Бюллетень Дальневосточного	The Bulletin of the Russian
малакологического общества	Far East Malacological Society
2008, вып. 12, с. 5–41	2008, vol. 12, pp. 5–41

Сравнительная морфология и проблемы таксономии пелагических личинок семейства Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) залива Петра Великого Японского моря

Г.А. Евсеев, Н.К. Колотухина

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

Изучали морфологические особенности и таксономический состав личинок семейства Mytilidae. Из 13 обнаруженных форм, 5 отнесены к подсемейству Mytilinae, 3 – Modiolinae, 2 – Musculinae, остальные – к Adulinae, Crenellinae и Septiferinae. Среди личиночных таксонов 4 являются новыми или ранее неизвестными в водах залива. Сравнительное изучение общей формы продиссоконха и особенностей провинкулюма таксонов показало, что: (а) морфоструктуры, используемые для идентификации компетентных личинок, характеризуются широким диапазоном полиморфности, позволяющей ранжировать их на низшие и высшие категории, но личиночные категории при этом не совпадают с категориями взрослых форм; (b) личиночные признаки состоят из наследуемых и онтогенетических новообразований, или собственных признаков стадии, но диссоконх наследует обычно не личиночные признаки, а признаки ювенильной стадии; (c) существующая таксономическая система, основанная на признаках только диссоконха, не может рассматриваться в качестве эффективного инструмента для решения проблем таксономии, филогении и эволюции ранних стадий онтогенеза.

Comparative morphology and problems of taxonomy of the mytilid pelagic larvae (Bivalvia: Mytilidae) 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 690041, Russia e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

The morphostructures and taxonomic composition of mytilid larval forms from plankton have been studied. Of 13 taxa found, five were identified as members of the subfamily Mytilinae, three as Modiolinae, and two – as Musculinae, the others as members of the Adulinae, Crenellinae and Septiferinae. Among larval taxa, four are new or unknown in waters of the bay and the rest are the low-boreal in distribution. The results of the comparative study of the prodissoconch morphology and provincular morphostructures show that (a) morphostructures used as taxonomic characters of competent larvae have a broad polymorphic spectrum; this common property makes it possible to separate larval characters into low-level and high-level categories; the larval categories, however, do not coincide with dissoconch categories; (b) the larval characters or own features of a stage; dissoconch, however, bears its own characters and heritage of juvenile stage (nepioconch), but not larval characters; (c) current taxonomic system based only on dissoconch characters cannot be considered as an instrument for solution of the problems of early stage taxonomy, phylogeny and evolution. Each of the stages including dissoconch needs its own taxonomic subsystem.

Личинки двустворчатых моллюсков являются важнейшим компонентом морской биоты, определяющим как таксономическое, экологическое и зоогеографическое разнообразие региона, так и продукционные возможности его донных сообществ. Вместе с тем из общего разнообразия моллюсков, достигающего в рассматриваемом регионе около 150 видов [Скарлато, 1981; Кафанов, 1991; Lutaenko, 2005, 2006], личиночное развитие описано не более, чем у 40. В числе их и виды Mytilidae, занимающие по уровню изученности одно из первых мест. Морфологические и экологические характеристики пелагических личинок этого семейства и широкое распространение его таксонов в планктоне дают возможность идентифицировать виды готовых к оседанию личинок и в полевых условиях [Куликова, 1978; Куликова и др., 1981; Касьянов и др., 1983; Куликова, Колотухина, 1989]. Однако несмотря на практическую полезность идентификационных признаков [Lutz et al., 1982a; Redfearn et al., 1986] и совершенствование методов их исследований [Turner, Boyle, 1974; Lutz, Hidu, 1979; Fuller, Lutz, 1989], наши представления о таксономической значимости личиночных признаков и механизмах личиночного разнообразия остаются неясными, а в некоторых случаях и противоречивыми.

С позиций таксономии, наиболее важной из личиночных морфоструктур является раковина. Образование ее начинается с первичного продиссоконха (PD-I), когда размеры личинки достигают 80–100 мкм [Loosanoff et al., 1966; Chanley, Andrews, 1971]. При этом у одних видов дорсальный край продиссоконха несет передние и задние провинкулярные зубы, у других – помимо передних и задних, формируются центральные зубы [Booth, 1977], а у ряда личиночных таксонов провинкулярные зубы первичного продиссоконха могут отсутствовать [Fuller, Lutz, 1989]. Вместе с тем, таксономическое значение ни одного из указанных признаков не изучено.

В ходе дальнейшего развития митилидной личинки к первичному продиссоконху прирастает вторичный (PD-II). Общая форма этого продиссоконха и часть его провинкулярных морфоструктур обычно используются в качестве идентификационных признаков. Однако в онтогенетическом развитии некоторых таксонов стадия вторичного продиссоконха, как и его морфоструктуры, отсутствует. Подобное морфогенетическое событие может иметь значение не только для таксономии, но и современной видообразовательной теории, построенной исключительно на признаках послеличиночной раковины, или диссоконха [Евсеев и др., 2006; Evseev et al., 2005].

Материалы по таксономической идентификации пелагических личинок Bivalvia в целом [Куликова, Колотухина, 1989; Ranson, 1960; Chanley, Andrews, 1971; Tanaka, 1980а–с; Tanaka, 1981], а также семейства Mytilidae [Tanaka, 1979а–с; Ozawa, Sekiguchi, 2002], показывают, что для этих стадий онтогенеза характерен довольно широкий спектр морфологической изменчивости, позволяющий дифференцировать таксоны как высших категорий, так и низших, включая виды и их региональные варианты. При этом среди личинок и ювенильных форм могут быть неизвестные таксоны, масштабы изменчивости которых выходят за пределы их родительского рода или подсемейства [Hayami, Kase, 1993; Semenikhina et al., 2008]. Вместе с тем признаки низших категорий, согласно одному из основных положений современной эволюционной теории [Майр, 1986; Simpson, 1953; Dobzhansky, 1970], должны бы формироваться только на взрослых стадиях онтогенеза.

Помимо неясностей с личиночным видообразованием у морских беспозвоночных, существует и ряд других нерешенных проблем общего характера, касающихся онтогенетического и эволюционного развития в целом [Чайковский, 2006; Starobogatov, 1992]. К ним относятся происхождение и гомология морфоструктур первичного и вторичного продиссоконха, непиоконха и раннего диссоконха, взаимоотношения номогенетического и эволюционного морфогенеза на разных онтогенетических стадиях, рекапитуляция и филогения морфоструктур, используемых в качестве таксономических признаков, а также механизмы и пути макроэволюционного развития современных моллюсков.

Цель нашей работы – дать детальную характеристику личиночным стадиям видов семейства, встречающихся в планктоне зал. Петра Великого, и основываясь на этих материалах и сравнительных данных по митилидам других регионов, показать роль и значение личиночных морфоструктур для решения проблем таксономии и установления механизмов и путей эволюции Mytilidae.

Материал и методика

Материалом для работы послужили пелагические личинки Mytilidae, встречающиеся в бухтах заливов Петра Великого и Посьета, расположенных в западной части Японского моря. Личинок отбирали планктонной сетью (диаметр ячеек около 100 мкм) на разных горизонтах водной толщи, включая придонные и поверхностные слои, с интервалом 5-10 дней в июне-сентябре 2002-2005 гг. Полученные материалы фиксировали в 70% этиловом спирте. Для характеристики общей формы раковины обычно использовали не менее 10-20 экз. каждого вида. Морфологические особенности внутреннего строения личиночных раковин изучали с помощью световой и электронной микроскопии. В этом случае раковины очищали от мягких тканей, погружая личинки в 5–10% раствор гипохлорита натрия [Rees, 1950]. После растворения мягких тканей и разделения раковин на створки, последние промывали дистиллированной водой и помещали в глицериновую среду для исследования под световым микроскопом. Для изучения на сканирующем электронном микроскопе створки дополнительно обрабатывали 96% этиловым спиртом, высушивали и затем напыляли золотом.

При идентификации таксономической принадлежности были использованы предшествующие и наши материалы по аквариальному доращиванию личинок ряда видов до стадии диссоконха. К этой группе видов относятся: *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), *Modiolus modiolus* (L., 1758), *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842), Mytilus coruscus Gould, 1861, Mytilus trossulus Gould, 1850, Crenella decussata (Montagu, 1808) и Septifer keenae Nomura, 1936 [Куликова, Колотухина, 1989; Калашникова, Айздайчер, 1993; Семенихина, Колотухина, 2001; Tanaka, 1979b; Kimura, Sekiguchi, 1994; Hur, Hur, 2000]. Одну из доращиваемых форм (Musculus sp.) и две собранные в планктоне (Modiolus sp., Mytilus sp.) индентифицировать не удалось. Таксономическая принадлежность остальных личинок (Adula falcatoides Habe, 1955, Modiolus kurilensis Bernard, 1983, Modiolus philippinarum Hanley, 1843 и Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819) была установлена путем сравнения их морфологических особенностей и признаков известных митилидных таксонов, распространенных как в изучаемом регионе, так и других регионах [Захваткина, 1972; Rees, 1950; Le Pennec, Masson, 1976; Ozawa, Sekiguchi, 2002]. Помимо этого, при идентификации личиночных стадий учитывали данные о состоянии гонад их реальных или потенциальных родителей, календарном времени появления личиночных таксонов в планктоне и многолетние наблюдения за колебаниями плотности пелагических личинок в ходе сезонных изменений температуры водных масс залива.

Терминология морфоструктур, их условные обозначения и измеряемые параметры (рис. 1) заимствованы из предшестующих работ [Захваткина, 1972; Евсеев и др., 2007; Rees, 1950; Booth, 1977; Redfearn et al., 1986; Fuller, Lutz, 1989; Ockelmann, 1983, 1995].

Результаты

Подсемейство Modiolinae Keen 1958

Modiolus kurilensis (рис. 2А). Общая форма вторичного продиссоконха близка к яйцевидной. Макушка широкая и умеренно-высокая, с плавно округленной вершиной и пологими, почти симметричными склонами. Плечи слабо скошены, из них заднее более выпуклое, чем переднее. Очертания краев раковины выглядят как утолщенные. Передний край заметно заострен. Максимум заостренности расположен выше продольно-медианной линии. Вентральный край в передней части слабо выпуклый, в задней - сравнительно круто переходит в задне-вентральный, образующий небольшой выступ. Задний край в дорсальной части плавно закруглен. Цвет раковины желтовато-коричневый.

Наружная поверхность покрыта ростовыми линиями.

Глазок крупный, овально-удлиненный. Отношение высоты продиссоконха к его длине составляет 0.87–0.89.

Провинкулюм имеет дорсальные расширения и несет три ряда зубов. Передний и задний по форме линзовидные, состоящие из 8–9 зубов длиной 8–10 мкм. В центральном ряду число зубов 14–16, а длина их не превышает 3–4 мкм. Передний край макушки расположен над 5–6 зубом переднего ряда. Лигаментная ямка находится под задней частью центрального зубного ряда. По форме она трапециевидная, с шириной дорсального основания 8–10 мкм, вентрального – 15–17 мкм. Передний



Рис. 1. Общая форма, провинкулярные морфоструктуры и краевые сегменты первичного (**A**, **C**) и вторичного (**B**, **D**) продиссоконха. 1 – передние провинкулярные зубы, 2 – центральные провинкулярные зубы, 3 – задние провинкулярные зубы, 4 – краевой валик, 5 – везикулярно-репликационная скульптура, 6 – макушка, 7 – ямка первичного (внутреннего) лигамента, 8 – ростовые линии наружной поверхности раковины.

Fig. 1. General view, provincular morphostructures and marginal segments of the primary (**A**, **C**) and secondary (**B**, **D**) prodissoconchs. 1 – anterior provincular teeth, 2 – central provincular teeth, 3 – posterior provincular teeth, 4 – marginal ridge, 5 – vesicular-replicative sculpture, 6 – umbo, 7 – pit of primary ligament, 8 – growth lines of external surface of secondary prodissoconch.

край ее расположен вблизи срединной линии макушки. Оседание и метаморфоз происходят при длине раковины около 300 мкм. В планктоне личинка встречается в июле–сентябре при температуре морской воды 17–22°С.

