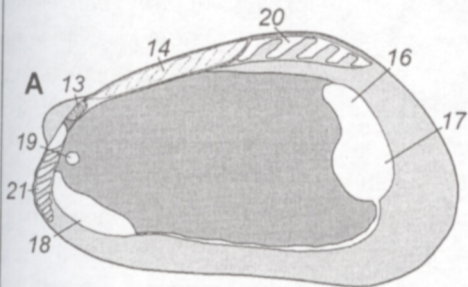


Рис. 3. Морфоструктуры ювенильных и взрослых *Adula schmidt*. **А** – правая створка ювенильной раковины с внутренней стороны, длина 1100 мкм; **В** – ювенильная раковина длиной около 3 мм; **С** – раковина взрослой особи длиной 8 мм. Условные обозначения: 20 – задние вторично-латеральные зубы; 21 – передние зубы псевдокренуляционного типа. Остальные обозначения см. на рис. 1, 2.

Fig. 3. Morphostructures of juvenile and adult *Adula schmidt*. **A** – right valve of juvenile shell internally, 1100 μm long; **B** – juvenile shell at a length of about 3 mm; **C** – adult shell, 8 mm long. Numerals: 20 – posterior secondary lateral teeth; 21 – anterior teeth similar to pseudocrenulative teeth. Other numerals are the same as given in Figs. 1, 2.

диссоконха и встречающиеся у многих других митилид [Siddall, 1980; Fuller, Lutz, 1989]. От первичных зубов они отличаются бóльшим углом наклона и интердентальным расстоянием, которое у *A. schmidt* изменяется от 30–35 до 80–110 мкм. Помимо вторичных зубов, передний край ювенильных и взрослых *A. schmidt* (рис. 3В, С) несет еще один тип латеральных зубов, топологически сходный с псевдокренуляционными зубами Septiferinae [Евсеев и др., 2004б] и формирующийся, как и вторично-латеральные, на стадии диссоконха. Стадия непиоконха с ее первично-латеральными зубами у *A. schmidt* отсутствует. Из этого следует, что если онтогенетические события, когда одна из ранних стадий выпадает, а следующая приобретает новообразования, рассматривать с позиций филогении, то *A. falcatooides* по отношению к *A. schmidt* несомненно занимает анцестральное положение. В таксономическом отношении такие признаки, как присутствие или отсутствие непиоконха и его первично-латеральных зубов, по рангу занимают очевидно более высокое положение, чем онтогенетически поздние морфоструктуры диссоконха, к которым относятся вторично-латеральные и псевдокренуляционные зубы, а также радиальная скульптура.

Помимо *Adula*, в составе рассматриваемого подсемейства более 30 видов *Lithophaga*, всверливающих главным образом в кораллы. Из них морфогенез ранних стадий изучен у *Lithophaga lessepsiana* [Mokady et al., 1992]. Онтогенетическое развитие раковины этого вида, как и *A. falcatooides* или *A. californiensis* [Lough, Conor, 1971], начинается с D-образного про-



диссоконха (PD-I), достигающего в длину 90–120 мкм. Затем стадию PD-I, подобно *A. falcatooides* или *A. schmidtii*, сменяет стадия PD-II. В ходе дальнейшего развития *L. lessepsiana*, как показывают наши материалы (рис. 4А), формируется диссоконх. Однако, в отличие от диссоконха вышеуказанных видов *Adula*, здесь он не имеет ни передних, ни задних латеральных зубов.

Среди остальных видов *Lithophaga*, в числе которых распространенные в Западной Пацифике *L. hanleyana* (Reeve, 1857), *L. antillarum* (Orbigny, 1842), *L. obesa* (Philippi, 1847), *L. nasuta* (Philippi, 1846), *L. malaccana* (Reeve, 1857), *L. simplex* Iredale, 1939, *L. teres* (Philippi, 1846) и *L. zitteliana* Dunker, 1882, задние латеральные зубы обнаружены лишь у двух последних. При этом как у *L. zitteliana*, так и у *L. teres*

(рис. 4В) они являются первичными и сохраняются почти без существенных изменений и во взрослом состоянии (см. таблицу).

Таксономически важной особенностью этих двух видов является их радиальная скульптура, формирующаяся на вентральном и частично на переднем поле диссоконха. Ее образование начинается с периостракумных нодул на вентральном поле, которые по мере роста диссоконха выстраиваются в извилисто-прерывистые ряды. Под периостракумом поверхность диссоконха ранних стадий гладкая или с едва заметными радиальными полосками, отличающимися по буроватому цвету. В ходе роста ширина ребер и разделяющие их промежутки увеличиваются. Вместе с тем по размерным характеристикам ребра ювенильных и взрослых *L. teres* не отличимы от ребер *L. zitteliana* и *A. falcatooides*.

Аналогичные радиальные ребра, а также задние первично-латеральные зубы характерны и для *L. lithophaga* (Linnaeus, 1758), всверливающих в более плотные карбонатные породы осадочного происхождения [Yonge, 1955; Kleemann, 1984; Galinou-Mitsoudi, Sinis, 1997]. У остальных видов рода, обитающих в живых и мертвых коралловых колониях, периостракумная поверхность диссоконха покрыта инкрустациями, состоящими из полупрозрачной органической матрицы и абразионного материала [Евсеев, Чан-Динь Нам, 1989]. Однако непиоконх, как и первично-латеральные зубы, ни у одного из этих видов не обнаружены. Таким образом, с позиций филогении высоко специализированные формы *Lithophaga*, подобные *L. lessepsiana*,

