

---

**Сравнительная морфология и проблемы таксономии  
ювенильных и взрослых форм  
подсемейства Chioninae (Bivalvia: Veneridae)  
залива Петра Великого (Японское море)**

**Г.А. Евсеев, Н.К. Колотухина**

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

---

Изучали морфоструктурные особенности ювенильных форм (длиной от 500–1000 до 2500–3500 мкм) распространенных видов залива Петра Великого (Японское море) – *Mercenaria stimpsoni*, *Callithaca adamsii*, *Protothaca jedoensis* и *Protothaca euglypta*. Наиболее важными признаками их ювенильных диссоконхов являются: (а) общая форма, включающая краевые очертания и макушку, (b) присутствие или отсутствие радиальных ребер и (с) особенности скульптурного паттерна переднего, центрального и заднего поля, в числе которых конфигурация радиальных и/или комаргинальных ребер, их размерные характеристики, наличие нодулярных валиков у радиальных ребер и складчатости у комаргинальных. Выделенные признаки, подобно таксономическим признакам взрослых, позволяют дифференцировать ювенильные формы на ювенильные виды, роды и подсемейства. Однако система ювенильных признаков в некоторых случаях не соответствует системе, построенной на признаках взрослых.

**Ключевые слова:** ювенильные двустворчатые моллюски, морфоструктуры раковины, таксономия, Японское море.

---

**Comparative shell morphology and problems of taxonomy  
of juvenile and adult clams  
of the subfamily Chioninae (Bivalvia: Veneridae)  
from Peter the Great Bay (Sea of Japan)**

**G.A. Evseev, N.K. Kolotukhina**

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

---

Morphostructures patterns of bivalve juveniles ranging from 500–1000 to 2500–3500  $\mu\text{m}$  and adult shells of *Mercenaria stimpsoni*, *Callithaca adamsii*, *Protothaca jedoensis* and *Protothaca euglypta* collected from Peter the Great Bay (Sea of Japan) have been studied. The most significant features of juveniles are (a) general outlines of dissoconch, including its umbo; (b) presence–absence of radial ribs; and (c) details of sculptural patterns including relationships of comarginal and/or radial ribs, dimensional characters of ribs, dichotomy or intercalation of radial ribs. These features can be used for a taxonomic differentiation of juveniles into juvenile species, genera and subfamilies.

**Key words:** juvenile bivalve mollusks, shell morphostructures, taxonomy, Sea of Japan.

В морях западной Пацифики подсемейство Chioninae представлено 10–12 родами. В составе этих родов около 40–50 видов, среди которых наиболее известными и распространенными считаются и обитающие в зал. Петра Великого *Mercenaria stimpsoni* (Gould, 1861), *Callithaca adamsii* (Reeve, 1863), *Protothaca jedoensis* (Lischke, 1874) и *Protothaca euglypta* (Sowerby, 1914) [Скарлато, 1976, 1981; Волова, Скарлато, 1980; Луцаенко, 2005]. Эти же виды в таксономическом отношении могут рассматриваться и как наиболее изученные [Habe, 1951, 1977; Franc, 1960; Matsukuma, 2000]. Однако уровень их изученности, если его сравнивать с Chioninae других регионов [Dillon, Manzi, 1989; Canara et al., 2003; Kappner, Bieler, 2006] или таксонами других семейств моллюсков [Hayashi, 1983; Matsumoto, 2003], не выглядит достаточно высоким. Полученные результаты, базирующиеся на одних и тех же признаках взрослых форм и видообразовательной концепции, включающей ранние стадии онтогенеза, если и совершенствуют структуру системы, то лишь ее низшие категории. Общая конфигурация же высших категорий системы Bivalvia, сложившаяся к середине 19 в., оставалась до недавнего времени без существенных изменений [Keen, 1969; Newell, 1969], хотя в последние годы наметилась тенденция к ее пересмотру [Bieler et al., 2010; Carter et al., 2011]. Вместе с тем, как показывает почти 20-летний опыт изучения молекулярных последовательностей ДНК [Dreyer et al., 2003; Varucca et al., 2004; Mikkelsen et al., 2006], попытки использовать высшие категории естественно-исторической системы для интерпретации и анализа филогенетических

дендрограмм, построенных на основе молекулярных последовательностей более 60 таксонов Veneridae, в числе которых и один наш вид – *P. jedoensis*, во всех случаях завершались результатами, несопоставимыми с таксономической иерархией этого семейства. Одни таксоны Chioninae (обычно педоморфные), выпадая из состава подсемейства, образовывали свои кластерные группы, другие – как и на основе признаков взрослых особей [Coan, Scott, 1997], оказывались в составе подсемейства Venerinae. Из этого следует, что таксономическая система взрослых форм, построенная для утилитарных целей [Филиппченко, 1977] и продолжающая оставаться важным инструментом сравнительной морфологии современных и ископаемых организмов, для исследований их филогенетических отношений или механизмов и путей эволюционного развития малопригодна. Один из подходов к решению этой проблемы – использование в качестве таксономических признаков морфоструктурные особенности личиночной и ювенильной стадий двустворчатых моллюсков [Евсеев и др., 2007, 2008; Evseev et al., 2004, 2005]. Однако в связи с их недостаточной изученностью, ранние стадии онтогенеза видов венерид в подобном контексте обычно не рассматривают.