Modiolus sp. indet. (рис. 2В). Общая форма яйцевидная, с низкой и широкой макушкой. Плечи слабоскошенные или почти прямые. Краевая линия обычно отчетливая. Передний край заостренный. Максимум его находится выше продольно-медианной линии. Вентральный край слабо выпуклый, плавно переходящий в задний. Задневентральный выступ не выражен. Цвет раковины коричневатый. Глазок крупный, овальной формы. Отношение высоты продиссоконха к его длине 0.87–0.89.



Рис. 2. Общая форма вторичного продиссоконха и провинкулярные морфоструктуры личиночных таксонов Modiolinae. **А** – *Modiolus kurilensis*, **В** – *Modiolus* sp. indet., **С** – *Modiolus philippinarum*. Верхний ряд изображений – особенности очертания продиссоконха и контуры некоторых внутренних органов на препаратах световой микроскопии, средний ряд – конфигурация продиссоконха и морфоструктур провинкулюма на препаратах сканирующей электронной микроскопии, нижний ряд – детали провинкулярных морфоструктур. Масштаб 30 мкм. Условные обозначения: 9 – светочувствительный орган, или «глазок»; 10 – передний аддуктор; 11 – передне-дорсальное расширение провинкулюма. Обозначения остальных морфоструктур – см. рис. 1.

Fig. 2. General view of secondary prodissoconch and provincular morphostructures of the competent larvae Modiolinae. **A** – *Modiolus kurilensis*, **B** – *Modiolus* sp. indet., **C** – *Modiolus philippinarum*. Top row is prodissoconch shape with the help of light microscopy, middle row – general configuration of internal morphostructures of prodissoconch with scanning electron microscopy, bottom row – details of provincular morphostructures. Scale bars – 30 μ m. Numerals: 9 – sensory organ, or eyespot; 10 – anterior adductor; 11 – antero-dorsal enlargement of provinculum; 12 – postero-dorsal enlargement of provinculum. For others – see Fig. 1.

Провинкулюм без вентральных расширений. Число передних зубов 7–8, задних – от 5–6 до 8–9, центральных – от 12–14 до 16–18. Передний край макушки расположен над 4–5 зубом переднего ряда. Ямка первичного лигамента позади срединной линии макушки, ширина ее около 10 мкм.

Оседание и метаморфоз происходит при длине продиссоконха около 300 мкм. В планктоне личинки были собраны в августе при температуре воды 18–20°С. *Modiolus philippinarum* (рис. 2С). Форма раковины яйцевидная, с умеренно высокой и плавно округленной макушкой. Плечи немного скошены. Край раковины утолщенный, отчетливый. Передний край заостренный. Вершина заостренности расположена выше продольно-медианной линии. Задний край плавно округлен, задневентральный выступ не выражен. Цвет раковины буроватый, с бледно-коричневой макушкой. Глазок неотчетливый. Отношение высоты раковины к ее длине 0.83–0.84. Провинкулюм без расширений. Передний и задний зубные ряды линзовидной формы, короткие, состояшие из 4–7 почти вертикально расположенных зубов. В центральном ряду насчитывается до 20–22 зубов. Лигаментная ямка низкая, шириной 16–18 мкм. Переднее ее окончание находится почти под вершиной макушки.

Встречавшиеся в планктоне личинки достигали в длину 240–250 мкм. Собраны в августе при температуре морской воды 20–22°С.

Подсемейство Mytilinae Rafinesque, 1815

Mytilus trossulus (рис. 3А). Раковина яйцевидная. Макушка неширокая, низкая и почти симметричная. Передний склон ее иногда более пологий, чем задний. Плечи удлиненные и почти прямые вблизи соединения их с макушкой. Передний край слегка заострен. Максимум его расположен вблизи продольномедианной линии. Вентральный и задний края плавно округленные. Раковина сравнительно тонкая, желтоватая, снаружи покрыта ростовыми линиями. Отношение высоты ее к длине составляет 0.84–0.87. Глазок округленный.

На замочной площадке провинкулюма три зубных ряда. В переднем и заднем по 8–9 зубов длиной до 7–8 мкм, центральном – 12–14 коротких зубов длиной не более 2–3 мкм. В передней и задней части замочная площадка линзовидной формы, с вентральным и дорсальным расширениями, в центральной – почти прямолинейная, с узким вентральным расширением. Передний край макушки расположен над 7–8 зубом переднего ряда. Лигаментная ямка сдвинута кзади и хорошо выражена, плавно-округленная дорсально и без боковых валиков, шириной 14–16 мкм.

Оседание личинок на субстрат и их метаморфоз происходит при длине раковины 300–330 мкм. В пелагическом состоянии личинки встречаются в июне–августе при температуре воды 15–22°C.

Mytilus galloprovincialis (рис. 3В). Раковина округленно-яйцевидная. Макушка низкая и сравнительно узкая, с крутыми склонами, из которых передний может быть более пологим, чем задний. Переднее плечо слегка скошено, заднее обычно прямое, но короткое. Передний край заострен. Место наибольшего заострения расположено продольно-медианной линии. выше Вентральный и задний края плавно закругленные. Цвет раковины желтоватокоричневатый. Поверхность ее покрыта линиями роста. Отношение высоты раковины к ее длине составляет 0.87-0.89. Глазок отчетливый



Рис. 3. Общая форма вторичного продиссоконха и провинкулярные морфоструктуры личиночных таксонов Mytilinae. **А** – *Mytilus trossulus*, **B** – *Mytilus galloprovincialis*. Масштаб 30 мкм. Условные обозначения: 13 – дополнительные зубы переднего ряда, 14 – передне-вентральное расширение провинкулюма. Остальные обозначения – см. рис. 1, 2.

Fig. 3. General view of secondary prodissoconch and provincular morphostructures of the competent larvae Mytilinae. $\mathbf{A} - Mytilus$ trossulus, $\mathbf{B} - Mytilus$ galloprovincialis. Scale bars – 30 µm. Numerals: 13 – anterior additional teeth, 14 – antero-ventral enlargement of provinculum. For others – see Figs. 1, 2.

На замочной площадке провинкулюма 7-8 зубов переднего и заднего рядов и 16-18 центрального ряда. Длина передних и задних зубов до 6-8 мкм, центральных – 2-3 мкм. Передняя и задняя части замочной площадки с дорсальным и вентральным расширениями. Передний край макушки расположен над 6–7 зубом. Лигаментная ямка сегментовидная, шириной 10–12 мкм, заметно сдвинута кзади. Оседание и метаморфоз личинки происходят при длине раковины 330– 350 мкм. В пелагическом состоянии встречается с июня по сентябрь при температуре воды 15–22°С.

Mytilus coruscus (рис. 4А). Раковина высокая и округленная. Макушка низкая и широкая, с плавно очерченной вершиной и почти симметричными склонами. Плечи неравновысокие: переднее более скошено, чем плавно закругленное заднее. Выступ переднего края раковины слабо выражен и расположен немного выше продольно-медианной линии. Вентральный и задний края почти правильно закругленные. Цвет раковины сероватый, наружная поверхность несет комаргинальные линии роста. Глазок точечный, хорошо заметный. Отношение высоты раковины к ее длине составляет 0.90–0.94.

На невысоком провинкулюме 5–6 зубов переднего ряда, такое же число зубов заднего ряда и от 15 до 20 зубов центрального ряда. Длина зубов переднего и заднего ряда обычно 8–10 мкм, центрального – 2–3 мкм. Вентральные расширения в ее передней и задней части отсутствуют. Передний край макушки над 2–3 зубом провинкулюма. Личи-



Рис. 4. Общая форма вторичного продиссоконха и провинкулярные морфоструктуры личиночных таксонов Mytilinae. **A** – *Mytilus coruscus*, **B** – *Crenomytilus grayanus*, **C** – *Mytilus* sp. indet. Масштаб 30 мкм. Условные обозначения: 15 – нога. Остальные обозначения – см. рис. 1–3.

Fig. 4. General view of secondary prodissoconch and provincular morphostructures of the competent larvae of Mytilinae. $\mathbf{A} - Mytilus$ coruscus, $\mathbf{B} - Crenomytilus$ grayanus, $\mathbf{C} - Mytilus$ sp. indet. Scale bars – 30 µm. Numerals: 15 – propodium. For others – see Figs. 1–3.

ночная ямка шириной 14–16 мкм, ее переднее окончание находится вблизи срединной линии макушки.

Оседание и метаморфоз проходят при длине раковины 330–350 мкм. В планктоне личинки могут быть собраны с июля по сентябрь при температуре воды 17–21°С.

Crenomytilus gravanus (рис. 4В). Раковина яйцевидная. Макушка широкая и низкая, с плавно округленной вершиной и пологими, симметричными склонами. Заднее плечо почти прямое и короткое, переднее немного скошенное. Передний край слабо заостренный. Место его наибольшей выпуклости расположено вблизи продольно-медианной линии. Вентральный и задний край плавно округлены. Цвет раковины желтовато-сероватый, с более плотно окрашенной макушкой. Наружная поверхность ее покрыта ростовыми линиями. Отношение высоты к длине составляет 0.84-0.87. Глазок небольшой, хорошо заметный.

Замочная площадка провинкулюма несет три зубных ряда. В переднем ряду 7-9 почти вертикальных зубов высотой до 8-10 мкм, заднем - 8-9 немного наклоненных зубов. Передний край широкой макушки расположен над 4-5 зубом переднего ряда. Центральный ряд насчитывает 21-25 коротких зубов высотой не более 2-3 мкм. В передней и задней части замочная площадка имеет вентральное и дорсальное расширения. Лигаментная ямка расположена под задней частью центрального ряда и начинает формироваться при длине раковины 220-230 мкм. Первоначальная ширина ее 10-12 мкм. У личинок длиной около 300 мкм лигаментная ямка по форме трапециевидная, с боковыми валиками. Ширина ее вентрального основания 15–17 мкм.

Оседание и метаморфоз начинается при длине раковины около 280–300 мкм. В пелагическом состоянии личинки встречаются в июле–сентябре при тем-пературе воды 15–22°С.

Mytilus sp. indet. (рис. 4С). Форма раковины округленная. Макушка невысокая, с уплощенной или немного заостренной вершиной и несимметричными склонами, из которых передний более пологий. Плечи слабо скошены, из них переднее немного ниже заднего. Передний край плавно заостренный. Наиболее выступающая часть его расположена вблизи продольно-медианной линии. Вентральный и задний края вторичного продиссоконха плавно очерчены. Отношение высоты к длине составляет 0.86–0.87.

Замочная площадка провинкулюма несет три зубных ряда. В переднем насчитывается 8-9 низких зубов длиной до 7-8 мкм, заднем -7-8 зубов такой же длины, центральном – 16–18 зубов длиной 2-3 мкм. Передний край макушки расположен над 6-7 зубом переднего ряда. Передняя и задняя части провинкулюма с вентральными расширениями. Лигаментная ямка расположена на асимметричном хондрофоре и по форме близка к трапециевидной, с шириной нижнего основания около 15-17 мкм. Спереди и сзади ямка ограничена краевыми валиками. Вентральный край ее наиболее выпуклый в задней части, а в передней – плавно поднимается дорсально и переходит в центральное расширение замочной площадки.

В пелагическом состоянии личинки встречаются в водах залива редко. Оседание и метаморфоз их происходит при длине раковины около 280 мкм.

Подсемейство Adulinae Scarlato et Starobogatov, 1979

Adula falcatoides (рис. 5А). Раковина овально-тригональная. Макушка широкая и высокая, с плавно закругленной вершиной. Плечи заметно скошены. При этом угол скошенности заднего немного меньше, чем переднего. Передний и задний края продиссоконха заостренные. Наибольший выступ переднего расположен на продольномедианной линии, а заднего – значительно ниже этой линии. Вентральный край почти прямой. Раковина утол-

щенная и выпуклая, желтового цвета, с более плотно окрашенной макушкой. Наружная поверхность вторичного продиссоконха несет скульптуру, состоящую из регулярных комаргинальных желобков. Глазок овальной формы, хорошо заметный. Отношение высоты к длине раковины составляет 0.75–0.77.

На замочной площадке провинкулюма два дугообразных ряда искривленных зубов. Количество зубов в



Рис. 5. Общая форма вторичного продиссоконха и провинкулярные морфоструктуры личиночных таксонов Adulinae и Musculinae. A - Adula falcatoides, B - Musculista senhousia, C - Musculus sp. indet. Масштаб 30 мкм. Условные обозначения: 16 – комаргинальная скульптура наружной поверхности продиссоконха. Остальные обозначения – см. рис. 1–4.