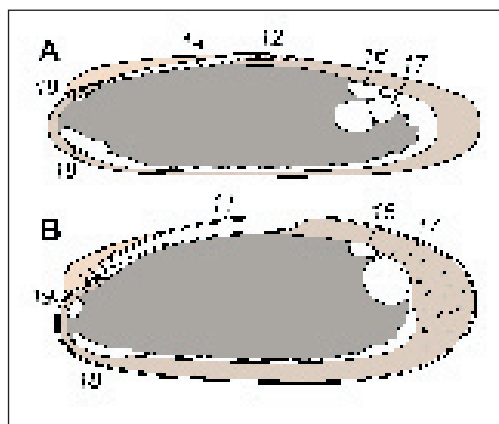
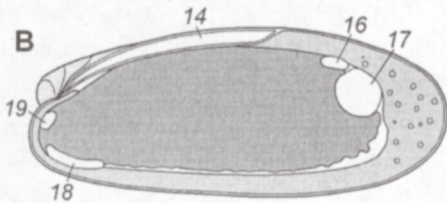
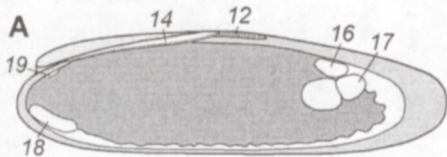


Рис. 4. Морфоструктуры ювенильных и взрослых Lithophaginae. **А** – правая створка взрослой раковины *Lithophaga teres*, длина 21 мм; **В** – ювенильная раковина *L. lessepsiana*, длина 2800 мкм. Условные обозначения см. на рис. 1, 2.

Fig. 4. Morphostructures of juvenile and adult Lithophaginae. **A** – right valve of adult *Lithophaga teres*, 21 mm long; **B** – juvenile shell of *L. lessepsiana*, 2800 μm long. Other numerals are the same as given in Figs. 1, 2.



Размерные характеристики стадий и морфоструктур личиночных, ювенильных и взрослых раковин Lithophaginae, Musculinae и Modioliinae
Dimensional characters of larval, juvenile and adult shell morphostructures Lithophaginae, Musculinae and Modioliinae

Виды	Стадии и морфоструктуры								
	Длина раковины, мкм			Расстояние между зубами, мкм				Ширина ребер и их промежутков, мкм	
	PD-I	PD-II	N	pL ₁	cJ ₁	pL ₂	aL ₂	sR	dR
<i>Adula falcatoides</i>	100–120	240–260	450–550	25–45 —	20–25 —	— —	— —	25–30 120–220	80–90 200–250
<i>A. schmidtii</i>	100–110	300–330	—	— —	— —	30–110 —	50–60 200–250	— —	— —
<i>Lithophaga lessepsiana</i>	90–120	300–330	—	— —	— —	— —	— —	— —	— —
<i>L. teres</i>	?	200–240	550–670	32–35 35–40	— —	— —	— —	25–35 200–250	80–90 150–200
<i>Bonula silicula</i>	160–190	—	550–650	30–40 40–45	— —	— —	— —	— —	— —
<i>Gregariella coralliophaga</i>	110–130	260–310	660–730	20–25 —	— —	35–40 240–270	40–45 100–220	14–18 170–220	15–20 60–90
<i>Idasola japonica</i>	100–120	380–420	650–700	40–45 60–80	? 55–65	— —	— —	— —	— —
<i>Modiolus difficilis</i>	110–120	280–300	500–700	10–25 —	— —	— —	— —	— —	— —

Примечание. Условные обозначения: PD-I, продиссоконх I; PD-II, продиссоконх II; N – неплюсок; pL₁ – задние первично-латеральные зубы; cJ₁ – ювенильные зубы постпривинкулюма; pL₂ – задние вторично-латеральные зубы; aL₂ – передние псевдокренуляционные зубы; sR – ширина радиальных ребер; dR – ширина межреберных промежутков. Размерные параметры взрослых моллюсков показаны второй строкой и выделены полужирным шрифтом. «?» – морфоструктура выражена недостаточно отчетливо; «–» – морфоструктура отсутствует.

личинки которых оседают на живые кораллы *Stylophora pistillata* и метаморфоз которых происходит лишь в присутствии данного вида коралла [Mokady et al., 1991], могут рассматриваться как прогенетические по отношению к формам, подобным *L. teres*, всверливающимся в отмершие части коралловых колоний широкого видового разнообразия [Morton, 1983].

Из митилид, обитающих в мертвых кораллах, заслуживают внимания сравнительно распространенные *Botula silicula* (Lamarck, 1819), относившиеся первоначально к *Lithophaga* [Jukes-Browne, 1905], но позже включенные в подсемейство Modiolinae [Soot-Ryen, 1969]. По общей морфологии раковины взрослые *B. silicula* (рис. 5А) сопоставимы как с видами *Adula*, так и *Lithophaga*. Их раковина удлиненная, искривленно-цилиндрическая, с умеренно-высокой макушкой терминального расположения и узким отворотом передне-дорсального края. Ее наружная поверхность покрыта гладким плотным темно-коричневым periostracumом, но заднее поле не отделено от вентрального складкой, и на нем нет ни щетинок, как у таксонов *Adula*, ни инкрустаций, как у *Lithophaga*. Однако на ювенильных стадиях диссоконх *B. silicula* имеет, подобно *A. falcatooides*, постеро-вентральную складку и тонкие комаргинальные валики, несущие periostracumные нодулы.