Что же касается ювенильных форм вышеуказанных видов зал. Петра Великого, то и среди них нет изученных. Исключением может быть сравнительно близкий к *M. stimpsoni* таксон из другого региона – *Mercenaria mercenaria* (L., 1758) [Carriker, 2001; Harte, 2001]. Однако уровень его изученности таков, что если в одном месте встречаются ювенильные формы 2–3 раз-

ных видов Chioninae, то отличить его от последних не удастся [Nishimura, 2005]. Некоторые сведения о ювенильных формах Chioninae других регионов можно найти в ряде работ, посвященных эмбрионально-личиночному и послеличиночному развитию *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) [Moueza et al., 1999, 2006], *Clausinella fasciata* (Da Costa, 1778) [Le Pennec, 1980], *Chione stutchburyi* Gray, 1835 [Stephenson, Chanley, 1979], а также *Chione cancellata* (L., 1758) [D'Asaro, 1967; Goodsell et al., 1992] – типового вида рода *Chione* Megerle von Mühlfeld, 1811 и, соответственно, типового рода рассматриваемого подсемейства. Однако скульптурные особенности ювенильного диссоконха в этих работах или не приведены, или относятся к

самой ранней стадии диссоконха, когда основные морфоструктуры его несут черты общей гипоплазии, которая сама по себе, без сравнительного материала по другим членам подсемейства, едва ли может быть таксономически значимой.

Цель нашей работы – дать сравнительную характеристику наиболее важным скульптурным элементам ювенильного диссоконха вышеуказанных видов и на основе полученных результатов и материалов по взрослому диссоконху наших и других видов подсемейства оценить значение ювенильных морфоструктур для установления таксономических и филогенетических взаимоотношений между членами подсемейства, а также механизмов микро- и макроэволюционного развития.

## Материал и методы

В качестве материала были использованы бентосные пробы, отбирившиеся во время многолетних гидробиологических работ (1969–2004 гг.), проводившихся в зал. Петра Великого в разные сезоны и в разных целях – для изучения видового разнообразия моллюсков отдельных бухт, выбора новых объектов и мест их культивирования, оценки выживаемости ювенильных форм после их отсадки на грунт и других исследований. Основная часть материала была собрана в заливах второго порядка, к которым относятся Находка (1992 г.), Восток (2004 г.) и Посыета (2002 г.), и бухтах Козина (1992 г.), Анны (1988 г.), Троицы (1990 г.), Сивучья (2001 г.) и Калевала (2001 г.), а также на открытых участках побережья в районе островов Путятина (1969,

1992 гг.), Попова (1988 г.) и Антипенко (1986 г.). В качестве дополнительного материала были использованы взрослые формы, встречающиеся в Желтом море, северной части Японского моря, южной Охотского и Авачинском заливе (Камчатка).

Пробы грунта отбирали на глубинах моря от 2–3 до 15–20 м, обычно водолазным способом или с помощью небольшой ручной драги, снимавшей поверхностный слой донных отложений толщиной около 1–2 см. В лабораторных условиях пробы отмывали через стандартный набор сит с минимальным размером ячеек 250 мкм и разбирали под биноклем. Всего было собрано и предварительно идентифицировано около 300 ювенильных экземпляров Chioninae, в числе которых 42 экз. (в основ-

ном *M. stimpsoni* и *P. euglypta*) были в живом состоянии. Однако лишь третья часть этого материала оказалась пригодной для электронной микроскопии. Скульптурные особенности остальных экземпляров, среди которых доминировали *C. adamsii* и *P. euglypta*, независимо от живого или мертвого их состояния, несли следы механической и гидрохимической эрозии, выраженные в полном или локальном отсутствии ростовых инкрементов, нодулярных валиков, радиальных ребер или их боковых границ, а также пластинчато-тонких комаргинальных ребер или их вершин.

В ходе подготовки материалов к сканирующей электронной микроскопии, ювенильные раковины удовлетворительной сохранности очищали от перистракума и мягких тканей в 5% растворе гипохлорита натрия, контролируя состояние скульптурного паттерна под биноклем, а затем промывали их в дистиллированной воде. На этом этапе в центре внимания оказалась еще одна специфичность материала. У большинства ювенильных экземпляров, среди которых также преобладали *C. adamsii* и *P. euglypta*, радиальные межреберные промежутки скульптуры были заполнены трудно растворимыми органомкарбонатными образованиями. При их удалении гипохлоритом натрия химическая эрозия иногда начинала затрагивать и соседние радиальные ребра, изменяя их ширину, высоту и форму поперечного сечения. Во избежание подобных артефактов концентрацию реагента в таких случаях снижали до 2–3% или сокращали время пребывания экземпляра в растворе с 3–5 мин до 1–2 мин. Тем не менее, отдельные участки скульптурного паттерна, несущие