Fig. 5. General view of secondary prodissoconch and provincular morphostructures of the competent larvae of Adulinae and Musculinae. $\mathbf{A} - Adula$ falcatoides, $\mathbf{B} - Musculista$ senhousia, $\mathbf{C} - Musculus$ sp. indet. Scale bars – 30 µm. Numerals: 16 – external comarginal sculpture. For others – see Figs. 1–4.

переднем и заднем ряду одинаковое и обычно не превышает 12–14. Наибольшая высота зубов составляет 11–14 мкм. Вентральные расширения передней и задней части замочной площадки почти прямолинейные и находятся в глубине раковины. Передний край макушки расположен над 6–8 зубом. В центральной части провинкулюма могут быть мелкие остаточные зубы PD-I, на месте которых вскоре формируется ямка первичного лигамента шириной около 18–20 мкм.

Оседание и метаморфоз происходит при длине PD-II около 240–280 мкм. В пелагическом состоянии личинки встречаются в июле–сентябре при температуре воды 17–22°С.

Подсемейство Musculinae Iredale, 1939

Musculista senhousia (рис. 5В). Раковина яйцевидно-тригональная. Макушка широкая и очень высокая, с выраженной и почти симметричной вершиной. Плечи заметно скошенные. Передний край раковины слабо заостренный, максимально выступающий вблизи продольно-медианной линии. Края задний и вентральный округленные. Раковина выпуклая, темно-коричневая, с наиболее плотно окрашенной макушкой. Наружная поверхность покрыта линиями роста. Глазок точечный, мелкий. Отношение высоты к длине составляет 0.89-0.92.

Сравнительно высокая замочная площадка провинкулюма несет три зубных ряда. Передний и задний состоят из 6–7 зубов высотой до 10–12 мкм, центральный – 10–12 зубов, высота которых обычно не превышает 3–4 мкм. Передний край макушечного основания находится над 1 зубом переднего ряда. Сегментовидная ямка первичного лигамента шириной 16–18 мкм, расположена под задней частью центрального ряда. Передняя и задняя части замочной площадки по форме линзовидные, но без вентральных расширений.

Личинки оседают на субстрат при длине раковины около 280 мкм. В планктоне встречаются в июле–сентябре при температуре воды 15–22°С.

Musculus sp. indet. (рис. 5С). Раковина тригональная, удлиненно-яйцевидная. Макушка очень низкая и широкая, с уплощенной вершиной. Заднее плечо более скошенное и короткое по сравнению с передним. Передний край заметно заостренный. Максимум заострения расположен выше продольно-медианной линии. Вентральный край в передней части слегка выпуклый. Задний край образует широкий задне-вентральный выступ. Центральная часть продиссоконха по цвету сероватая, задне-вентральное расширение его – желтоватого оттенка. Наружная поверхность покрыта ростовыми линиями. Глазок мелкий, точечный, хорошо выражен. Отношение высоты к длине составляет 0.82-0.84.

На замочной площадке провинкулюма три зубных ряда. Передний и задний состоят из 5–7 вертикальных зубов длиной до 10–12 мкм, центральный – из 20–25 мелких зубов длиной 3–4 мкм. Лигаментная ямка шириной 18–20 мкм, формируется под задней частью центрального ряда при длине раковины более 270–280 мкм. Передний склон макушки оканчивается над 2–3 зубом переднего ряда. Замочная площадка в ее передней и задней части без вентральных расширений, а дистальные ее окончания сливаются с краевым утолщением продисоконха. Личинки оседают при длине раковины около 300 мкм. В пелагическом состоянии встречаются в июле–сентябре при температуре воды 17–22°С.

Подсемейство Crenellinae Gray, 1840

Crenella decussata (рис. 6А). Форма первичного продиссоконха D-образная, близка к почти правильному полукругу. Макушка отсутствует или очень низкая и двухвершинная. Передний край, а также вентральный и задний – закругленные. Вдоль краев проходит широкое утолщение, или маргинальный валик. Раковина тонкая, темно-серого оттенка. Скульптура наружной поверхности состоит из нерегулярных бугорков и мелких ямок. В ее центральной части хорошо заметна широкая дорсовентральная седловина. Отношение высоты к длине составляет 0.78-0.79. Глазок не обнаружен.

Провинкулюм высотой 2–3 мкм несет до 6–7 сравнительно широких передних и такое же число задних зубов. Зубы центрального ряда обычно мелкие, не всегда отчетливы. Лигаментная ямка расположена под центральной частью провинкулюма и немного смещена кзади. При длине продиссоконха около 190 мкм начинает формироваться хондрофор [Евсеев и др., 2007].

Личинки обитают в придонных слоях водной толщи. Оседание на субстрат и метаморфоз их происходит при длине раковины 190–200 мкм. В пелагическом состоянии встречаются в августе–сентябре при температуре воды 18–22°С.

Подсемейство Septiferinae Scarlato et Starobogatov, 1979

Septifer keenae (рис. 6В). Раковина D-образная, по форме близка к полукругу. Макушка не выражена. Передний край раковины слабо заострен, а маргинальный валик вблизи заострения более узкий, по сравнению с остальной его частью. Вентральный край в его передней части менее выпуклый. Задний край плавно округлен. Цвет раковины сероватый, с бледнофиолетовыми оттенками вблизи краевого утолщения. Наружная поверхность покрыта мелкими бугорками и ямками. У некоторых экземпляров выражен концентр, расположенный в дорсальной части продиссоконха. Дорсо-вентральная седловина отсутствует. Отношение высоты к длине составляет 0.70–0.72. Глазок округленный, отчетливый.

На низком провинкулюме 4–5 широких передних и задних зубов и до 20–25 более коротких центральных. Длина краевых зубов около 4 мкм, центральных – не превышает 2 мкм. Лигаментная ямка шириной около 7–8 мкм, формируется при длине продиссоконха около 180 мкм [Евсеев и др., 20046].

Личинки оседают и проходят метаморфоз при длине продиссоконха 180–190 мкм. В планктоне встречаются в августе–сентябре при температуре морской воды 18–22°С.



Рис. 6. Общая форма первичного продиссоконха и провинкулярные морфоструктуры личинок Crenellinae и Septiferinae. **A** – *Crenella decussata*, **B** – *Septifer keenae*. Второй ряд – особенности везикулярно-репликационной скульптуры наружной поверхности первичного продиссоконха. Масштаб 30 мкм. Условные обозначения: см рис. 1.

Fig. 6. General view of primary prodissoconch and provincular morphostructures of the competent larvae of Crenellinae and Septiferinae. A – *Crenella decussata*, B – *Septifer keenae*. The second row from the top is some sculptural details of primary prodissoconch. Scale bars – 30 μ m. For numerals: see Fig. 1.

Сравнительная характеристика личиночных таксонов подсемейств

Наши материалы по личинкам Mytilidae представлены 13 видами и 6 подсемействами при общем их разнообразии, составляющим в районе работ 15-17 видов и 6-7 подсемейств [Скарлато, 1981; Евсеев и др., 2007]. У остальных таксонов залива [Semenikhina et al., 2008] личиночное развитие или без пелагической стадии (Musculus laevigatus, *M. niger* и *Dacrydium vitreum*), или пелагический период их очень короткий (Vilasina pillula). Вместе с тем число митилидных подсемейств Мирового океана достигает 12–14 [Скарлато, Старобогатов, 1979; Евсеев и др., 2006; Scarlato, Starobogatov, 1984; Ockelmann, 1983]. Следовательно, чтобы получить более или менее достоверную картину морфологической изменчивости личинок зал. Петра Великого и попытаться на основе описанных признаков определить их место в общей таксономической системе семейства, необходимо сравнить наши материалы с материалами по другим видам и подсемействам и из других регионов Мирового океана.

Моdiolinae Keen, 1958. В составе подсемейства около 30–35 видов *Modiolus*, 18–20 видов *Bathymodiolus* и 2 одновидовых рода – *Modiolula* и *Stavelia* [Скарлато, Старобогатов, 1979; Наве, 1977; Okutani et al., 2003]. Личинки изучены у северо-атлантического вида *Modiolus modiolus* L., 1758 [Schweinitz, Lutz, 1976; Fuller, Lutz, 1989], *Bathymodiolus thermophylus* Kenk et Wilson, 1985, распространенных вблизи тихоокеанского побережья Южной Америки [Kenk, Wilson, 1985], западно-пацифических *Modiolus metcalfei* Hanley, 1843, *M. comptus* (Sowerby, 1915), *M. auricu*

latus Krauss, 1848 и *M. philippinarum* [Tanaka, 1979b; Ozawa, Sekiguchi, 2002] и южно-пацифического *Modiolus areolatus* (Gould, 1850) [Booth, 1977].

По общей форме вторичного продиссоконха (PD-II), включающей его высоту, особенности макушки, очертания переднего и заднего края, личиночные таксоны подсемейства могут быть разделены на 3-4 группы. К первой относятся высокие и округленные формы B. thermophylus (рис. 7А), M. modiolus (рис. 7В), *М. auriculatus* (рис. 7С) и вероятно M. metcalfei [Tanaka, 1979b], у которых задний сегмент довольно узкий, а задне-вентральный выступ отсутствует или слабо выражен. Вторая группа представлена низкими формами с умеренно широким задним и передним сегментами – M. philippinarum (рис. 7D, E) и M. comptus (рис. 7F). Личинки M. kurilensis (рис. 7Н) по очертаниям продиссоконха и особенно его задне-вентрального выступа более близки к Modiolus sp. (рис. 7G) и возможно образуют отдельную группу. Однако M. areolatus (рис. 7J) заметно отличается от высоких и низких форм подсемейства как по ширине, так и заостренности его краевых сегментов.

Сравнение провинкулярных морфоструктур *M. modiolus* (рис. 8В), *M. auriculatus* (рис. 8Е) и *M. metcalfei* [Тапака, 1979b] показывает, что их общими особенностями являются: относительно небольшое число зубов центрального ряда, обычно не превышающее 14–15, короткие передний и задний ряды, насчитывающие по 4–5 широких и удлиненных зубов, расположение макушечного основания



Рис. 7. Общая форма вторичного продиссоконха компетентных личинок Modiolinae. А – Bathymodiolus thermophylus, длина 400 мкм [Kenk, Wilson, 1985]; В – Modiolus modiolus, длина 324 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; С – Modiolus auriculatus, длина 310 мкм [Tanaka, 1979b]; D – Modiolus philippinarum, длина 287 мкм [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; Е – Modiolus philippinarum, длина 255 мкм, зал. Петра Великого; F – Modiolus comptus, длина PD-II 260 мкм [Tanaka, 1979b]; G – Modiolus sp. indet., длина 291 мкм, зал. Петра Великого; Н – Modiolus kurilensis, длина 300 мкм, зал. Петра Великого; J – Modiolus areolatus, длина 325 мкм [Booth, 1977].

Fig. 7. General view of secondary prodissoconch of the competent larvae of Modiolinae. A – Bathymodiolus thermophylus, length 400 μm [Kenk, Wilson, 1985]; B – Modiolus modiolus, 324 μm [Fuller, Lutz, 1989]; C – Modiolus auriculatus, 310 μm [Tanaka, 1979b]; D – Modiolus philippinarum, 287 μm [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; E – Modiolus philippinarum, 255 μm, Peter the Great Bay; F – Modiolus comptus, 260 μm [Tanaka, 1979b]; G – Modiolus sp. indet., 291 μm, Peter the Great Bay; H – Modiolus kurilensis, 300 μm, Peter the Great Bay; J – Modiolus areolatus, 325 μm [Booth, 1977].

по отношению к переднему зубному ряду и отсутствие дорсальных и вентральных расширений провинкулюма. Провинкулярные морфоструктуры *В. thermophylus* не изучены, но известны на стадии раннего постпровинкулюма другого вида этого рода – *Bathymodiolus azoricus* (рис. 8А). Если сравнивать



Рис. 8. Провинкулярные и постпровинкулярные морфоструктуры личиночных и ювенильных таксонов Modiolinae. A-Bathymodiolus azoricus, 512 мкм [Comtet et al., 2000]; B-Modiolus modiolus, 294 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; C-Modiolus modiolus, 324 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; D-Modiolus sp. indet., 342 мкм, зал. Петра Великого; E-Modiolus auriculatus, 260 мкм [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; F-Modiolus philippinarum, 250 мкм, зал. Петра Великого; G-Modiolus philippinarum, 287 мкм [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; H-Modiolus areolatus, 290 мкм [Booth, 1977]. Масштаб 20 мкм.