На внутренней стороне взрослой раковины *B. silicula* хорошо выражены первично-латеральные зубы, по форме, размерам и расположению сходные с зубами взрослых *L. teres*. Однако в ходе развития *B. silicula* после стадии PD-I формируется непиоконх, а не PD-II, как

у *L. teres* и *A. falcatooides* или *Modiolus difficilis* (см. таблицу). Помимо этого, отпечатки переднего биссусного ретрактора *B. silicula* расположены не вблизи переднего аддуктора, как у таксонов *Adula* и *Lithophaga*, и не в подмакушечной полости, как у *Modiolus*, а на отвороте передне-дорсального края [Wilson, Tait, 1984]. Входной и выводной сифоны *B. silicula*, в отличие от *Adula* и *Lithophaga*, обособлены и не снабжены сверлительной железой, как

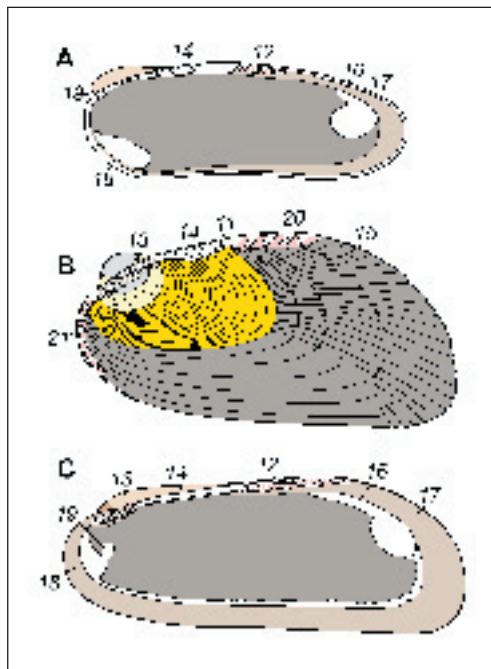
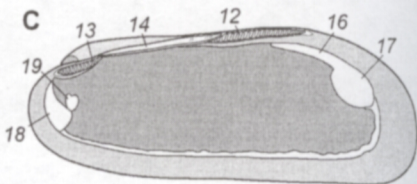
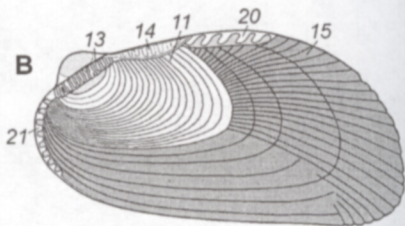
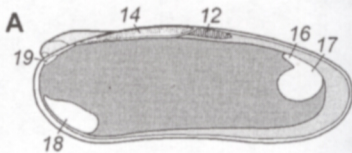


Рис. 5. Морфоструктуры всверливающих Modiolinae и Musculinae. **А** – правая створка взрослой раковины *Botula silicula*, длина 14 мм; **В** – ювенильная раковина *Gregariella coralliophaga*, длина 1070 мкм; **С** – взрослая раковина *Idasola japonica*, длина 13 мм. Условные обозначения см. на рис. 1–3.

Fig. 5. Morphostructures of rock- and wooden-boring Modiolinae and Musculinae. **A** – right valve of adult *Botula silicula*, 14 mm long; **B** – juvenile shell of *Gregariella coralliophaga*, 1070 μm long; **C** – adult shell of *Idasola japonica*, 13 mm long. Other numerals are the same as given in Figs. 1–3.



и виды *Adula* и некоторые *Lithophaga* (*L. teres* и *L. lithophaga*). Вместе с тем у остальных видов *Lithophaga*, выделенных в подрод *Leiosolenus*, сверлительный комплекс состоит из желез переднего, вентрального, задне-дорсального, заднего и сифонального расположения [Morton, Scott, 1980].

Таким образом, с одной стороны, *B. silicula* – это биссусный литобионт со специализированными чертами, которыми являются удлинённо-цилиндрическая форма раковины и ее утолщенные края, низкие макушки, сдвинутые антерально, вторично утолщенный периостракум, массивные удлинённые сифоны, а также передняя и постеродорсальная сверлительные железы [Wilson, Tait, 1984]. Важной характеристикой *B. silicula* является и нора, стенки которой, в отличие от видов *Lithophaga*, сохраняют продольные желобки и выступы в местах расположения дорсального и вентрального краев раковины [Gohar, Soliman, 1963]. Если, основываясь на этих особенностях, сравнить *B. silicula* с остальными литобионтами, образующими ряд, начинающийся от высокоспециализированных *L. lessepsiana* и *Fungiacava* и завершающийся видами *Adula*, то место *B. silicula*, очевидно, находится в конце этого ряда, возможно, между *Adula* и *L. lithophaga* [Goreau et al., 1969; Frankboner, 1971; Morton, 1982, 1983; Scott, 1988; Mokady et al., 1992, 1994].

С другой стороны, *B. silicula* присущи черты *Mytilidae*, среди которых не только общий план строения и структурные особенности, но и общий ход морфогенетического развития. В свете этих представлений *B. silicula* может быть сопоставим с *A. falcatoides*,

L. teres или *M. difficilis*, а также с другими видами *Modiolinae* [Fuller, Lutz, 1989; Ozawa, Sekiguchi, 2002; Okutani et al., 2003], в ходе развития которых формируются первично-латеральные зубы. Вместе с тем в развитии *B. silicula* отсутствует стадия PD-II. Подобное онтогенетическое событие, предшествующее образованию морфоструктур непиоконха и диссоконха и указывающее на смену морфогенетического модуса, в контексте филогении может рассматриваться как более важное, по сравнению с последующим удлинением сифонов, образованием сверлительных желез, нодулярного утолщения периостракума и других приспособлений к всверливанию и обитанию в норах. Следовательно, *B. silicula*, *L. lithophaga* и *A. falcatoides* – это разные филогенетические линии модиолоидного происхождения. В таксономическом отношении такие онтогенетически ранние события в морфогенезе *B. silicula*, как делеция продиссоконха II и пролонгация одной из морфоструктур непиоконха (первично-латеральные зубы) на стадию диссоконха, дают основание и *B. silicula* выделить в отдельное подсемейство, сестринское с *Lithophaginae* и *Adulinae* [Scarlato, Starobogatov, 1984].