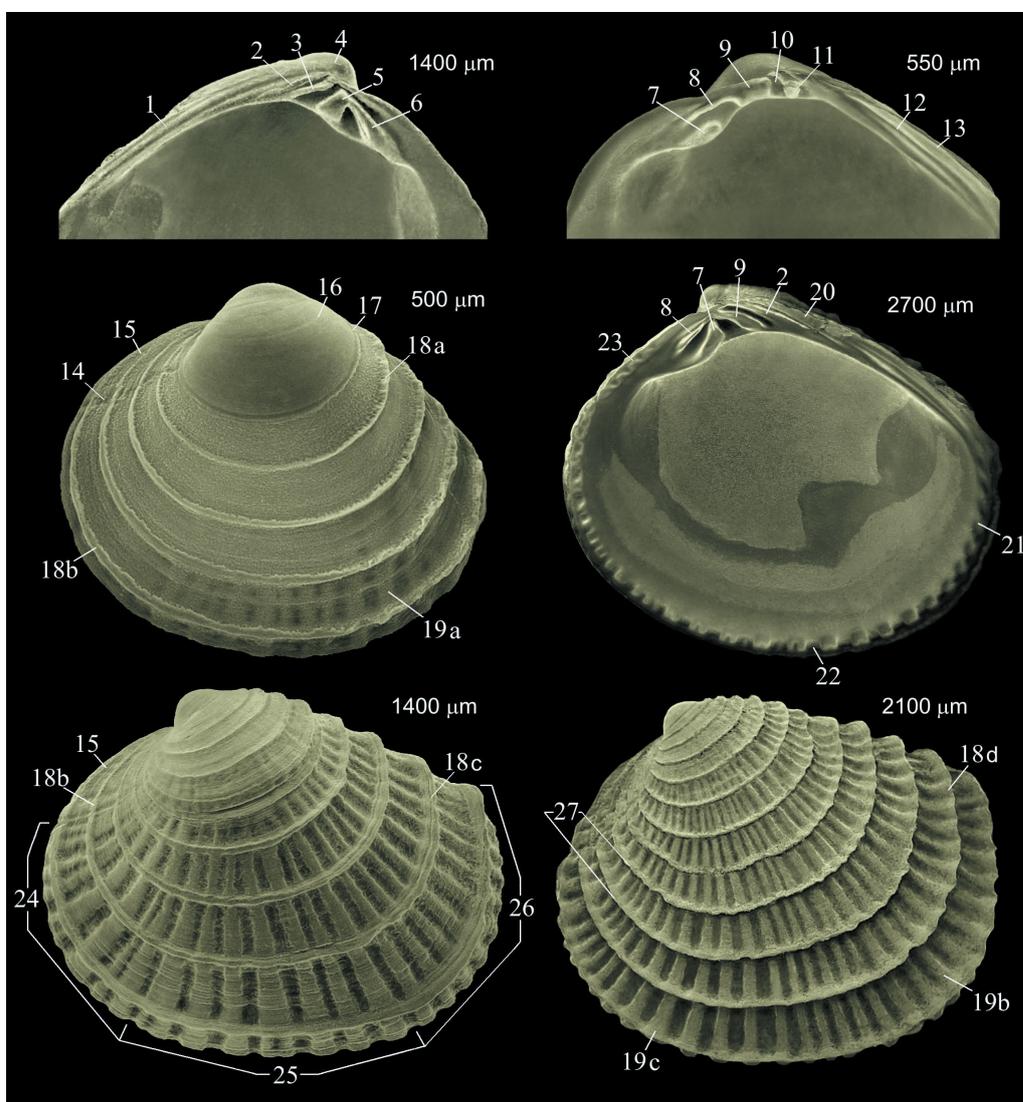
не полностью удаленные остатки наслоений, на некоторых SEM-фотоизображениях могут выглядеть недостаточно отчетливыми.

Для сравнительного изучения морфоструктур раннего диссоконха ювенильные формы длиной до 2000–3000 мкм выстраивали в размерные ряды, состоявшие из членов сходных очертаний и особенностей скульптурного паттерна. В числе особенностей рассматривали: (а) размерные значения вторичного продиссоконха, (б) взаимоотношения между длиной послеличиночного диссоконха и появлением первых радиальных и комаргинальных ребер или (с) первой дихотомии радиальных, (д) характер онтогенетических изменений, касающихся ширины и искривленности радиальных ребер в зависимости от их локализации, (е) высоту и расположение комаргинальных ребер относительно друг друга и появление у них новообразований в виде волнистости или гофр, а также (ф) конфигурацию кардинальных зубов и появление кренуляционных зубов внутренней стороны диссоконха. Подобные ряды выстраивали и из идентифицированных взрослых форм длиной от 3–5 до 10–20 мм, имевших удовлетворительную сохранность ранних стадий диссоконха. Основой для таксономической идентификации взрослых форм подсемейства, обитающих в зал. Петра Великого, послужили работы Голикова и Скарлато [1967, 1971] и сводка Скарлато [1981]. Терминология морфоструктур, их условные обозначения (рис. 1) и измеряемые параметры заимствованы из предшествующих работ [Коробков, 1954; Bernard, 1895; Keen, 1969; Goodsell et al., 1992].