Fig. 8. Provincular and postprovincular morphostructures of the competent larvae and juveniles of Modiolinae. **A** – *Bathymodiolus azoricus*, 512 µm [Comtet et al., 2000]; **B** – *Modiolus modiolus*, 294 µm [Fuller, Lutz, 1989]; **C** – *Modiolus modiolus*, 324 µm [Fuller, Lutz, 1989]; **D** – *Modiolus* sp. indet., 342 µm, Peter the Great Bay; **E** – *Modiolus auriculatus*, 260 µm [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; **F** – *Modiolus philippinarum*, 250 µm, Peter the Great Bay; **G** – *Modiolus philippinarum*, 287 µm [Ozawa, Sekiguchi, 2002]; **H** – *Modiolus areolatus*, 290 µm [Booth, 1977]. Scale bars – 20 µm.

ранние послеличиночные *B. azoricus,* оседающие на субстрат при длине продиссоконха 400–450 мкм, и североатлантического *M. modiolus* (рис. 8С), то наиболее заметными отличительными признаками *B. azoricus* могут быть его почти прямые плечи, конфигурация и размерные характеристики передних, задних и центральных зубов, топология лигаментной ямки, а также число дополнительных зубов, формирующихся на переднем и заднем конце постпровинкулюма [Ramorino, Campos, 1983; Fuller, Lutz, 1989; Bellolio et al., 1996]. Вместе с тем постпровинкулярные отличия между северо-атлантическим *M. modiolus* и *Modiolus* sp. из нашего района (рис. 8D) менее значимы и касаются формы и числа краевых и центральных зубов.

Из таксонов второй группы провинкулюм изучен лишь у M. philippinarum. Однако при несомненной идентичности общей формы этого таксона из зал. Петра Великого (рис. 8F) и тихоокеанского побережья Японских островов (рис. 8G), провинкулярные особенности их имеют некоторые различия. Морфоструктуры японских личинок M. phililippinarum несут черты гипоплазии, трудно совместимые с ускоренным развитием макушки их продиссоконха. Зубы переднего и заднего ряда этой формы приобретают размерные характеристики, приближающиеся к таковым наших личинок, в конце ювенильной стадии, когда длина их послеличиночной раковины достигает 500-600 мкм [Ozawa, Sekiguchi, 2002]. Для передних, центральных и задних зубов *М. areolatus* (рис. 8Н), напротив, характерно гиперморфное развитие, в ходе которого длина их увеличивается примерно в 2 раза, по сравнению с зубами *M. philippinarum* зал. Петра Великого и других таксонов Modiolinae. Что же касается провинкулярного строения *M. kurilensis* (рис. 2А) и *Modiolus* sp. (рис. 2В), то присущие этим таксонам признаки, в числе которых наиболее важными являются удлиненность передних и задних зубных рядов, многочисленность центральных зубов и наличие дорсальных расширений, у остальных таксонов подсемейства в подобном сочетании не обнаружены.

Mytilinae Rafinesque, 1815. B составе подсемейства 5-6 видов рода Mytilus и 2-4 одновидовых рода - Choromytilus, Crenomytilus и, возможно, Aulacomya и Ischadium [Скарлато, Старобогатов, 1979; Booth, 1977; Habe, 1977; Okutani et al., 2003]. Пелагические личинки известны у всех таксонов подсемейства и изучены в прибрежных водах атлантического и тихоокеанского побережья Северной Америки [Chanley, Andrews, 1971; Lutz, Hidu, 1979; Fuller, Lutz, 1989; Martel et al., 2000], на тихоокеанском побережье Южной Америки [Ramorino, Campos, 1983; Bellolio et al., 1996], в Северном, Средиземном и Черном морях [Захваткина, 1972; Rees, 1950; Le Pennec, Masson, 1976], в прибрежных водах Новой Зеландии [Booth, 1977; Redfearn et al., 1986], на тихоокеанском побережье Японских островов [Tanaka, 1979а] и у берегов Кореи [Hur, Hur, 2000].

По общей форме продиссоконха личиночные таксоны подсемейства можно разделить на 3-4 группы. К одной из них относятся сравнительно высокие и округленные Choromytilus chorus Molina, 1782 (рис. 9А), Aulacomya ater (Molina, 1782) (рис. 9В), а также Mytilus edulis L., 1758 (рис. 9С). Вторая группа состоит из новозеландского Mytilus edulis aoteanus Powell, 1958 (рис. 9Е) и *М. coruscus* (рис. 9F). У личинок этой группы выражен задне-вентральный выступ. Третью группу образуют таксоны с более широкими переднезадними сегментами – M. galloprovincialis (рис. 9J), С. grayanus (рис. 9К), *M. trossulus* (рис. 9L) и *Mytilus* sp. (рис. 9М). Возможно, в эту же группу входит таксон (рис. 9Н), названный Танакой [Tanaka, 1979а] как *M. coruscus*.



Рис. 9. Общая форма вторичного продиссоконха компетентных личинок Mytilinae. A - Choromytilus chorus, 337 мкм [Bellolio et al., 1996]; B - Aulacomya ater, 255 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; C - Mytilus edulis, 286 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; D - Mytilus californianus, 280 мкм [Martel et al., 2000]; E - Mytilus edulis aoteanus, 315 мкм [Booth, 1977]; F - Mytilus coruscus, 309 мкм, зал. Петра Великого; G - Ischadium recurvum, 238 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; H - Mytilus coruscus, 300 мкм [Tanaka, 1979а]; J - Mytilus galloprovincialis, 290 мкм, зал. Петра Великого; K - Crenomytilus grayanus, 277 мкм, зал. Петра Великого; L - Mytilus trossulus, 307 мкм, зал. Петра Великого; M - Mytilus sp. indet., 248 мкм, зал. Петра Великого.

Fig. 9. General view of secondary prodissoconch of the competent larvae of Mytilidae. A – Choromytilus chorus, 337 μm [Bellolio et al., 1996]; B – Aulacomya ater, 255 μm [Ramorino, Campos, 1983]; C – Mytilus edulis, 286 μm [Fuller, Lutz, 1989]; D – Mytilus californianus, 280 μm [Martel et al., 2000]; E – Mytilus edulis aoteanus, 315 μm [Booth, 1977]; F – Mytilus coruscus, 309 μm, Peter the Great Bay; G – Ischadium recurvum, 238 μm [Fuller, Lutz, 1989]; H – Mytilus coruscus, 300 μm [Tanaka, 1979a]; J – Mytilus galloprovincialis, 290 μm, Peter the Great Bay; K – Crenomytilus grayanus, 277 μm, Peter the Great Bay; L – Mytilus trossulus, 307 μm, Peter the Great Bay; M – Mytilus sp. indet., 248 μm, Peter the Great Bay.

В четвертой группе *Mytilus californianus* Conrad, 1837 (рис. 9D) и *Ischadium recurvum* (Rafinesque, 1820) (рис. 9G), для вершины переднего выступа которых характерно расположение вблизи продольно-медианной осевой линии.

Вместе с тем, если признаки общей формы дополнить провинкулярными, то наши представления о составе групп могут измениться. Так, передние зубные ряды *A. ater* (рис. 10А) отличаются от аналогичных морфоструктур *Ch. chorus* (рис. 10В) и *M. edulis* (рис. 10С) не только по числу центральных и длине краевых зубов, но и более скошенным плечам. С другой стороны, провинкулюм *Ch. chorus* несет вентральные расширения, отсутствующие у *A. ater* и северо-атлантического *M. edulis*, но обнаруженные у новозеландского *M. edulis aoteanus* (рис. 10D). Однако по расположению и числу зубов, их длине и форме, соотношению переднего ряда с основанием макушки, топологии лигаментной ямки и конфигурации плеч провинкулюм *M. edulis aoteanus* заметно отличается и от провинкулюма *M. coruscus* (рис. 4А).

Из таксонов четвертой группы строение провинкулюма изучено только у *I. recurvum* (рис. 10F). Если этот таксон сравнивать, например, с *M. edulis*, то у последнего длина краевых зубов почти в 2 раза меньше, лигаментная ямка не



Рис. 10. Провинкулярные морфоструктуры компетентных личинок Mytilinae. А – Aulacomya ater, 340 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; В – Choromytilus chorus, 270 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; С – Mytilus edulis, 286 мкм, [Fuller, Lutz, 1989]; D – Mytilus edulis aoteanus, 280 мкм, [Booth, 1977]; Е – Mytilus galloprovincialis, 300 мкм [Sakai, Sekiguchi, 1992]; F – Ischadium recurvum, 238 мкм [Fuller, Lutz, 1989]. Масштаб 20 мкм.

Fig. 10. Provincular morphostructures of the competent larvae of Mytilinae. **A** – *Aulacomya ater*, 340 μm [Ramorino, Campos, 1983]; **B** – *Choromytilus chorus*, 270 μm [Ramorino, Campos, 1983]; **C** – *Mytilus edulis*, 286 μm [Fuller, Lutz, 1989]; **D** – *Mytilus edulis aoteanus*, 280 μm [Booth, 1977]; **E** – *Mytilus galloprovincialis*, 300 μm [Sakai, Sekiguchi, 1992]; **F** – *Ischadium recurvum*, 238 μm [Fuller, Lutz, 1989]. Scale bars – 20 μm.

развита, как и у остальных членов первой группы. По числу зубов и расположению переднего их ряда относительно основания макушки І. recurvum более сходен с *M. coruscus*, чем каким-либо иным таксоном подсемейства. Вместе с тем провинкулярные морфоструктуры таксонов третьей группы, в числе которых *M. galloprovincialis* (рис. 3В), C. gravanus (рис. 4В) и M. trossulus (рис. 3А), напротив, демонстрируют очевидное единообразие, несмотря на присутствие среди них вида иного родительского рода. Исключением может быть Mytilus sp. (рис. 4C), отличающийся от остальных членов группы гипертрофированной лигаментной ямкой, расположенной на хондрофоре. Личинки С. grayanus и М. trossulus, а также Mytilus sp. за пределами зал. Петра Великого не известны.

Musculinae Iredale, 1939 и Adulinae Scarlato et Starobogatov, 1979. В составе первого подсемейства 9 родов. Из них наиболее крупным является Musculus, насчитывающий около 30 видов. Число видов в остальных родах-Arvella, Idasola, Lioberus, Megacrenella, Modiolarca, Musculista, Trichomusculus и Vilasina – обычно не превышает 2–3 [Habe, 1977; Кигоzиті, 2000]. Однако окончательный родовой состав подсемейства нуждается в дополнительной ревизии [Кафанов, 1991; Habe, 1981; Wang Zhenrui, 1997; Coan et al., 2000]. По нашим данным [Евсеев и др., 2007; Evseev et al., 2005], основанным на признаках ювенильных форм, в составе Musculinae может быть 5-6 родов, среди которых Musculus, Arvella, Gregariella, Modiolarca, Musculista и возможно Lioberus. Во втором подсемействе – 4–5 видов рода Adula [Евсеев, 2005].

Общая форма личиночной раковины Musculinae, помимо Musculista senhousia, изучена у таксонов Musculista perfragilis Dunker, 1857, Musculus pusio (A.Adams, 1862), Musculus cupreus (Gould, 1861) [Tanaka, 1979b], Modiolarca marmorata Forbes, 1838 [Rees, 1950] и Modiolarca impacta (Herman, 1783) [Booth, 1977; Redfearn et al., 1986]. Сравнительные материалы по личиночным таксонам Adulinae из других регионов в литературе представлены лишь схематичным изображением Adula simpsoni Marshall, 1900 [Rees, 1950].