Ювенильная раковина *Gregariella coralliophaga* (Gmelin, 1791), также являющегося литобионтом мертвых кораллов, но относящегося к *Crenellinae* или *Musculinae* [Soot-Ryen, 1969; Habe, 1977; Wang, 1997], имеет удлинённую форму, расширяющуюся кзади и образующую угол в месте перехода заднего края в вентральный (рис. 5В). На поверхности раковины заметно выражена постеро-вентральная складка, а впереди нее – пологая седловина. Одной

из особенностей раковины, отличающей ее от *A. falcatoides*, *L. lithophaga* и *B. silicula*, являются высокие радиальные ребра с нодулами-валиками, переходящими в межреберные перемычки. Наиболее широкие из них находятся на заднем поле и задней части вентрального, на переднем поле они узкие, искривленно-прерывистые, а на передней части вентрального поля, подобно таксонам Musculinae или Crenellinae, отсутствуют. Заднее поле, по сравнению с *A. falcatoides*, несет более длинные и спутанные волосовидные выросты биссуса, маскирующие устья полостей или пустых нор, в которых обычно обитает этот литобионт. Позади лигамента расположен ряд из 10–15 первично-латеральных зубов, сменяющихся на расстоянии 330–360 мкм от лигаментной ямки на вторично-латеральные (см. таблицу). На передне-дорсальном и переднем краях имеются 5–7 псевдокренуляционных зубов, размеры которых уменьшаются по мере удаления от макушки, в отличие от кренуляционных, зависящих от ширины радиальных ребер [Евсеев и др., 2004б].

Сифоны у этого вида также представлены тубулярным (выводным) и лопастным (входным), но в отличие от гипертрофированных сифонов *Adula* и *Lithophaga*, из раковины обычно выступает лишь короткий и тонкостенный выводной сифон, как у *Musculista senhousia*, *M. difficilis*, *Limnoperna fortunei* или *Xenostrobus securis* [Morton, 1974; Wilson, 1998; Kimura et al., 1999]. Отпечатки утолщенного переднего ретрактора расположены в подмакушечной полости, но на ее передней стенке, в отличие от *Modiolus*, где они находятся на задней стенке, или от *Botula*,

где отпечатки расположены на отвороте передне-дорсального края. Как и у таксонов Lithophaginae, у *G. coralliophaga* имеются также и сверлительные железы. Однако их набор ограничен в основном двумя типами – переднего и вентрального расположения [Morton, 1982]. Таким образом, в качестве адаптаций, указывающих на обитание *G. coralliophaga* в норах, могут рассматриваться сверлительные железы средней складки передней и вентральной мантии, а также мелкие периостракумные нодулы, сидящие на тонких комаргинальных валиках непиоконха, расположенных через 30–35 мкм, или равномерно рассеянные по всей поверхности диссоконха, как у *L. lessepsiana*. Морфологические особенности остальных органов, включая структуры ювенильной и взрослой раковины *G. coralliophaga*, характерны для таксонов Musculinae [Зайцева, Малахов, 1992].

Помимо литобионтов, в составе семейства Mytilidae есть и другие виды с удлинённым телом, близким по форме к *A. falcatoides*. Один из них – *Idasola japonica* Habe, 1976, обитающий в плавающей или попавшей на морское дно древесине, как, возможно, и остальные виды этого рода [Turner, 1973]. Взрослая раковина *I. japonica* (рис. 5С) сравнительно уплощенная, с низкой макушкой, образованной довольно крупным темно-коричневым продиссоконхом II (см. таблицу). Поверхность непиоконха и диссоконха покрыта тонким бледно-коричневатым периостракумом, под которым заметны комаргинальные валики, более выраженные на переднем и вентральном полях. В некоторых местах вентрального поля диссоконха на комаргинальных валиках можно

обнаружить неотчетливо-прерывистые бугорки радиального расположения. Расстояние между рядами этих бугорков, как и между ребрами взрослых *A. falcatoides*, примерно 160–220 мкм. На гладком заднем поле к коричневому периостракуму прикреплены редкие щетинки длиной до 1.2–1.5 мм. По толщине, длине и пластинчато-треугольной форме оснований щетинки отличаются от волосовидно-спутанных биссусных нитей заднего поля *A. schmidtii* и *G. coralliophaga*.

На внутренней стороне взрослой раковины *I. japonica* присутствуют задние латеральные и передние зубы. Задние по топологии и форме подобны первично-латеральным зубам *A. falcatoides*, *B. silicula* или *G. coralliophaga*. Однако их интердентальное расстояние заметно выше (см. таблицу), чем у первичных латеральных гомологов *Lithophaginae*. Передние зубы *I. japonica*, в отличие от более крупных зубов *A. schmidtii* и *G. coralliophaga*, формирующихся на стадии диссоконха вдоль искривленного передне-дорсального края, расположены в виде почти прямого или слабо вогнутого ряда, имеющего антеральное и постеральное заострения. По конфигурации, форме и интердентальному расстоянию их можно сравнивать лишь с зубами провинкулярного происхождения, обнаруженными на постпровинкулюме (рис. 2А), встречающимися у взрослых особей *Dacrydiinae* [Salas, Gofas, 1997] и известными также у ювенильных *Idasola* [Lutz et al., 1980]. Более широкие и низкие псевдокренуляционные зубы таксонов *Musculinae*, *Brachidontinae* и *Septiferinae* [Евсеев и др., 2004а; Evseev et al., 2004] и зубы дизодонтного типа

[Siddall, 1980], расположенные, как и зубы *I. japonica*, на антеро-дорсальном крае раковины, формируются обычно на стадии диссоконха.