## Результаты

*Mercenaria stimpsoni* (рис. 2A–N). Форма раковин длиной от 500 до 1000 мкм (А, В) треугольно-округлая, с невысокой макушкой, образованной вторичным продиссоконхом (PD-II), и немного выступающим задним краем. Задне-дорсальный край удлиненный и слабо выпуклый. Скульптура наружной поверхности состоит

из низких комаргинальных ребер, толщиной 10–15 мкм и тонких ростовых валиков, расположенных между комаргинальными ребрами через 8–12 мкм. Расстояние между комаргинальными ребрами на центральном поле диссоконха около 30–50 мкм. На заднем поле между комаргинальными ребрами иногда прослеживается неотчетливая ради-



альная струйчатость. Широкая лунка отделена от переднего поля заметным сулькусом, образующимся при длине диссоконха более 400–500 мкм. Скульптурные особенности лунки не имеют существенных отличий от таковых переднего поля. Замочная площадка под макушкой (К) низкая, с широким зубом 3b и антерально присоединенным к нему узким зубом 3a. Зуб 1 слабо выражен и расположен на вентральном крае замочной площадки. Вдоль задне-дорсального края проходит глубокий желобок фланцевого замка, ограниченный высоким краевым гребнем, нависающим над задне-дорсальным краем противоположной створки.

В ходе дальнейшего роста диссоконха от 1000 до 2000 мкм (С, D) форма его изменяется незначительно. При

этом и комаргинальные ребра остаются такими же низкими и местами прерывистыми, как на предшествующем этапе. Однако замочная площадка становится высокой (L). Зуб 3b увеличивается в длину и расширяется дистально. Зуб 1 приобретает треугольные очертания, с более крутым задним склоном и пологим передним. Позади ямки зуба 4 начинает формироваться нимфа вторичного лигамента. На вентральном крае появляются кренуляционные зубы.

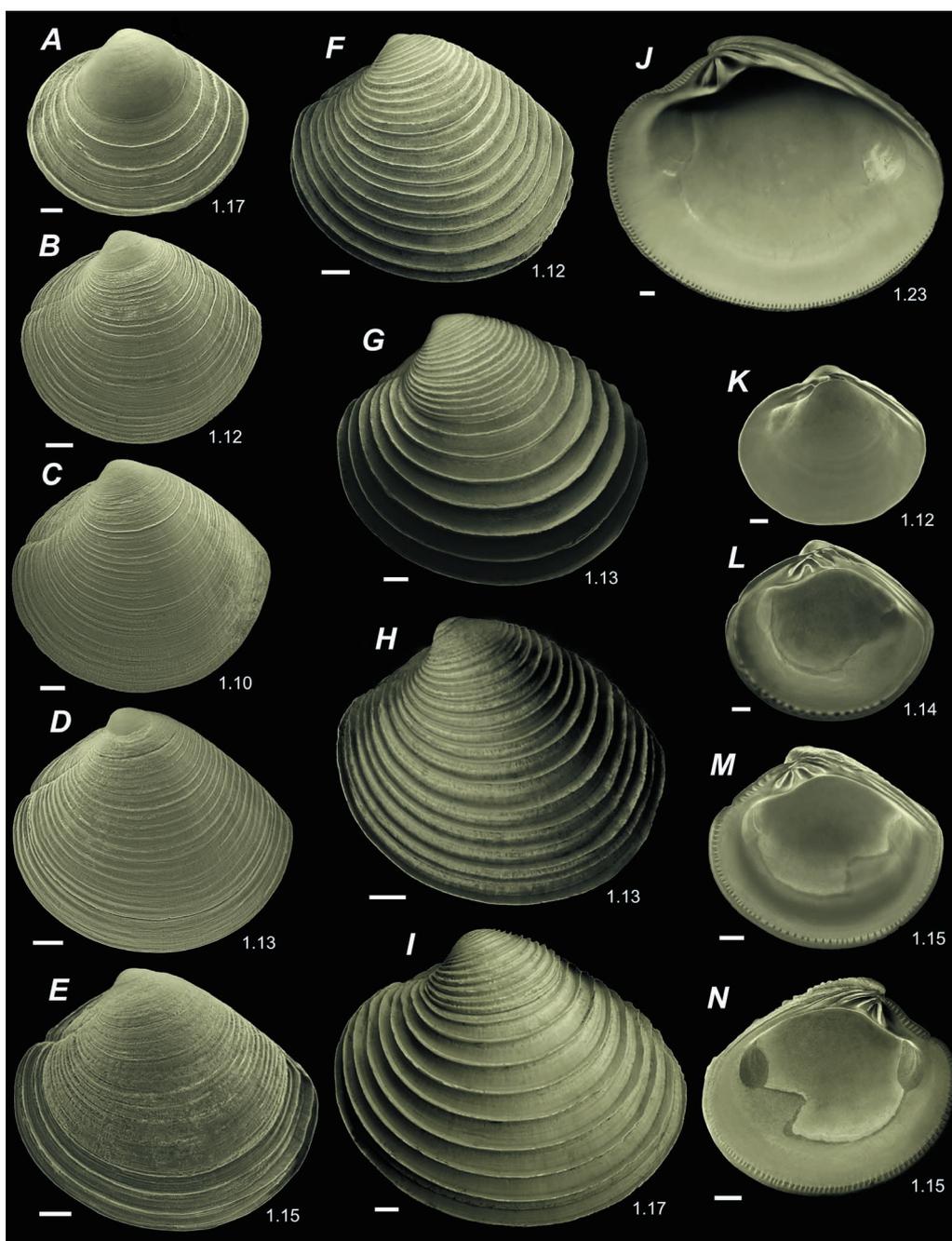
При длине диссоконха от 2000 до 3000 мкм (E) форма его сохраняет треугольно-округленные очертания. Однако на наружной поверхности его вместо низких и почти регулярных валиков, расположенных через 60–90 мкм, появляются высокие и пластинчатые