Личинки Musculinae по особенностям общей формы, передне-задних сегментов и макушки образуют 3-4 группы. Первая группа состоит из высоких и округленных M. senhousia (рис. 11А-D), несущих широкую или умеренно-широкую макушку и сравнительно узкий задний сегмент, лишензадне-вентрального ный выступа. В составе второй группы более низкие формы, с заостренным задне-вентральным выступом и скошенными плечами, представленные таксонами *М. сиргеиз* (рис. 11Е), *М. pusio* (рис. 11F), *М. per*fragilis (рис. 11G), а также М. impacta (рис. 11Н), отличающаяся от остальных членов группы более широкой макушкой. Помимо этой разновидности *М. impacta*, существует и другая (рис. 11L), довольно близкая по ширине и форме передних и задних сегментов к таксонам Adulinae – Adula simpsoni (рис. 11J) и A. falcatoides (рис. 11K), для которых характерна более низкая раковина и более широкие краевые сегменты. Однако *Musculus* sp. (рис. 11M) по особенностям общей формы, заметному задне-вентральному выступу и широкой макушке не сопоставим ни



Рис. 11. Общая форма вторичного продиссоконха компетентных личинок Musculinae и Adulinae. А – Musculista senhousia, 266 мкм, зал. Петра Великого; В – Musculista senhousia, 225 мкм [Tanaka, 1979b]; С – Musculista senhousia, 250 мкм [Sakai, Sekiguchi, 1992]; D – Musculista senhousia, 248 мкм [Kimura, Sekiguchi, 1994]; Е – Musculus cupreus, 335 мкм [Tanaka, 1979b]; F – Musculus pusio, 225 мкм [Tanaka, 1979b]; G – Musculista perfragilis, 280 мкм [Tanaka, 1979b]; H – Modiolarca impacta, 290 мкм [Redfearn et al., 1986]; J – Adula simpsoni [Rees, 1950]; K – Adula falcatoides, 250 мкм, зал. Петра Великого; L – Modiolarca impacta, 304 мкм [Booth, 1977]; M – Musculus sp. indet., 270 мкм, зал. Петра Великого.

Fig. 11. General view of secondary prodissoconch of the competent larvae of Musculinae and Adulinae.
A-Musculista senhousia, 266 μm, Peter the Great Bay; B-Musculista senhousia, 225 μm [Tanaka, 1979b];
C-Musculista senhousia, 250 μm [Sakai, Sekiguchi, 1992]; D-Musculista senhousia, 248 μm [Kimura, Sekiguchi, 1994]; E-Musculus cupreus, 335 μm [Tanaka, 1979b]; F-Musculus pusio, 225 μm [Tanaka, 1979b];
G-Musculista perfragilis, 280 μm [Tanaka, 1979b]; H-Modiolarca impacta, 290 μm [Redfearn et al., 1986]; J-Adula simpsoni [Rees, 1950]; K-Adula falcatoides, 250 μm, Peter the Great Bay;
L-Modiolarca impacta, 304 μm [Booth, 1977]; M-Musculus sp. indet., 270 μm, Peter the Great Bay.

с одним из известных личиночных таксонов подсемейства, а возможно и семейства Mytilidae.

Провинкулярные морфоструктуры готовых к оседанию личинок *M. senhousia* зал. Петра Великого и тихоокеанского побережья Хонсю имеют некоторые отличия. Если у наших форм (рис. 5В) линзовидно-невысокая и широкая лигаментная ямка занимает на провинкулюме почти центральное положение, то у японских она может отсутствовать (рис. 12А) или смещена кзади (рис. 12В). Прекомпетентные личинки этого вида в наших водах несут сравнительно высокую макушку (рис. 12D). На тихоокеанском побережье Хонсю у одних форм она недоразвита (рис. 12С), у других [Kimura, Sekiguchi, 1994] – подобна нашей.

Провинкулярные особенности таксонов второй группы изучены на при-



Рис. 12. Провинкулярные морфоструктуры компетентных личинок Musculinae и Adulinae. A – Musculista senhousia, 248 мкм [Kimura, Sekiguchi, 1994]; B – Musculista senhousia, 250 мкм [Sakai, Sekiguchi, 1992]; C – Musculista senhousia, 180 мкм [Sakai, Sekiguchi, 1992]; D – Musculista senhousia, 185 мкм, зал. Петра Великого; E – Adula falcatoides, 205 мкм, зал. Петра Великого; F – Modiolarca impacta, 240 мкм [Redfearn et al., 1986]; G – Modiolarca impacta, 310 мкм [Booth, 1977]; H – Musculus sp. indet., 232 мкм, зал. Петра Великого. Масштаб 20 мкм.

Fig. 12. Provincular morphostructures of the competent larvae of Musculinae and Adulinae. **A** – *Musculista senhousia*, 248 µm [Kimura, Sekiguchi, 1994]; **B** – *Musculista senhousia*, 250 µm [Sakai, Sekiguchi, 1992]; **C** – *Musculista senhousia*, 180 µm [Sakai, Sekiguchi, 1992]; **D** – *Musculista senhousia*, 185 µm, Peter the Great Bay; **E** – *Adula falcatoides*, 205 µm, Peter the Great Bay; **F** – *Modiolarca impacta*, 240 µm [Redfearn et al., 1986]; **G** – *Modiolarca impacta*, 310 µm [Booth, 1977]; **H** – *Musculus* sp. indet., 232 µm, Peter the Great Bay. Scale bars – 20 µm.

мере M. pusio [Tanaka, 1979b]. Передний и задний зубные ряды этого таксона состоят, как и у *M. senhousia*, из 5-6 зубов, в центральном – около 10 зубов, и при этом более мелкие из них расположены в его задней части, где начинает формироваться широкая лигаментная ямка. По общей конфигурации провинкулярных морфоструктур, скошенности плеч и соотношению зубов переднего ряда и макушечного основания, этот таксон можно сравнивать также и с *М. impacta* (рис. 12F). Однако вторая вариация *М. impacta* (рис. 12G), сближавшаяся по форме продиссоконха с таксонами Adulinae, по провинкулярным признакам отличается от первой лишь недоразвитостью лигаментной ямки. Различия же с Adulinae более существенны. Провинкулюм компетентных личинок A. falcatoides (рис. 5А) несет длинные и дугообразно-искривленные передний и задний зубные ряды и широкую, но низкую лигаментную ямку трапециевидной формы. У прекомпетентных личинок длиной до 200 мкм центральную часть провинкулюма занимают многочисленные мелкие зубы (рис. 12Е). По числу передних и задних зубов, отсутствию центральных, заметно выраженным сегментам продиссоконха и вентрально-дорсальным расширениям провинкулюма, а также соотношению основания макушки и переднего зубного ряда, этот таксон не сопоставим ни с одним из членов подсемейства Musculinae, ни с таксонами других подсемейств. Подобное положение среди таксонов рассматриваемых подсемейств занимает и Musculus sp. (рис. 12H), на провинкулюме которого многочисленные центральные зубы, не характерные для Musculinae и отличающиеся также и от прекомпетентных зубов Adulinae.

Crenellinae Gray, 1840 и Septiferinae Scarlato et Starobogatov, 1979. В первом подсемействе 5-7 педоморфных видов рода Crenella и 2-3 рода Solamen [Habe, 1977; Scarlato, Starobogatov, 1984; Hayami, Kase, 1993; Turgeon et al., 1998]. В составе второго подсемейства 5-6 видов рода Septifer, включая один педоморфный, и 2-3 вида рода Ciboticola, в числе которых один также педоморфный [Евсеев и др., 2004a; Habe, 1977; Kurozumi, 2000]. Изученные личиночные формы представлены в литературе лишь нашими таксонами – Crenella decussata и Septifer keenae [Евсеев и др., 2004b; Semenikhina et al., 2008]. Из других подсемейств, в составе которых известны личинки, оседающие, подобно С. decussata или S. keenae, на стадии первичного продиссоконха (PD-I), наиболее близкими по морфологическим признакам ювенильных и взрослых стадий к Crenellinae и Septiferinae являются Brachidontinae, a относительно далекими – Dacryninae [Евсеев и др., 2007].

Одна из особенностей S. keenae (рис. 13А) и С. decussata (рис. 13В) отсутствие в их развитии стадии вторичного продиссоконха (PD-II). Помимо этого общая форма их несет и другие сходные черты, среди которых почти правильная закругленность вентрального и задне-вентрального края, очень низкая макушка или ее отсутствие и одинаково узкие передний и задний сегменты. Вместе с тем есть отличительные. Это детали очертаний переднего и заднего края, размерные характеристики продиссоконха или отношение его высоты к длине, а также скульптурные особенности (рис. 6А, В), представленные мелкими



Рис. 13. Общая форма первичного и вторичного продиссоконха компетентных личинок Crenellinae, Septiferinae, Dacryninae и Brachidontinae. А – Septifer keenae, длина PD-I 172 мкм, зал. Петра Великого; В – Crenella decussata, 175 мкм, зал. Петра Великого; С – Dacrydium hyalinum, 217 мкм [Salas, Gofas, 1997]; D – Brachidontes purpuratus, 190 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; E – Brachidontes citrinus, 191 мкм [Fields, Moore, 1983]; F – Dacrydium cf. hyalinum, 214 мкм [Salas, Gofas, 1997]; G – Brachidontes granulatus, 170 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; H – Brachidontes exustus, 210 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; J – Mylilaster lineatus, 270 мкм [Захваткина, 1972].

Fig. 13. General view of primary and secondary prodissoconch of the competent larvae of Crenellinae, Septiferinae, Dacryninae and Brachidontinae. **A** – *Septifer keenae*, 172 μm, Peter the Great Bay; **B** – *Crenella decussata*, 175 μm, Peter the Great Bay; **C** – *Dacrydium hyalinum*, 217 μm [Salas, Gofas, 1997]; **D** – *Brachidontes purpuratus*, 190 μm [Ramorino, Campos, 1983]; **E** – *Brachidontes citrinus*, 191 μm [Fields, Moore, 1983]; **F** – *Dacrydium* cf. *hyalinum*, 214 μm [Salas, Gofas, 1997]; **G** – *Brachidontes granulatus*, 170 μm [Ramorino, Campos, 1983]; **H** – *Brachidontes exustus*, 210 μm [Fuller, Lutz, 1989]; **J** – *Mylilaster lineatus*, 270 μm [Zakhvatkina, 1972].

и неупорядоченными бугорками и ямками, неотчетливыми желобками радиального направления, концентрами и седловинами. Некоторые из вышеуказанных особенностей обнаружены и у пелагических личинок подсемейства Brachidontinae [Fields, Moore, 1983; Ramorino, Сатроѕ, 1983; Fuller, Lutz, 1989]. Среди таксонов его встречаются также низкие формы, сопоставимые с *S. keenae*, и высокие, как *C. decussata*. Различия между низкими *Brachidontes purpuratus* (Lamarck, 1819) (рис. 13D) и высокими *Brachidontes citrinus* Bolten, 1785 (рис. 13E) и *Brachidontes granulatus* Hanley, 1843 (рис. 13G) более заметны по переднему сегменту. Задний у этих видов Brachidontinae инвариантен, но скульптурные особенности ни у одного из них не изучены.

При сравнении таксонов Brachidontes и S. keenae можно заметить, что и в этом случае более или менее выраженные отличия их связаны с очертаниями передних сегментов. Но у В. granulatus и С. decussata, напротив, задние сегменты выглядят несколько иначе, тогда как передние не различимы. В целом же, отличительные особенности общей формы C. decussata, S. keenae и таксонов Brachidontinae, в личиночном развитии которых отсутствует стадия PD-II, по масштабам довольно незначительные, сопоставимые вероятно с внутривидовой изменчивостью. Однако в составе Brachidontinae есть таксоны, у которых личиночное развитие завершается на стадии PD-II. К ним относятся Brachidontes exustus L., 1758 (рис. 13Н) и Mytilaster lineatus (Gmelin, 1781) (рис. 13Ј). По признакам общей формы эти виды сходны друг с другом, но значительно отличаются от D-образных таксонов Brachidontinae, как и S. keenae и C. decussata, округленностью раковины, наличием у нее узкой и низкой макушки, очертаниями и большей выраженностью переднего выступа, а также расположением его вершины.

Следовательно, основываясь на признаках общей формы личиночные таксоны Brachidontinae могут быть разделены на две группы. В одну из них попадают D-образные B. purpuratus, B. citrinus и B. granulatus, в другую – округленные *B. exustus* и M. lineatus. Таксоны, представляющие в данном случае подсемейства Septiferinae и Crenellinae, близки к членам первой группы. Третья группа может состоять из D-образных Dacryninae, среди которых также встречаются высокие (рис. 13С) и низкие (рис. 13F) формы, отличающиеся от Septiferinae, Crenellinae и Brachidontinae по задневентральному выступу.