Из особенностей диссоконха *I. japonica* следует отметить также его мускульные отпечатки. У заднего аддуктора они небольшие, округленно-овальные, по очертаниям и расположению сходные с таковыми специализированных литофаг, всверливающих в живые кораллы. Однако ретракторы вытянуты далеко вперед, почти под центральную часть задне-латерального зубного ряда, что обычно свойственно таксонам *Musculinae* [Soot-Ryen, 1955], но не известно у *Lithophaginae*. Отпечаток переднего аддуктора *I. japonica* имеет своеобразную клиновидную форму и занимает антеральное положение, в отличие от антеро-вентрального положения отпечатка у таксонов *Lithophaginae* и *Musculinae*. Вместе с тем передний ретрактор по отношению к аддуктору расположен почти так, как у *Adulinae* и *Musculinae*. Остальные внутренние органы, очевидно, не изучены. Следовательно, по типу и происхождению передних зубов, «ненодулярному» периостракуму, конфигурации аддукторных и ретракторных мускулов, как, вероятно, и гиперморфозу продиссоконха II, *I. japonica* не могут быть включены в состав *Lithophaginae*, *Adulinae* или *Musculinae*.

Морфоструктуры стадий и их онтогенетическая последовательность могут быть использованы также и для реконструкции филогенетических отношений, существующих между современными литобионтами. Однако прежде чем реконструировать эти отношения, необходимо определить, какие из при-

знаков являются примитивными (анцестральными) по отношению к другим, филогенетически продвинутым, или децестральным. Для этого рассматриваемые таксоны разделим на группы, или модусы [De Beer, 1958], характеризующиеся определенной последовательностью стадий и морфоструктурами, формирующимися в ходе развития этих стадий (рис. 6). Модус Ia образован таксонами, в онтогенезе которых 4 стадии и первично-латеральные зубы, отсутствующие на диссоконхе взрослых форм или пролонгированные на их диссоконх (модус Ib). В развитии таксонов модуса II – три стадии (отсутствует PD-II) и есть первично-латеральные зубы, пролонгированные на стадию диссоконха взрослых форм. Модус III состоит из таксонов, в развитии которых 4 стадии, а также присутствуют первичные и вторичные латеральные зубы. У таксонов модуса IV 3 стадии (отсутствует N) и имеются вторично-латеральные зубы. Модус V образован таксонами, у которых также 3 стадии, но отсутствуют латеральные зубы. Таким образом, принимая во внимание онтогенетическую последовательность латеральных зубов, завершающуюся вторичными зубами, можно полагать, что таксоны, несущие эту морфоструктуру (модусы III и IV), не могут быть анцестральными, как и таксоны, в ходе развития которых выпала стадия N и ее первично-латеральные зубы, а вторичные зубы стадии D не сформировались или были редуцированы (модус V).

В схеме, построенной по признакам этих модусов, 5 филогенетических линий (рис. 6). Одну из них образуют Adulinae [Scarlato, Starobogatov, 1984], представленные *A. falcatooides*, зани-

мающим анцестральное положение, и децестральным *A. schmidtii*. Вторая линия состоит из Lithophaginae, в составе которых насчитывается более 20 таксонов [Soot-Ryen, 1955; Habe, 1977; Wang, 1997]. Однако в филогенетическом отношении эти таксоны могут быть разделены на 3 группы: 1 – формы, подобные *L. lithophaga*, занимающие среди современных видов анцестральное положение; 2 – формы, подобные *L. teres*, занимающие по отношению к первой группе децестральное положение; 3 – специализированные формы, подобные *L. lessepsiana*, филогенетически значимые признаки которых редуцированы. Палеозойские формы, не связанные с коралловыми рифами, образуют, вероятно, отдельную группу (*Lithophaga* spp.). Третья линия образована подсемейством Botulinae, в состав которого входит один современный вид [Scarlato, Starobogatov, 1984]. Возможно, к этой же линии относятся и высоко специализированные *Fungiacava eilatensis*, занимающие по отношению к *B. silicula* децестральное положение.

Морфогенез ранних стадий *I. japonica* и морфологически близких к ним видов *Adipicola* [Dell, 1987], образующих отдельную филогенетическую линию, недостаточно изучен. Однако данные по молекулярным последовательностям [Distel et al., 2000], как и по морфологическим признакам ювенильных *Idasola argentea* [Lutz et al., 1980] и взрослых *I. japonica*, дают основание рассматривать эти таксоны как децестральные по отношению к глубоководным формам *Bathymodiolus* [Okutani et al., 2003]. Наконец, последнюю филогенетическую линию, в которую входят *G. coralliophaga*, образуют