**Рис. 1.** Основные морфоструктуры и их терминология для ювенильных форм *Chioninae* зал. Петра Великого: **1** – валик фланцевого замка левой створки; **2** – нимфа вторичного лигамента; **3** – кардинальный зуб 4; **4** – макушка; **5** – кардинальный зуб 2b; **6** – кардинальный зуб 2a; **7** – кардинальный зуб 1; **8** – кардинальный зуб 3a; **9** – кардинальный зуб 3b; **10** – ямка кардинального зуба 4; **11** – остатки первичного лигамента; **12** – желобок фланцевого замка правой створки; **13** – краевой гребень; **14** – сулькус; **15** – лунка; **16** – вторичный продиссоконх (PD-II); **17** – краевой желобок PD-II; **18a** – комаргинальные ребра-пластины; **18b** – комаргинальные ребра-валики; **18c** – высокие и наклоненные дистально комаргинальные ребра-пластины; **18d** – гофрированные и наклоненные комаргинальные ребра-пластины; **19a** – радиальные ребра раннего диссоконха; **19b** – прямые радиальные ребра; **19c** – искривленные радиальные ребра; **20** – остатки вторичного лигамента; **21** – скошенные кренуляционные зубы заднего края; **22** – широкие и раздвоенные кренуляционные зубы вентрального и переднего края; **23** – скошенные кренуляционные зубы лулулярного края; **24** – переднее скульптурное поле; **25** – центральное скульптурное поле; **26** – заднее скульптурное поле; **27** – сегменты скульптурного паттерна. Именованные цифры справа от объекта – длина раковины.

**Fig. 1.** The major morphostructures and terminology used for juvenile *Chioninae* from Peter the Great Bay: **1** – ridge of flange hinge on the left valve; **2** – nymphal ridge of secondary ligament; **3** – cardinal tooth 4; **4** – umbo; **5** – cardinal tooth 2b; **6** – cardinal tooth 2a; **7** – cardinal tooth 1; **8** – cardinal tooth 3a; **9** – cardinal tooth 3b; **10** – pit of cardinal tooth 4; **11** – remnants of primary ligament; **12** – groove of flange hinge on the right valve; **13** – marginal ridge; **14** – sulcus; **15** – lunula; **16** – secondary prodissoconch (PD-II); **17** – marginal groove of PD-II; **18a** – lamellar commarginal ribs; **18b** – commarginal ridge-ribs; **18c** – high and inclined distally lamellar commarginal ribs; **18d** – goffer and inclined distally lamellar commarginal ribs; **19a** – initial radial ribs; **19b** – straight line radial ribs; **19c** – curved radial ribs; **20** – remnants of secondary ligament; **21** – oblique crenulative teeth of posterior margin; **22** – thick and bifid crenulative teeth of ventral and anterior margins; **23** – oblique crenulative teeth of lunular margin; **24** – anterior field of sculptural pattern; **25** – central field of sculptural pattern; **26** – posterior field of sculptural pattern; **27** – segments of sculptural pattern. Numerals on the right of shells – length,  $\mu\text{m}$ .

комаргинальные ребра, разделенные широкими (до 120–140 мкм) промежутками. На заднем поле эти ребра более высокие, чем на центральном, и

наклонены дистально. Кардинальные зубы замочной площадки (M) по их форме и конфигурации приближаются к взрослым. Зубы 3b и 3a соединены



тонкой перемычкой и расположены по отношению друг к другу под тупым углом. Зуб 3b по форме удлиненный и искривленный, а зуб 3a – в виде тонкой пластины, постепенно расширяющейся кпереди и основанию. Зуб 1 высокий, отделенный дорсально от перемычки узкой щелью. Нимфа вторичного лигамента неширокая и слабо искривленная. На луналярной площадке до 5–6 сравнительно крупных кренуляционных зубов. Передний, вентральный и задний край диссоконха несет около 60–70 низких кренуляционных зубов, разделенных узкими и широкими промежутками.

Диссоконх длиной более 3000–4000 мкм (F–H) по форме и скульптурным особенностям отличается от взрослого в основном размерными характеристиками. Так, если расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля у диссоконха длиной около 5000 мкм (F) составляет 300–400 мкм, то у диссоконха длиной 15 мм (I) это расстояние может дости-