Важной особенностью провинкулярного строения митилидного PD-I является наличие зубов центрального ряда. Однако у личиночной стадии C. decussata этот ряд не обнаружен, а зубы переднего и заднего ряда этого таксона начинают формироваться на некотором расстоянии от переднего и заднего края провинкулюма (рис. 14А). Центральный ряд другого члена первой группы – S. keenae, насчитывает до 17-19 зубов (рис. 14В). Подобная картина характерна для провинкулюма В. granulatus (рис. 14F), а также неидентифицированной формы – Musculus sp. (рис. 14Е) из зал. Петра Великого, в водах которого таксоны Brachidontinae не известны. Вместе с тем центральный ряд еще одного члена первой группы – *В. purpuratus* (рис. 14С), состоит из 12-14 зубов, и по этому признаку он не отличается от таксонов второй группы – *В. exustus* (рис. 14D) и *М. lineatus* [Захваткина, 1972]. Однако если передний и задний ряды компетентной личинки *В. exustus* несут по



Рис. 14. Провинкулярные морфоструктуры компетентных личинок Crenellinae, Septiferinae, Brachidontinae и Musculinae. A–*Crenella decussata*, 170 мкм, зал. Петра Великого; B–*Septifer keenae*, 152 мкм, зал. Петра Великого; C–*Brachidontes purpuratus*, 200 мкм [Ramorino, Campos, 1983]; D–*Brachidontes exustus*, длина PD-II 210 мкм [Fuller, Lutz, 1989]; E–*Musculus* sp., 280 мкм, зал. Петра Великого; F–*Brachidontes granulatus*, 210 мкм [Ramorino, Campos, 1983]. Масштаб 10 мкм.

Fig. 14. Provincular morphostructures of the competent larvae of Crenellinae, Septiferinae, Brachidontinae μ Musculinae. A – *Crenella decussata*, 170 μ m, Peter the Great Bay; B – *Septifer keenae*, 152 μ m, Peter the Great Bay; C – *Brachidontes purpuratus*, 200 μ m [Ramorino, Campos, 1983]; D – *Brachidontes exustus*, 210 μ m [Fuller, Lutz, 1989]; E – *Musculus* sp., 280 μ m, Peter the Great Bay; F – *Brachidontes granulatus*, 210 μ m [Ramorino, Campos, 1983]. Scale bars – 10 μ m.

одному дополнительному зубу, то у *М. lineatus* число этих зубов в каждом ряду достигает 4–5, а метаморфоз происходит при длине PD-II 260–280 мкм.

Таким образом, комплекс провинкулярных морфоструктур и особенности формы позволяет дифференцировать личиночные таксоны, представляющие подсемейства Septiferinae и Crenellinae. Но без адекватных описаний строения PD-I остальных членов этих подсемейств выявить среди отличительных признаков *S. keenae* и *C. decussata* признаки общего и индивидуального характера довольно трудно. В отношении признаков первой группы Brachidontinae, следует заметить, что PD-I ее таксонов, а также таксонов Septiferinae, Crenellinae и Dacryninae, увеличен примерно в 2 раза, по сравнению с PD-I остальных подсемейств Mytilidae. Однако компетентные личинки таксонов первой группы не имеют ряд важных идентификационных признаков (особенности макушечной вершины и плечь, топология лигаментной ямки, число и взаимоотношения дополнительных зубов переднего ряда и макушечного основания, число дополнительных зубов заднего ряда), присущих второй группе и характеризующих большинство личиночных таксонов Mytilidae. Очевидно по совокупности признаков общей формы и провинкулюма таксоны первой группы Brachidontonae, и возможно *S. keenae* и *C. decussata*, могут быть выведены из состава их родительских подсемейств.

Остальные подсемейства Mytilidae также гетероморфны. При этом масштабы изменчивости признаков общей формы и провинкулюма некоторых личиночных таксонов могут быть сопоставимы с обнаруженными у таксонов Brachidontinae. В качестве подобных аберрантов среди Modiolinae могут рассматриваться *Modiolus areolatus*, а из таксонов зал. Петра Великого – Modiolus sp. indet. и Modiolus kurilensis. В составе Musculinae аналогичное положение или близкое к нему занимают Musculus sp. indet. и M. senhousia, а в Mytilinae-Mytilus sp. indet. и возможно вся группа таксонов с удлиненным рядом дополнительных зубов, в числе которых *M. trossulus*, *M. galloprovincialis* и С. grayanus. Морфологические признаки и масштабы их изменчивости у остальных таксонов этих подсемейств в одних случаях вероятно дополняют характеристику родительского рода, а в других - образуют группы, происхождение и место которых в существующей системе взрослых форм Mytilidae остается пока неопределенным.

Обсуждение

На примере личиночных форм Brachidontinae, а также Modiolinae, Mytilinae и Musculinae, можно заметить, что признаки, с которыми мы имеем дело, неравнозначны. Одни из них (PD-I и его провинкулюм) являхарактеристиются неотъемлемой кой всех митилидных таксонов, но передне-задние и центральные зубные ряды их провинкулюма могут формироваться в разное онтогенетическое время [Fuller, Lutz, 1989]. Другие признаки (PD-II и его провинкулярные морфоструктуры) присущи большинству личиночных таксонов. Однако зубные ряды провинкулюма PD-II у одних форм (M. modiolus, M. auriculatus, М. coruscus и др.) сохраняют черты, унаследованные от PD-I, у вторых (M. kurilensis, M. galloprovincialis, Perna viridis и др.) – дополнены новообразованиями [Евсеев и др., 2006; Siddall, 1980], а у третьих (C. decussata,

S. keenae, B. granulatus и др.) – PD-II и его морфоструктуры отсутствуют [Евсеев и др., 2004б]. Помимо этого, личиночные формы несут признаки (очертания переднего и заднего края, число зубов переднего ряда и взаимоотношения их с макушкой, высота и заостренность макушки и др.), которые могут указывать на их индивидуальные особенности. Следовательно, в таксономическом отношении личиночные морфоструктуры могли бы существенно дополнить характеристики разных иерархических уровней современной системы, традиционно используемой при оценке и интерпретации результатов широкого спектра биологических исследований.

Вместе с тем, наши материалы по личинкам, как и предшествующие материалы по ювенильным стадиям [Евсеев и др., 2007; Evseev et al., 2005], показывают, что таксономическое положение

не у всех этих форм находится в соответствии с тем, которое в существующей системе занимают их родители. И дело, очевидно, не только в полном отсутствии или недостаточности общих признаков у личинок и взрослых, но и в морфогенетических особенностях ранних и поздних стадий онтогенеза.

Развитие морских пелагических личинок большинства таксонов Bivalvia, согласно их типологии и существующим онтогенетическим концепциям [Chanley, 1968; Chanley, Andrews, 1971; Waller, 1981; Ockelmann, 1983, 1995; Cragg, 1996], проходит почти по одному и тому же сценарию, начинающемуся со спирального дробления, сменяющегося на бластулу, затем гаструлу, трохофору, велигер I, или уплощенно-безмакушечный PD-I округленной или D-образной формы, велигер II, или округленномакушечный PD-II, и завершающемуся стадией педивелигера, или PD-II с функционирующей ногой.

Одной из наиболее ранних онтогенетических стадий, имеющей отношение к морфогенезу скелетно-опорного образования, является стадия PD-I. Раковина этого продиссоконха формируется, в отличие от вторичного, не клетками мантии, постепенно наращивающими ее краевые участки и утолщающими центральные, а раковинной железой, секретирующей всю поверхность продиссоконха одноактно, на протяжении нескольких часов онтогенетического развития [Waller, 1981, Campos, Ramorino, 1980; Fields, Moore, 1983; Bellolio et al., 1996; Hayakaze, Tanabe, 1999]. На следующем этапе, продолжающимся 2-3 сут, первоначальная форма, покрывающая раковинную железу в виде тонкой периостракумной пленки, кальцифицируется и утолщается изнутри, края ее ограничиваются сравнительно массивным валиком, а на провинкулюме начинают формироваться зубные ряды. В ходе дальнейшего пребывания личинки в пелагическом состоянии, которое обычно завершается через 8–12 сут, происходит образование и развитие ее внутренних органов, но при этом первоначальные очертания формы PD-I и ее размерные характеристики остаются неизменными. Следовательно, если имеет место гиперморфоз раковинной железы и, соответственно, продиссоконха, то начало его и начало дивергенции таксонов на гипер- и гипоморфные очевидно приходится на стадию трохофоры или самые ранние этапы стадии PD-I.

Вторичный продиссоконх формируют полуподвижные клетки мантии. Раковина его, по сравнению с PD-I, округленная, с хорошо выраженной ростовыми макушкой, образована инкрементами и содержит в межкристаллической матрице красящие пигменты, а у некоторых таксонов (Adulinae, Musculinae и Brachidontinae) этот слой несет и скульптуру, состоящую, в отличие от репликационной PD-I, из регулярно чередующихся валиков и желобков комаргинального расположения. Краевые участки PD-II на протяжении почти всего пелагического периода непрерывно наращиваются, но ширина инкрементов переднего, заднего и вентрального края может заметно различаться. В итоге, к концу пелагической фазы, завершающейся через 18-20 сут, общая форма PD-II приобретает очертания, варьирующие у разных таксонов от правильно округленной, с малозаметными краевыми сегментами и небольшой макушкой, до овально-удлиненной, с резко выраженными передне-задними выступами и высокой макушкой.

В ходе пелагического развития PD-II на провинкулюме его также формируются новые зубы и ямка внутреннего (первичного) лигамента. Вместе с тем общий план провинкулярного строения и его размерные характеристики наследуются от PD-I. Таким образом, в контексте оуновского представления о гомологичности органов [Шаталкин, 2002; Чайковский, 2006], единственным претендентом на эту категорию среди скелетно-опорных морфоструктур PD-II мог бы быть провинкулюм с его зубным аппаратом. В этом случае признаки общей формы были бы отнесены к аналогичным, несущим на разных стадиях одни и те же или сходные функции защиты от внешней среды и организации пространственно-упорядоченной системы из мышц и внутренних органов.

Если морфогенетический экскурс продолжить на ювенильную и дефинитивную стадии онтогенеза, то картина взаимоотношений формы раковины, особенностей и происхождения ее морфоструктур, как и полуавтономности каждой из стадий, в общих чертах мало чем отличается от вышеприведенной стадий PD-I и PD-II. Для ювенильной раковины, или непиоконха, также характерна своя удлиненно-овальная и обычно непигментированная форма, с комаргинальной скульптурой, состоящей из сравнительно высоких валиков и глубоких желобков, а задне-дорсальный край ее у большинства митилидных таксонов несет ряд онтогенетически новых образований - первичных латеральных зубов [Евсеев и др., 2006,

2007; Ockelmann, 1983, 1995]. Постпровинкулюм непиоконха наследует в этом случае морфоструктуры и конфигурацию провинкулюма PD-II. Однако в ходе его дальнейшего развития из провинкулярных морфоструктур остаются зубы переднего и заднего ряда и ямка первичного лигамента. Зубы центрального ряда редуцируются или на их месте формируются более крупные новые. Таким образом, в качестве гомологичных морфоструктур общей формы может рассматриваться макушка, а из провинкулярных – лигаментная ямка и зубы переднего и заднего ряда, представленные в основном зубами PD-II.

Развитие раковины дефинитивной стадии, или диссоконха, также сопровождается онтогенетическими новообразованиями, к которым могут быть отнесены вторичный лигамент и задние вторично-латеральные зубы, формирующиеся на задне-дорсальном крае диссоконха, прекардинальные и кардинальные зубы постпровинкулюма, вторичнолатеральные зубы передне-дорсального края и скульптурные особенности. К наследуемым морфоструктурам его относятся постпровинкулярные зубы, лигаментная ямка и первичные латеральные зубы задне-дорсального края непиоконха. При этом как и у предшествующих стадий, морфогенез новообразований проявляется на начальном этапе стадии диссоконха и завершается, когда длина его не превышает 2-3 мм. Однако у большинства взрослых форм морфоструктуры непиоконхового постпровинкулюма обычно полностью или частично редуцированы, а в качестве гомологичных признаков общей формы могут быть использованы лишь особенности наружной поверхности макушки, нередко сохраняющие очертания и длину PD-I, PD-II или скульптурные детали непиоконха [Hayami, Kase, 1993; Dijkstra, 1995; Gofas, Salas, 1996].