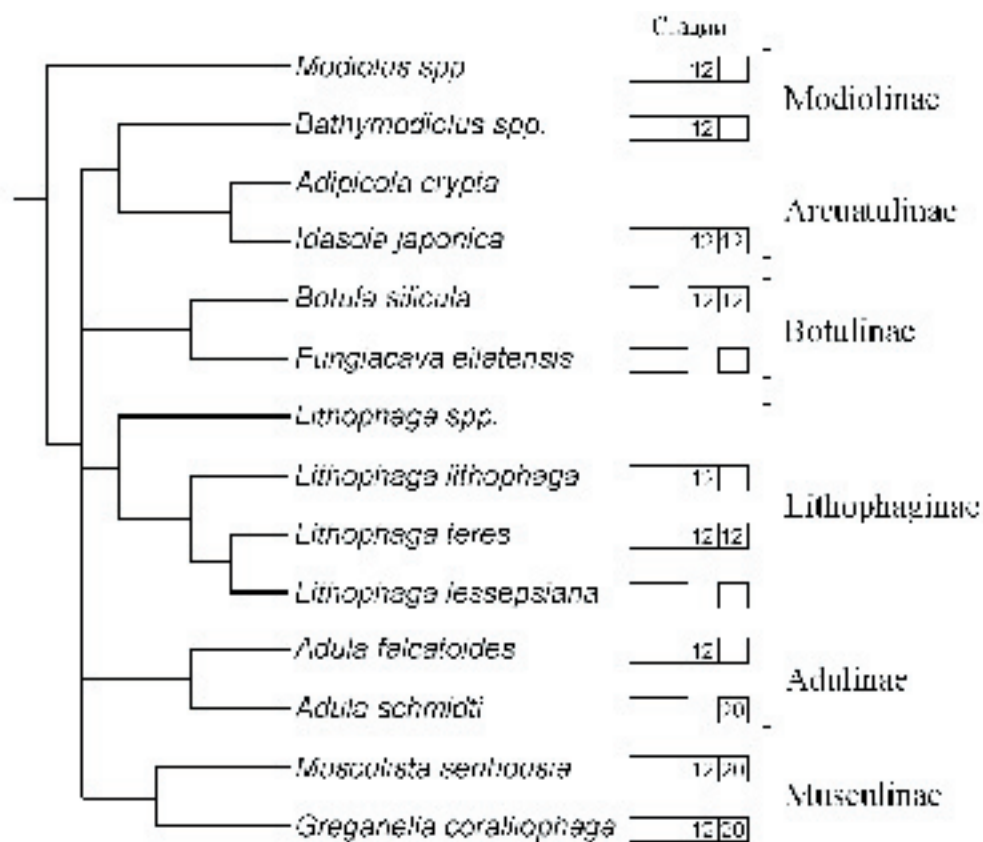


Рис. 6. Филогенетическая схема ювенильных и взрослых форм Adulinae, Lithophaginae, Botulinae, Arcuatulinae, Modiolinae и Musculinae. Таксономическая классификация по: Scarlato, Starobogatov, 1984. Условные обозначения см. на рис. 1, 3.

Fig. 6. Phylogenetic scheme of juvenile and adult Adulinae, Lithophaginae, Botulinae, Arcuatulinae, Modiolinae and Musculinae. For the taxonomy see Scarlato, Starobogatov, 1984. Numerals are given in Figs. 1, 3.

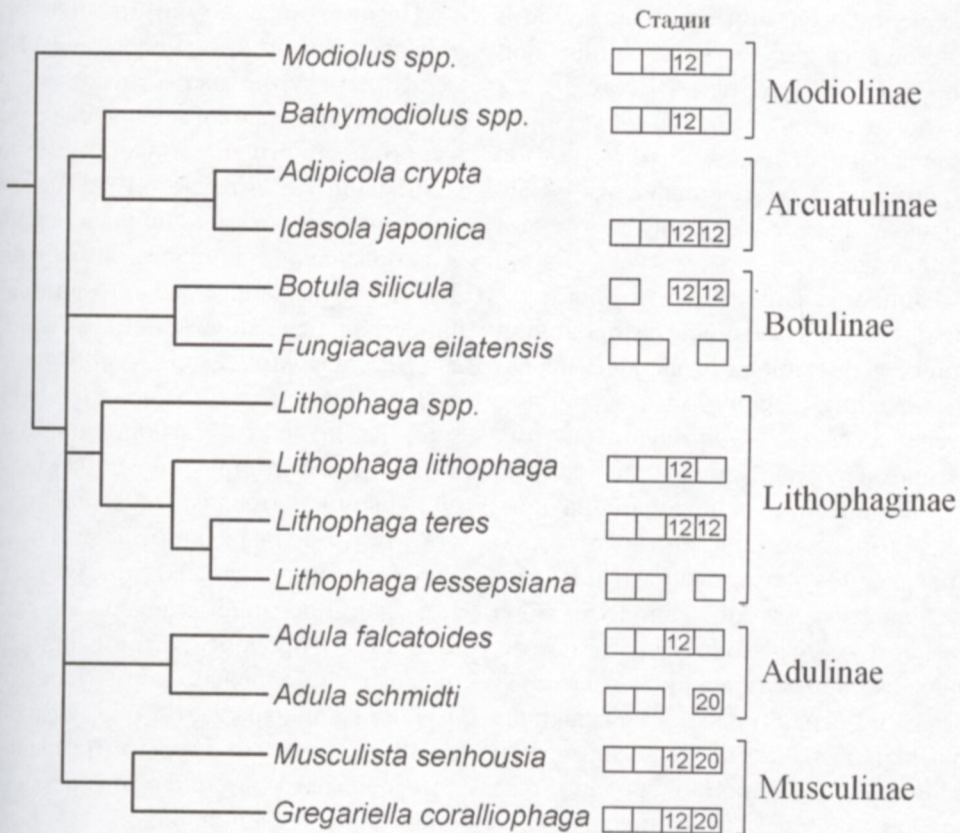
таксоны Musculinae. В качестве предков всех вышеуказанных линий могут быть модиолоидные формы, подобные

современным *M. difficilis*, *M. auriculatus* или *M. modiolus* [Fuller, Lutz, 1989; Distel, 2000; Steiner, Hammer, 2000].