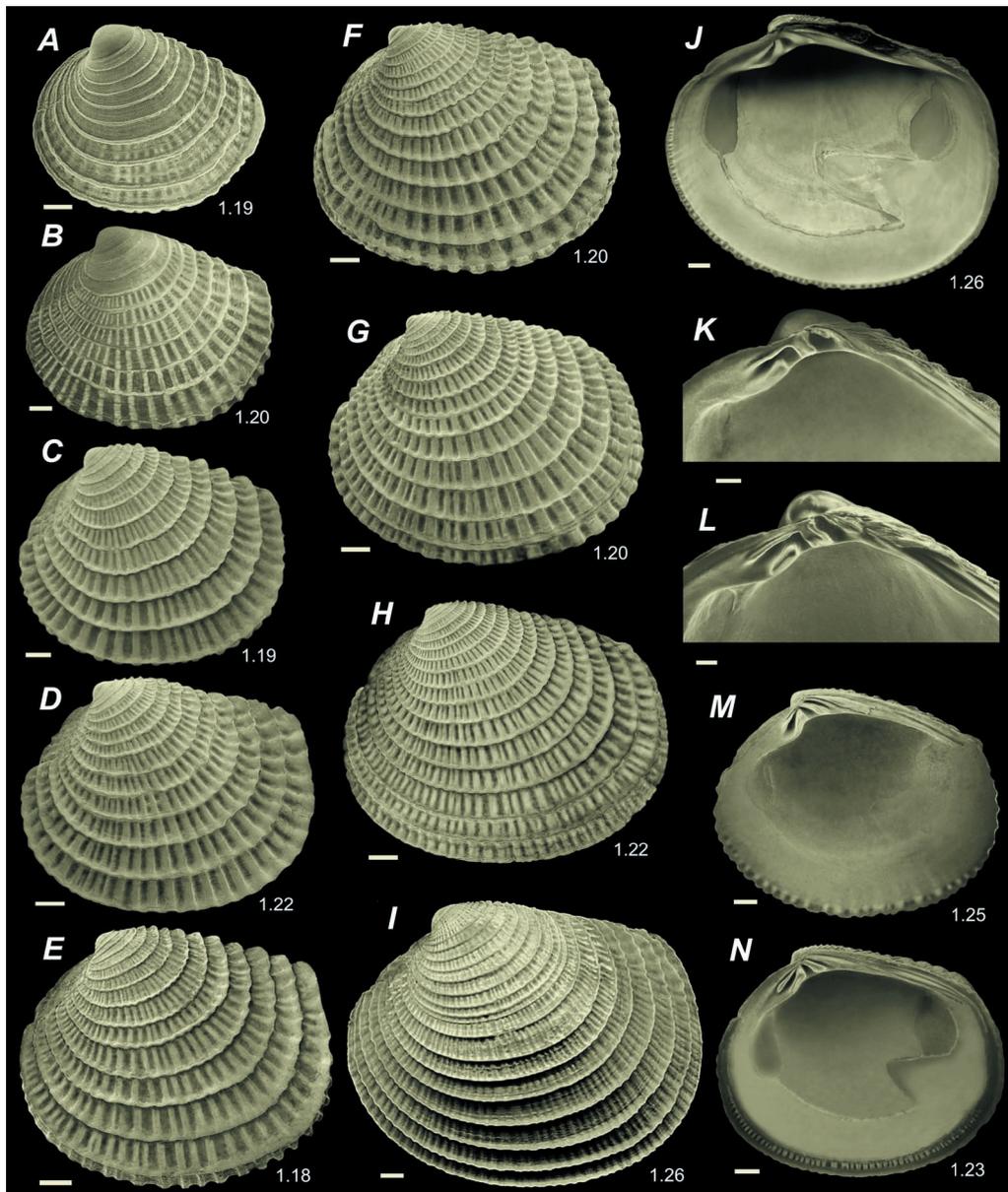
гать 800–1000 мкм. Подобные ростовые трансформации характерны и для морфоструктур внутренней стороны диссоконха – кардинальных и кренуляционных зубов, а также гребней и желобков фланцевого замка. Если сравнивать кренуляционные зубы вентрального края на диссоконхах длиной около 1000 мкм (L) и 3000 мкм (M), то в первом случае ширина зубов составляет 18–30 мкм, а длина – 20–30 мкм, во втором – 40–60 и 50–60 мкм, соответственно. У взрослых форм длиной около 9 мм (N) ширина и длина этих зубов увеличиваются до 110–130 мкм и 200–220 мкм, а при длине диссоконха 20–25 мм (J) эти значения могут достигать 180–240 мкм и 450–500 мкм, соответственно. Помимо размерных характеристик, в ходе роста диссоконха увеличивается также и число кренуляционных зубов. Однако среди взрослых морфоструктур внутренней стороны диссоконха нет ни одной, которая могла бы рассматриваться как онтогенетическое новообразование, присущее только взрослой стадии.

**Рис. 2.** Ювенильные и взрослые формы *Mercenaria stimpsoni*: **A** – 520 мкм (PD-II=270 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **B** – 886 мкм (PD-II=240 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **C** – 1030 мкм (PD-II=260 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **D** – 1840 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **E** – 2870 мкм (PD-II=260), зал. Восток, 2004 г.; **F** – 5080 мкм, б. Козина, 1992 г.; **G** – 6280 мкм, б. Козина, 1992 г.; **H** – 9.3 мм, южное побережье о-ва Путятин, 1992 г.; **I** – 15.0 мм, б. Троица, 1990 г.; **J** – 23 мм, правая створка с внутренней стороны, о-в Кунашир, 1995 г.; **K** – 520 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **L** – 1120 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **M** – 2870 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **N** – 9200 мкм, левая створка с внутренней стороны, б. Козина, 1992 г. Масштаб: **A, K** – 50 мкм; **B, C, L** – 100 мкм; **D** – 200 мкм; **E, M** – 300 мкм; **F, G** – 500 мкм; **H–J, N** – 1 мм. Цифры справа и внизу раковины – отношение длины ее к высоте.