Таким образом, личиночные стадии, ювенильная стадия непиоконха и дефинитивная диссоконха несут признаки наследуемые, к которым относятся морфоструктуры провинкулюма, И признаки свои собственные, представленные особенностями общей формы и онтогенетическими новообразованиями провинкулярного и маргинального происхождения. При этом диссоконх не наследует провинкулярные признаки личиночных стадий, а общая форма его не приобретает ни D-образные, ни округлые очертания PD-I и PD-II. Диссоконху присуща своя собственная форма, отличающаяся от продиссоконховой соотношением высоты и длины, расположением макушки, очертаниями переднего, заднего, задне-вентрального и вентрального края, скульптурными паттернами наружной поверхности, периостракумным покрытием, несущим пластинки или щетинки, а также морфоструктурами постпровинкулюма. Все эти особенности его используются как таксономические признаки разного ранга. Например, признаками низших категорий, т.е. подвидовой и видовой, обычно являются особенности краевых очертаний раковины, вариации ее скульптурных паттернов, а высших (рода и подсемейства) – присутствие или отсутствие скульптуры, морфоструктур постпровинкулюма и общая характеристика формы (раковина удлиненная или высокая, тригональная или овально-вытянутая, с макушкой терминального или субтерминального расположения и т.п.).

Первичный продиссоконх отличается по происхождению и признакам не только от диссоконха, но и потенциального наследователя его свойств – вторичного продиссоконха. У PD-I своеобразная и безмакушечная форма раковины, несущей репликационную скульптуру, маргинальное утолщение и передне-задние и вентральные вариации общей формы. Провинкулярные зубы его состоят из краевых и центральных (M. auriculatus, B. exustus, C. decussata), но у других таксонов они представлены только краевыми (M. philippinarum, S. keenae), a y tpeтьих (M. modiolus, M. edulis) – ни краевые, ни центральные зубы на этой стадии не формируются [Fuller, Lutz, 1989; Ozawa, Sekiguchi, 2002]. Помимо этого, первичный продиссоконх несет и свою, митилидную, скульптуру [Fuller, Lutz, 1989; Salas, Gofas, 1997], заметно отличающуюся от скульптурных паттернов PD-I других семейств Bivalvia [Prezant, 1990; Hayami, Kase, 1993; Gofas, Salas, 1996; Morse, Zardus, 1997].

Форма PD-II округленная, с центрально-терминальным расположением макушки и широкомасштабной вариацией ее высоты и высоты раковины, а также очертаний переднего, заднего и задне-вентрального края. У некоторых митилидных таксонов PD-II может нести комаргинальную скульптуру. Но разнообразие ее как у митилид, так таксонов других семейств ограничено комаргинальными желобками и валиками, в отличие от более высокой полиморфности скульптурных элементов PD-I. Вторичный продиссоконх, хотя и наследует морфоструктуры провинкулюма PD-I, но дальнейшая судьба их может быть разной. В ходе морфогенеза PD-II у одних таксонов (M. modiolus, M. auriculatus, M. edulis, M. coruscus) общая конфигурация провинкулюма сохраняет черты PD-I, а у других (B. azoricus, M. kurilensis, M. areolatus, *M. trossulus*) – провинкулярные морфоструктуры преобразуются или дополняются новообразованиями, трансформирующими как зубные ряды, их форму и взаимоотношения, так и форму самих зубов и их размерные характеристики. В итоге PD-II приобретает свой собственный комплекс признаков, позволяющий отличать его не только от PD-I и диссоконха родительского таксона, но и PD-II других таксонов семейства Mytilidae и класса Bivalvia.

Важной чертой наследуемых и ненаследуемых признаков личиночной и диссоконховой стадий является также их полиморфное разнообразие, или изменчивость в ее дарвиновском понимании. Диапазон этой изменчивости у личинок такой же широкий, как и у признаков диссоконха – от незначительных отличий в очертаниях или размерах морфоструктур, сопоставимых с внутривидовыми модификациями диссоконха, до выраженных выступов переднего и заднего края или провинкулярно-постпровинкулярных новообразований, позволяющих в определенных рамках общего диапазона изменчивости (соответствующих в данном случае родительскому подсемейству) дифференцировать таксоны на морфологические группы или выводить отдельные таксоны и за пределы этого диапазона, рассматривая как носителей признаков более высокого иерархического уровня. Иными словами, видообразовательная концепсия Дарвина, положенная в основу современной синтетической теории эволюции взрослых форм, может быть применима и к PD-II, признаки которого, как и диссоконха, представлены низшими категориями, указывающими на существование у PD-II морфогенетического процесса, и высшими, рассматриваемыми обычно как итог этого процесса.

Вместе с тем, PD-II, непиоконх и лиссоконх имеют и еше одно важное свойство, являющееся характеристикой не только таксонов Mytilidae (например, B. purpuratus, S. keenae, C. decussata и др.), но и других семейств Bivalvia [Booth, 1979; Jablonski, Lutz, 1980; Prezant, 1990; Hayami, Kase, 1993; Waller, 1993; Gofas, Salas, 1996; Zardus, Morse, 1998]. Эти стадии, в отличие от персистентной PD-I, у ряда таксонов могут не формироваться. Делеция затрагивает обычно одну из стадий онтогенетического паттерна, и в таких случаях непиоконх наследует провинкулярные морфоструктуры не PD-II, а PD-I, диссоконх, соответственно, приобретает морфоструктуры PD-II или отсутствует. Очевидно морфогенетический ранг паттерна, несущего подобные преобразования, указывающие на дивергенцию таксона, может быть выше или ниже в зависимости от места делеционной стадии в онтогенетическом паттерне, а также по отношению к остальными паттернам подсемейства или семейства. Однако делеции стадии PD-II не оказывают заметного влияния на характер и морфогенетического направленность процесса диссоконха. Иная картина когда происходит делеция непиоконха или диссоконха [Евсеев и др., 2006; Ockelmann, 1983]. Следовательно, личиночные стадии, связанные прямыми родственными отношениями с остальными стадиями онтогенеза, в таксономическом отношении оказываются чужеродными.

Подобные преобразовательные трансформации предефинитивного этапа развития известны и у современных и ископаемых позвоночных [Северцов, 1939, 1970; Шмальгаузен, 1939; Иорданский, 2005]. Ранние онтогенетические стадии этой группы, включая и эмбриональные, также подвержены эволюционным модификациям, или макрогенезам. Более важными из них считаются самые ранние. Однако какие из морфоструктур ранних стадий наследуются поздними стадиями и затем используются в качестве признаков высших категорий, данные фрагментарны и противоречивы [Шишкин, 1981; Майр, 1986]. При этом, стадии позвоночных, как заметил де Бер [De Beer, 1958] - это абстракция с условными границами, в отличие от полуобособленных стадий Mytilidae или обособленных Insecta и других беспозвоночных.

Таким образом, полученные нами материалы по личинкам Mytilidae позволяют сделать ряд выводов, не совпадающих с некоторыми представлениями о характере взаимоотношений между ранними и поздними стадиями, рассматриваемыми в рамках родительских подсемейств таксономической системы. Одной из важных особенностей личиночных стадий разных таксонов является их полиморфное состояние, характеризующееся широким диапазоном. Это позволяет дифференцировать признаки готовых к метаморфозу личинок на низшие и высшие категории, подобно признакам взрослых форм. Присутствие низших категорий у ранних стадий, признаки которых обычно относят к макрогенетическим атавизмам, указывает, что они, как и дефинитивные стадии, находятся в состоянии эволюционного развития. Однако географической и модификационной изменчивости личиночных форм, а также личиночным видам и родам, присущи свои собственные признаки, отсутствующие у большинства низших и высших категорий взрослых форм. Помимо этого, у стадий могут быть собственные признаки и признаки наследуемые, находящиеся в разном морфогенетическом состоянии по отношению к гомологичным или аналогичным морфоструктурам более ранней стадии. Детальный анализ личиночных и дефинитивных признаков онтогенетических паттернов разных таксонов подсемейства показывает, что (а) личиночные признаки вторичного продиссоконха, как вероятно и признаки остальных двух стадий, образуют свои собственные системы, категории которых не могут дополнять или расширять подобные уровни иерархии таксономической системы взрослых форм; (b) морфоструктурный комплекс диссоконха состоит из собственных признаков и признаков непиокнха, среди которых признаки личиночного происхождения обычно отсутствуют; (с) в качестве общей морфологической, таксономической и эволюционной характеристики таксона может рассматриваться система онтогенетических паттернов, состоящая из подсистем ранжированных признаков каждой стадии, но особенности эволюционного развития стадии могут отличаться или совпадать с предшествующей или последующей стадиями.

Из вышеизложенного следует, что существующая таксономическая

система, характеризующая взаимоотношения таксонов, их видообразовательные процессы и направленность эволюционного развития только взрослых форм, мало пригодна для сравнительного анализа морфологии, филогении или механизмов и путей развития ранних стадий онтогенеза. Известный принцип Геккеля «форма-родство» при сравнении стадий разных таксонов работает, указывая на их паралогию, но внутри таксона, вероятно, не работает. В связи с тем, что для оценки преобразовательных масштабов морфоструктур раннего онтогенеза таксономические категории взрослых не пригодны, морфологические разрывы между стадиями, а также филогенетические реконструкции на основе биогенетического постулата Геккеля, обычно являются предметом дискуссии. К нерешенным проблемам очевидно можно отнести и механизмы номогенетического и эволюционного развития. Наши материалы по морфогенезу ранних стадий могли бы внести определенный вклад в решение этих проблем и проблем эволюционной теории двустворчатых моллюсков. Но для этого необходима общая система признаков, включающая признаки диссоконха и личиночно-ювенильных форм всех подсемейств Mytilidae из разных регионов Мирового океана.

Благодарности

Авторы признательны А.Ю. Звягинцеву и В.А. Куликовой за полезные советы, поддержку и помощь. Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума ДВО РАН (грант 06-III-А-06-164).

Литература

- Евсеев Г.А. 2005. Морфогенез ранних стадий Adula falcatoides (Bivalvia: Mytilidae) и проблемы таксономии и филогении всверливающихся митилид западной Пацифики // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 137–154.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К., Брыков В.А. 2006. Морфогенез ранних стадий Mytilus trossulus и Crenomytilus grayanus и проблемы таксономии Mytilinae (Bivalvia, Mytilidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 10. С. 67–87.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К., Семенихина О.Я. 2007. Морфогенез ранних стадий Crenella decussata, таксономия и филогения педоморфных таксонов Crenellinae (Bivalvia: Mytilidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 11. С. 49–64.
- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004а. Морфогенез скульптуры, таксономические признаки и филогения Septiferidae

(Bivalvia: Mytiloidea) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 8. С. 26–42.

- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004б. Личиночно-ювенильный морфогенез Septifer keenae (Bivalvia, Mytiloidea, Septiferidae) и проблемы рекапитуляционной филогении митилид // Зоологический журнал. Т. 83. С. 1317–1329.
- Захваткина К.А. 1972. Личинки двустворчатых моллюсков – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Киев: Наукова думка. С. 250–270.
- Иорданский Н.Н. 2005. Педоморфоз, неотения и эволюция // Зоологический журнал. Т. 84. С. 1176–1187.
- Калашникова С.А., Айздайчер Н.А. 1993. О личиночном развитии Spisula sachalinensis (Cardiida, Mactridae), Ruditapes philippinarum (Cardiida, Veneridae) и Crenomytilus grayanus (Mytilida, Mytilidae) в культуре // Зоологический журнал. Т. 72. С. 13–19.

- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 216 с.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики: аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.
- Куликова В.А. 1978. Морфология, сезонная динамика численности и оседание личинок двустворчатого моллюска Musculista senshousia в лагуне Буссе (Южный Сахалин) // Биология моря. № 4. С. 133–135.
- Куликова В.А., Медведева Л.А., Гуйда Г.М. 1981. Морфология пелагичеких личинок трех видов двустворчатых моллюсков семейства Pectinidae залива Петра Великого (Японское море) // Биология моря. № 4. С. 75–77.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. 1989. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация. Препринт № 21. Владивосток: ДВО АН СССР. 60 с.
- Майр Э. 1986. Зоологический вид и эволюция. Москва: Мир. 597 с.
- *Назаров В.И.* 1991. Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу. Москва: Наука. 288 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР. 607 с.
- Северцов А.С. 1970. К вопросу об эволюции онтогенеза // Журнал общей биологии. Т. 31. С. 222–235.
- Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2001. Морфология личинок *Mytilus coruscus* (Bivalvia: Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 80. С. 1518–1521.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1979. О системе подотряда Mytileina // Моллюски. Основные результаты их изучения. Ленинград: АН СССР. Вып. 6. С. 22–25.
- Тимофеев–Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.
- Чайковский Ю.В. 2006. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во научных изданий КМК. 712 с.
- Шаталкин А.И. 2002. Проблема архетипа и современная биология. // Журнал общей биологии. Т. 63. С. 275–291.

- Шишкин М.А. 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // Журнал общей биологии. Т. 62. С. 38–54.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР. 231 с.
- Bellolio G.C., Toledo P.A., Dupré E.M. 1996. Desarrollo larvario de Choromytilus chorus eu condiciones de laboratorio // Scientia Marina. V. 60. P. 353–360.
- Booth J.D. 1977. Common bivalve larvae from New Zealand: Mytilacea // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. V. 11. P. 407–440.
- Booth J.D. 1979. Common bivalve larvae from New Zealand: Pteriacea, Anomiacea, Ostreacea // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. V. 13. P. 131–139.
- Booth J.D. 1983. Studies on twelve common bivalve larvae, with notes on bivalve spawning seasons in New Zealand // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. V. 17. P. 231–265.
- Campos B., Ramorino L. 1980. Larval and early benthic stages of Brachidontes granulata (Bivalvia: Mytilidae) // Veliger. V. 22. P. 277–281.
- Chanley P.E. 1968. Larval development in the class Bivalvia // Proceedings of Symposium on Mollusca held at Cochin, January 12–16, 1968. Part 2. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India. P. 475–480.
- Chanley P.E., Andrews J.D. 1971. Aids for identification of bivalve larvae of Virginia // Malacologia. V. 11. P. 45–119.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. 2000. Bivalve seashells of Western North America. Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California // Santa Barbara Museum of Natural History Monographs N. 2. P. 1–764.
- Comtet T., Jollivet D., Khripounoff A., Segonzac M., Dixon D.R. 2000. Molecular and morphological identification of settlement-stage vent mussel larvae, Bathymodiolus azoricus (Bivalvia; Mytilidae), preserved in situ at active vent fields on the Mid-Atlantic Ridge // Limnology and Oceanography. V. 45. P. 1655–1661.
- Cragg S.M. 1996. The phylogenetic significance of some anatomical features of bivalve veliger larvae // Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. J. Taylor (Ed.). Oxford: Oxford University Press. P. 371–380.
- De Beer G.R. 1958. Embryos and Ancestors. 3rd Edition. Oxford: Oxford University Press. 197 p.

- Dijkstra H.H. 1995. Bathyal Pectinoidea (Bivalvia: Propeamussiidae, Entoliidae, Pectinidae) from New Caledonia and adjacent area // Resultats des Campagnes MUSORSTOM. V. 14. P. Bouchet (Ed.). Mémoires de Muséum national d'Histoire naturelle. T. 167. P. 9–73.
- Dobzhansky Th. 1970. Genetics and the Origin of Species. New-York: Columbia University Press. 505 p.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2005. Early stage morphogenesis: an approach to problems of taxonomy, phylogeny and evolution in the Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Acta Zoologica Sinica. V. 51. P. 1130–1140.
- Fields A., Moore E. 1983. The larval biology of Brachidontes modiolus (L., 1757) (Bivalvia: Mytilidae) // Veliger. V. 26. P. 52–61.
- 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.
- *Gofas S., Salas C.* 1996. Small Nuculidae (Bivalvia) with functional primary hinge in the adults // Journal of Conchology. V. 35. P. 427–435.
- *Habe T.* 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.
- Habe T. 1981. Superfamily Mytilacea Rafinesque // A Catalogue of Molluscs of Wakayama Prefecture, the Province of Kii. I. Bivalvia, Scaphopoda and Cephalopoda. Special Publication Series of the Seto Marine Biological Laboratory, Kyoto University, V. 7. P. 44–54.
- Hayakaze E., Tanabe K. 1999. Early larval shell development in mytilid bivalve Mytilus galloprovincialis // Venus. V. 58. P. 119–127.
- Hayami I., Kase T. 1993. Submarine cave Bivalvia from the RyuKyu Islands: systematics and evolutionary significance // Bulletin of the University Museum, University of Tokyo. N. 35. University Tokyo Press. P. 1–133.
- Hu Y.P., Fuller S.C., Castagna M., Vrijenhoek R.C., Lutz R.A. 1993. Shell morphology and identification of early life history stages of congeneric species of Crassostrea and Ostrea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 73. P. 471–496.
- *Hur Y.B., Hur S.B.* 2000. Development and growth of larvae of four bivalve species // Journal of Aquaculture. V. 13, N 2. P. 119–128.
- Jablonski D., Lutz R.A. 1980. Molluscan larval shell morphology: ecological and paleontological applications // Skeletal Growth of Aquatic

Organisms. D.C. Roads and R.A. Lutz (Eds.). New-York: Plenum Press. P. 323–377.

- Kenk V.C., Wilson B.R. 1985. A new mussel (Bivalvia: Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos Rift Zone // Malacologia. V. 26. P. 253–271.
- Kniprath E. 1980. Larval development of the shell and the shell gland in *Mytilus* (Bivalvia) // Roux's Archives of Developmental Biology. V. 188. P. 201–204.
- Kimura T., Sekiguchi H. 1994. Larval and postlarval shell morphology of two mytilid species Musculista senhousia (Benson) and Limnoperna fortunei kikuchii Habe // Venus. V. 53. P. 307–318.
- Kurozumi T. 2000. Family Mytilidae // Marine Mollusks in Japan. T. Okutani (Ed.). Tokyo: Tokai University Press. P. 863–877.
- *Le Pennec M., Masson M.* 1976. Morphogenese de la coquille de *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) eleve au laboratoire // Cahiers de Biologie Marine. T. 17. P. 113–118.
- Loosanoff V.L., Davis H.C., Chanley P.E. 1966. Dimensions and shapes of some marine bivalve mollusks // Malacologia. V. 4. P. 351–435.
- Lutaenko K.A. 2005. Bivalve mollusks of Ussuriysky Bay (Sea of Japan). Part 1 // Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 9. P. 59–81.
- Lutaenko K.A. 2006. Bivalve mollusks of Ussuriysky Bay (Sea of Japan). Part 2 // Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 10. P. 46–66.
- Lutz R.A., Hidu H. 1979. Hinge morphogenesis in the shell of larval and early post-larval mussels Mytilus edulis L. and Modiolus modiolus (L.) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 59. P. 111-121.
- Lutz R., Goodsell J., Castagna M., Chapman S., Newell C. et al. 1982. Preliminary observations on the usefulness of hinge structures for identification of bivalve larvae // Journal of Shellfish Research. V. 2. P. 65–70.
- Martel A.L., Auffrey L.M., Robles C.D., Honda B.M. 2000. Identification of settling and early postlarval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the Pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA // Marine Biology. V. 137. P. 811–818.
- Morse M.P., Zardus J.D. 1997. Bivalvia // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 6A, Mollusca II. F.W. Harrison, A.J. Kohn (Eds.). New-York: Willey Liss. Inc. P. 7–118.

- Ockelmann K.W. 1983. Descriptions of mytilid species and definition of the Dacrydiinae n. subfam. (Mytilacea – Bivalvia) // Ophelia. V. 22. P. 81–123.
- *Ockelmann K.W.* 1995. Ontogenetic characters of mytilaceans // Phuket Marine Biological Centre Special Publication. N. 15. P. 85–88.
- Okutani T., Fujikura K., Sasaki T. 2003. Two new species of Bathymodiolus (Bivalvia: Mytilidae) from methane seeps on the Kuroshima Knoll off the Yaeyama Islands, southwestern Japan // Venus. V. 62. P. 97–110.
- Ozawa H., Sekiguchi H. 2002. Shell morphology of larvae and post-larvae of the two tropical Modiolus species, Modiolus auriculatus and Modiolus philippinarum (Bivalvia: Mytilidae) // Venus. V. 61. P. 25–39.
- Prezant R.S. 1990. Shell and hinge ontogeny of the Antarctic bivalve Lissarca notorcadensis // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 70. P. 841–855.
- Ramorino L.M., Campos B.M. 1983. Larvas y postlarvas de Mytilidae de Chile (Mollusca: Bivalvia) // Revista de Biologia Marina, Valparaiso. V. 19. P. 143–192.
- Ranson G. 1960. Les prodissoconques (conquilles larvaires) des ostréidés vivants // Bulletin de Institute Océanographiques de Monaco. N. 1183. P. 1–41.
- Redfearn P., Chanley P., Chanley M. 1986. Larval shell development of four species of New Zealand mussels (Bivalvia, Mytilidae) // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. V. 20. P. 157–172.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae // Hull Bulletins of Marine Ecology, V. 3. P. 72–104.
- 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. P. 410–425.
- 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 Mytileina (Bivalvia)// Malacological Review. V. 17. P. 115–116.
- Schweinitz E.H., Lutz R.A. 1976. Larval development of the northern hose mussel, Modiolus modiolus (L.), including a comparison with larvae of Mytilus edulis L. as an aid in planktonic identification // Biological Bulletin. V. 150. P. 348–360.

- Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K., Evseev G.A. 2008. Morphology of larvae of the family Mytilidae (Bivalvia) from the north-western part of the Sea of Japan // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 88. P. 331–339.
- Siddall S. 1980. A clarification of the genus Perna (Mytilidae) // Bulletin of Marine Sciences. V. 30. P. 858–870.
- Simpson G.G. 1953. The Major Features of Evolution. New York: Columbia University Press. 434 c.
- Starobogatov Ya.I. 1992. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia // Ruthenica. V. 2. P. 1–25.
- *Tanaka Y.* 1979a. Identification of bivalve larvae – 2 // Aquabiology. V. 1. N. 3. P. 43–50.
- Tanaka Y. 1979b. Identification of bivalve larvae – 3 // Aquabiology. V. 1. N. 4. P. 23–29.
- Tanaka Y. 1979c. Identification of bivalve larvae – 4 // Aquabiology. V. 1. N. 5. P. 56–59.
- Tanaka Y. 1980a. Identification of bivalve larvae - 5 // Aquabiology. V. 2. N. 1. P. 42–46.
- Tanaka Y. 1980b. Identification of bivalve larvae – 6 // Aquabiology. V. 2. N. 2. P. 119–121.
- Tanaka Y. 1980c. Identification of bivalve larvae - 7 // Aquabiology. V. 2. N. 3. P. 206-209.
- *Tanaka Y.* 1981. Identification of bivalve larvae–11// Aquabiology. V. 3. N. 1. P. 56–58.
- Turgeon D.D., Quinn J.F., Bogan A.E., Coan E.V., Hochberg W. et al. 1998. Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada. Mollusks, 2-nd Ed. // American Fisheries Society Special Publications N 26. P. 1–526.
- *Turner R.D., Boyle P.J.* 1975. Studies of bivalve larvae using the scanning electron microscope and critical point drying // Bulletin of the American Malacological Union. V. 40. P. 59–65.
- Wang Zhenrui 1997. Fauna Sinica. Phylum Mollusca. Order Mytiloida. Beijing: Science Press. 255 p.
- Waller T.R. 1981. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster Ostrea edulis Linne // Smithsonian Contribution in Zoology. N 328. P. 1–70.
- Waller T.R. 1993. The evolution of «Chlamys» (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) in the tropical western Atlantic and eastern Pacific // American Malacological Bulletin. V. 10. P. 195–249.
- Zardus J.D., Morse M.P. 1998. Embriogenesis, morphology and ultrastructure of the pericalymma larva of Acila castrensis (Bivalvia: Protobranchia: Nuculoida) // Invertebrate Biology. V. 117. P. 221–244.