Закключение

Полученные сведения по морфогенезу ранних стадий всверливающих моллюсков позволяют сделать ряд важных заключений, касающихся как их таксономии и филогении, так и морфогенетических модусов,

характеризующих развитие Mytilidae в целом [Evseev et al., в печати]. Морфологические особенности взрослых форм этой группы, используемые в таксономических целях, сравнительно немногочисленны и несут конвергент-



ные черты, связанные с адаптациями к всверливанию и расширению нор в плотных субстратах. Вместе с тем топология и конфигурация их крупных мускулов или отпечатков этих мускулов на раковине, а также морфологические признаки ранних стадий онтогенеза недостаточно изучены.

Ранние стадии и их морфоструктуры, к которым относятся провинкулярные и постпровинкулярные, передние и задние, первичные и вторичные латеральные зубы, образуют систему признаков, обладающую, по сравнению с системой, основанной на признаках взрослых, новыми свойствами — направленностью развития и последовательностью формирования стадий и морфоструктур в ходе этого развития. Направленность развития дает возможность дифференцировать признаки на примитивные (обычно онтогенетически ранние) и эволюционно продвинутые, характерные для стадии диссоконха, а последовательность образования морфоструктур в ходе онтогенеза позволяет устанавливать местоположение и таксономический ранг признаков, повышающийся от диссоконха к продиссоконху. В итоге, использование морфоструктур ранних стадий в качестве таксономических признаков может привести к более совершенной классификации, по сравнению с общепризнанными или распространенными системами, построенными на признаках взрослых форм [Soot-Ryen, 1969; Habe, 1977; Скарлато, 1981; Wang, 1997].

Помимо таксономии, ранние стадии, их морфогенетические модусы и морфоструктуры важны также и при реконструкции филогенетических взаимоотношений, существующих между современными литобионтами. В филогенетической схеме, основанной на этих признаках, наиболее примитивные формы, образующие модус I, занимают анцестральное положение (*Modiolus* spp., *Bathymodiolus* spp., *A. falcatooides*, *L. lithophaga* и, возможно, *Lithophaga* spp.). Развитие этих таксонов проходит 4 стадии, а формирующиеся на стадии N первично-латеральные зубы отсутствуют у взрослых форм. У остальных таксонов, относящихся к другим модусам, формирование латеральных зубов может быть пролонгировано на стадию диссоконха взрослых форм (педоморфоз) или сопровождается образованием новой морфоструктуры (вторично-латеральные зубы), или в ходе развития происходит делеция одной из стадий (PD-II или N), или латеральные зубы оказываются полностью редуцированы (специализация). Филогенетическая схема, построенная на системе этих признаков, в общих чертах совпадает со схемами, основанными на молекулярных последовательностях нуклеиновых кислот [Distel, 2000; Steiner, Hammer, 2000], и может быть использована совместно с морфогенетическими модусами для выяснения путей и механизмов эволюции Mytilidae.

Благодарности

Автор признателен Ю.М. Яковлеву за предоставленные материалы по всверливающимся в древесину *Idasola*

japonica. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 02-04-49470).

Литература

- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004а. Личиночно-ювенильный морфогенез *Septifer keenae* (Bivalvia: Mytiloidea, Septiferidae) и проблемы рекапитуляционной филогении митилид // Зоологический журнал. Т. 83, вып. 11. С. 1317–1329.
- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004б. Морфогенез скульптуры, тасономические признаки и филогения *Septiferidae* (Bivalvia: Mytiloidea) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 8. С. 26–42.
- Евсеев Г.А., Чан-Динь Нам. 1989. Морфология и экология всверливающегося в живые кораллы двустворчатого моллюска *Lithophaga nasuta* // Биология прибрежных вод Вьетнама. Донные беспозвоночные южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 25–38.
- Зайцева Ю.Б., Малахов В.В. 1992. Онтогенез замка двустворчатого моллюска *Musculus discors* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 71, вып. 2. С. 147–150.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики. Аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.
- Arnaud P.M., Thomassin B.A. 1976. First record and adaptive significance of boring into a free-living scleractinian coral (*Heteropsammia mic helini*) by a date mussel (*Lithophaga lessepsi ana*) // Veliger. V. 18, N 4. P. 367–374.
- 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.
- Culliney J.L. 1971. Laboratory rearing of the larvae of the mahogany date mussel *Lithophaga bisulcata* // Bulletin of Marine Science. V. 21. P. 591–602.
- De Beer G.R. 1958. Embryos and ancestors. Oxford University Press. 197 p.
- Dell R.K. 1987. Mollusca of the family Mytilidae (Bivalvia) associated with organic remains of deep water off New Zealand, with revisions of the genera *Adipicola* Dautzenberg, 1927 and *Idasola* Iredale, 1915 // National Museum of New Zealand Record. V. 3. P. 17–36.
- Distel D.L. 2000. Phylogenetic relationships among Mytilidae (Bivalvia): 18S rRNA data suggest convergence in mytilid body plans // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 15. P. 25–33.
- Distel D.L., Baco A.R., Chuang E., Morrill W., Cavanaugh C., Smith S.R. 2000. Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? // Nature. V. 403. P. 725–726.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2004. The early stage morphogenesis, taxonomy, and recapitulative phylogeny of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Proceedings of the XIX International Congress of Zoology. Beijing, China, August 23–27, 2004. P. 69–70.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. Early stage morphogenesis: an approach to problems of taxonomy, phylogeny and evolution of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Acta Zoologica Sinica (in press).
- Frankboner P.V. 1971. The ciliary currents associated with feeding, digestion and sediment removal in *Adula (Botula) falcata* Gould 1851 // Biological Bulletin of Marine Biological Laboratory, Woods Hole. V. 140. P. 28–45.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the northwestern Atlantic // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 69. P. 181–218.
- Galinou-Mitsoudi S., Sinis A.I. 1997. Ontogenesis and settlement of the date mussel *Lithophaga lithophaga* (L., 1758) (Bivalvia: Mytilidae) // Israel Journal of Zoology. V. 43. P. 167–183.
- Gohar H.A.F., Soliman G.N. 1963. On three mytilid species boring in living corals // Publications of Marine Biological Station, Al-Ghardaga (Red Sea). V. 12. P. 65–98.
- Goreau T.F., Goreau N.L., Soot-Ryen T., Yonge 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.
- Jukes-Browne A.J. 1905. A review of the genera of the family Mytilidae // Proceedings of the Malacological Society, London. V. 6. P. 211–224.
- Kimura T., Tabe M., Shikano Y. 1999. *Limnoperna fortunei kikuchii* Habe, 1981 (Bivalvia: Mytilidae) is a synonym of *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819): introduction into Japan from Australia and/or New Zealand // Venus. V. 58. P. 101–117.
- Kleemann K.H. 1984. *Lithophaga* (Bivalvia) from dead coral from the Great Barrier Reef, Australia // Journal of Molluscan Studies. V. 50. P. 192–230.
- Lough R.G., Connor J.J. 1971. Early embryonic stages of *Adula californiensis* (Pelecypoda: Mytilidae) and effect of temperature and sali-