**Fig. 2.** Juvenile and adult forms of *Mercenaria stimpsoni*: **A** – 520  $\mu$ m (PD-II=270  $\mu$ m), Vostok Bay, 2004; **B** – 886  $\mu$ m (PD-II=240  $\mu$ m), Vostok Bay, 2004; **C** – 1030  $\mu$ m (PD-II=260  $\mu$ m), Vostok Bay, 2004; **D** – 1840  $\mu$ m, Vostok Bay, 2004; **E** – 2870  $\mu$ m (PD-II=260), Vostok Bay, 2004; **F** – 5080  $\mu$ m, Kosina Bight, 1992; **G** – 6280  $\mu$ m, Kosina Bight, 1992; **H** – 9.3 mm, southern coast of the Putyatini Isl., 1992; **I** – 15.0 mm, Troitsa Bight, 1990; **J** – 23 mm, right valve internally, Kunashir Isl., 1995; **K** – 520  $\mu$ m, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **L** – 1120  $\mu$ m, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **M** – 2870  $\mu$ m, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **N** – 9200  $\mu$ m, left valve internally, Kosina Bight, 1992. Scale bars: **A, K** – 50  $\mu$ m; **B, C, L** – 100  $\mu$ m; **D** – 200  $\mu$ m; **E, M** – 300  $\mu$ m; **F, G** – 500  $\mu$ m; **H–J, N** – 1 mm. Numerals on the right and bottom of shells are the ratio of length to height.

*Callithaca adamsii* (рис. 3А–N). На стадии раннего диссоконха (А, В) общая форма раковины треугольно-удлиненная, с широкой личиночной макушкой, почти прямым задне-дорсальным краем, заметно оттянутым задним и плавно округленными вентральным и передним. Передне-дорсальный край

отделен от переднего хорошо выраженным сулькусом. Первое комаргинальное ребро появляется в 40–50 мкм от начала продиссоконха, и на центральном и переднем поле выглядит как утолщенный и низкий валик прямоугольного сечения. На заднем поле этот валик увенчан невысокой и заостренной вер-



шиной, наклоненной дистально. В ходе дальнейшего роста и появления новых комаргинальных ребер (В) расстояние между ними увеличивается, достигая 100–120 мкм. При этом толщина и высота ребер центрального и переднего поля возрастает до 10–15 мкм, а высота ребер на заднем поле может составлять 30–40 мкм.

Первые радиальные ребра начинают формироваться на заднем поле при длине раковины 400–500 мкм. На препаратах оптической микроскопии они выглядят как низкие валики шириной около 10–12 мкм, несущие на плавно округленных вершинах нодулы двух типов: изометричные, но нерегулярные бугорки, и более тонкие, но почти регулярные валики, прослеживающиеся и в сравнительно широких (от 15–20 до 30 мкм) межреберных промежутках. Радиальные ребра центрального и переднего поля появляются при длине диссоконха 500–600 мкм. По степени выраженности, а также нодулярности вершин они не отличаются от более ранних ребер заднего поля. Лунулярная поверхность несет только комаргиналь-

ные ребра. Подобная картина и на узком поле щитка левой створки. На правой створке поле щитка отсутствует. Общее число радиальных ребер на переднем, центральном и заднем поле может достигать 25–28.

На внутренней стороне раннего диссоконха (К, L) уже сформированы кардинальные зубы и зубы фланцевого замка. Зуб 3а обычно тонкий, слабо искривленный, примерно в 2 раза длиннее зуба 3б. От передне-дорсального края диссоконха он отделен узким желобком. Зуб 3б заметно утолщен и расположен по отношению к зубу 3а под почти прямым углом. Зуб 1 вытянут вдоль вентрального края замочной площадки, а длина его близка зубу 3б. Ямка зуба 4 широкая, задняя часть ее нередко содержит остатки первичного лигамента. Нимфа вторичного лигамента недоразвита. Фланцевый замок задне-дорсального края правой створки состоит из желобка и ограничивающих его наружного и внутреннего валиков.

При длине диссоконха от 1000 до 3000 мкм (С–Е) общая форма его близка к субквадратной, со слабо выпуклым

**Рис. 3.** Ювенильные и взрослые формы *Callithaca adamsii*: **А** – 800 мкм (PD-II=189 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **В** – 1070 мкм (PD-II=213 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **С** – 2120 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **Д** – 2990 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **Е** – 3040 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **Ф** – 3180 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **Г** – 4400 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **Н** – 5680 мкм, б. Рейд Паллады, 2002 г.; **И** – 15 мм, о-в Антипенко, 1986 г.; **Ж** – 15 мм, правая створка с внутренней стороны, о-в Антипенко, 1986 г.; **К** – 800 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **Л** – 1070 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **М** – 3590 мкм, кренуляционные зубы, б. Анны, 1988 г.; **Н** – 5830 мкм, кренуляционные зубы, б. Рейд Паллады, 2002 г. Масштаб: **А, В** – 100 мкм; **С** – 200 мкм; **Д, Е, Ф, М** – 300 мкм; **Г** – 400 мкм; **Н, Н** – 500 мкм; **И, Ж** – 1 мм; **К, Л** – 50 мкм.