- nity on development rate // *Marine Biology*. P. 118–125.
- Lutz R.A., Jablonsky D., Rhoads D.C., Turner R. 1980. Larval dispersal of deep-sea hydrothermal vent bivalves from the Galapagos Rift // *Marine Biology*. V. 57. P. 127–133.
- Mokady O., Arazi G., Bonar D.B., Loya Y. 1991. Coral-host specificity of settlement and metamorphosis of the date mussel *Lithophaga lessepsiana* (Vaillant, 1865) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 146. P. 205–216.
- Mokady O., Bonar D.B., Arazi G., Loya Y. 1992. Settlement and metamorphosis specificity of *Lithophaga simplex* Iredale, 1939 (Bivalvia: Mytilidae) on Red Sea corals // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 162. P. 243–251.
- Mokady O., Bonar D.B., Arazi G., Loya Y. 1993. Spawning and development of three coral-associated *Lithophaga* species in the Red Sea // *Marine Biology*. V. 115. P. 245–252.
- Mokady O., Rosenblatt S., Graur D., Loya Y. 1994. Coral-host specificity of Red Sea *Lithophaga* bivalves: interspecific and intraspecific variation in 12S mitochondrial ribosomal Rna // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. V. 3. P. 158–164.
- Morton B.S. 1974. Some aspects of the biology, population dynamics and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia: Mytilacea) // *Pacific Science*. V. 28. P. 19–33.
- Morton B.S., Scott P.J.B. 1980. Morphological and functional specializations of the shell, musculature and pallial glands in the Lithophaginae (Mollusca: Bivalvia) // *Journal of Zoology*. V. 192. P. 179–204.
- Morton B.S. 1982. The mode of life of *Gregariella corallophaga* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Mytilidae) with discussion on the evolution of the boring Lithophaginae and adaptive radiation in the Mytilidae // *Marine Flora and Fauna of Hong-Kong and South China Sea: Proceedings of the 1st International Marine Biology Workshop*. Hong-Kong: Hong-Kong University Press. P. 875–895.
- Morton B.S. 1983. Coral-associated bivalves of the Indo-Pacific // *The Mollusca*. V. 6. N.-Y.: Academic Press. P. 140–224.
- Okutani T., Fujiwara Y., Fujikura K., Miyake H., Kawato M. 2004. A mass aggregation of the mussel *Adipicola pacifica* (Bivalvia: Mytilidae) on submerged whale bones // *Venus*. V. 63. P. 61–64.
- 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, N 1–2. P. 25–39.
- 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 Mytilinea (Bivalvia) // *Malacological Review*. V. 13. P. 115–116.
- Scott P.J.B. 1988. Initial settlement behaviour and survivorship of *Lithophaga bisulcata* (Mytilidae: Lithophaginae) // *Journal of Molluscan Studies*. V. 54. P. 97–108.
- Siddall S. 1980. A clarification of the genus *Perna* (Mytilidae) // *Bulletin of Marine Sciences*. V. 30. N 4. P. 858–870.
- Soot-Ryen T. 1955. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda) // *Allan Hancock Pacific Expeditions*. N 20. P. 1–174.
- Soot-Ryen T. 1969. Superfamily Mytilacea Rafinesque, 1815 // *Treatise on invertebrate paleontology*. Part N. Mollusca 6, Bivalvia. V. 1. Geological Society of America and the University of Kansas. P. 271–281.
- Steiner G., Hammer S. 2000. Molecular phylogeny of the Bivalvia inferred from 18S rDNA sequences with particular reference to the Pteriomorphia // *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. N 177. London: Geological Society, London. Special Publications. P. 11–29.
- Turner R. 1973. Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep-sea // *Science*. V. 180. P. 1377–1379.
- Wang Z. 1997. Fauna Sinica. Phylum Mollusca. Order Mytiloida. Beijing: Science Press. 255 p.
- Wilson B. 1998. Subclass Pteriomorphia. Chapter 6 // *Mollusca: the southern synthesis*. Fauna Australia. V. 5. Part A. Melbourne: CSIRO Publishing. P. 249–253.
- Wilson B.R., Tait R. 1984. Systematics, anatomy and mechanisms of the rock-boring mytilid bivalve *Botula* // *Proceedings of Royal Society of Victoria*. V. 96. P. 113–125.
- Yonge C.M. 1955. Adaptation to rock-boring in *Botula* and *Lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae) with a discussion on the evolution of the habit // *Quarterly Journal of Microscopical Science*. V. 96. P. 383–410.
- atum noc, quam ia peruncur la aut intemus ina, cit vessedit, P. Si