**Fig. 3.** Juvenile and adult forms of *Callithaca adamsii*: **A** – 800 μm (PD-II=189 μm), Vostok Bay, 2004; **B** – 1070 μm (PD-II=213 μm), Vostok Bay, 2004; **C** – 2120 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **D** – 2990 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **E** – 3040 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **F** – 3180 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **G** – 4400 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **H** – 5680 μm, Pallada's Reid Bight, 2002; **I** – 15 mm, Antipenko Isl., 1986; **J** – 15 mm, right valve internally, Antipenko Isl., 1986; **K** – 800 μm, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **L** – 1070 μm, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **M** – 3590 μm, marginal crenulation, Anna Bay, 1988; **N** – 5830 μm, marginal crenulation, Pallada's Reid Bight, 2002; Scale bars: **A, B** – 100 μm; **C** – 200 μm; **D, E, F, M** – 300 μm; **G** – 400 μm; **H, N** – 500 μm; **I, J** – 1 mm; **K, L** – 50 μm.

задним краем, круто переходящим в вентральный. Задне-дорсальный край несет заметно выступающие вершины комаргинальных ребер. На центральном поле комаргинальные ребра в виде тонких пластин со слабо волнистыми вершинами. Ребра заднего поля более высокие, а вершины их отогнуты вверх по отношению к поверхности диссоконха и выглядят как гофры, нависающие над радиальными ребрами дистального сегмента. Ребра переднего поля по наклону, высоте и складчатости вершин подобны ребрам центрального поля. Однако вблизи сулькуса они трансформируются в низкие и тонкие гребни, продолжающиеся на лунолярное поле. Расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля при длине диссоконха около 2000 мкм составляет 220–270 мкм, а у диссоконха длиной около 3000 мкм (E) – до 300–350 мкм.

Радиальные ребра центрального поля невысокие, с уплощенно-гладкими вершинами и угловато-крутыми краями. На некоторых из них можно обнаружить остаточные нодулы в виде регулярных валиков комаргинального расположения. Ширина ребер на центральном поле колеблется от 40–50 (C) до 90–110 мкм (D), а промежутков между ними – от 60–80 до 100–120 мкм. На переднем и заднем полях ширина радиальных ребер от 20–30 до 40–60 мкм. Новые ребра обычно появляются на границах центрального поля с передним и задним при длине диссоконха 1000–1500 мкм. Формируются они в основном путем дихотомирования, начинающегося с образования на вершинах ребер продольного желобка. Ширина новообразованных примерно в 2 раза меньше, чем у исходного ребра

и сохраняется таковой в 3–4 последующих сегментах. Общее число ребер на центральном, переднем и заднем полях диссоконха длиной около 3000 мкм увеличивается до 30–35. Помимо этого 2–3 радиальных ребра появляются и на лунолярном поле.

При длине диссоконха 3000–4000 мкм (F) форма его приобретает более овальные очертания. Расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля продолжает увеличиваться и достигает 450–480 мкм (G). Высота их гофрированных вершин на заднем поле близка к 150–180 мкм. Радиальные ребра центрального и переднего поля, достигшие ширины 120–140 мкм, начинают делиться на пары. На заднем поле разделившиеся ребра редки или отсутствуют, а наибольшая ширина неразделившихся ребер не превышает 160–180 мкм. Вершины одних и других ребер могут быть как плавно округленные и гладкие, так и с комаргинальными валиками, продолжающимися в межреберных промежутках. Щиток левой створки линзовидный, шириной до 280–320 мкм. На поверхности его до 7–8 низких, веерообразно расположенных комаргинальных ребер. Общее число радиальных ребер при длине диссоконха около 4000 мкм приближается к 42–45.

Морфоструктуры замочной площадки по отношению к предшествующим имеют некоторые отличительные особенности (M). Зуб 3b по длине почти такой же как 3a, а ямка зуба 4 узкая и искривленная. Позади нее расположена сравнительно широкая и удлиненная нимфа вторичного лигамента. Зуб 1 треугольной формы, а его дорсальное окончание погружается под начало

зуба 3а. На вентральном крае диссоконха при длине его около 3000 мкм появляются кренуляционные зубы. Первоначально они выглядят как ряд недостаточно отчетливых бугорков, расположенных на выступающих промежутках наружных радиальных ребер. Ширина этих бугорков в передней части вентрального края около 60–70 мкм, в центральной и задней части некоторые из них могут достигать 100–120 мкм. Общее число мелких и крупных зубов пока не превышает 30.

У взрослых длиной 5–6 мм (Н) сохраняются предшествующие очертания диссоконха, для которых характерна плавная округленность наиболее выступающей части заднего края, занимающей вентральное положение относительно продольно-осевой линии диссоконха. Расстояние между комаргинальными ребрами продолжает увеличиваться и составляет 500–550 мкм. Радиальные ребра, достигшие в ширину 110–130 мкм, начинают делиться и формировать парные ребра, прослеживаемые в 5–7 дистальных сегментах. Общее число радиальных ребер приближается к 60–65. Примерно такое же число и кренуляционных зубов на внутренней стороне вентрального края (N). Наибольшая ширина их 100–110 мкм. На переднем и заднем краях диссоконха и лунулярной площадке кренуляционные зубы отсутствуют. При длине диссоконха, превышающей 10–12 мм (I), число радиальных ребер увеличивается до 70–75, а их ширина на центральном поле колеблется от 120–150 до 250–280 мкм. По форме поперечного сечения эти ребра прямоугольные и низкие, с уплощенными вершинами, покрытыми регулярными комаргинальными валиками.

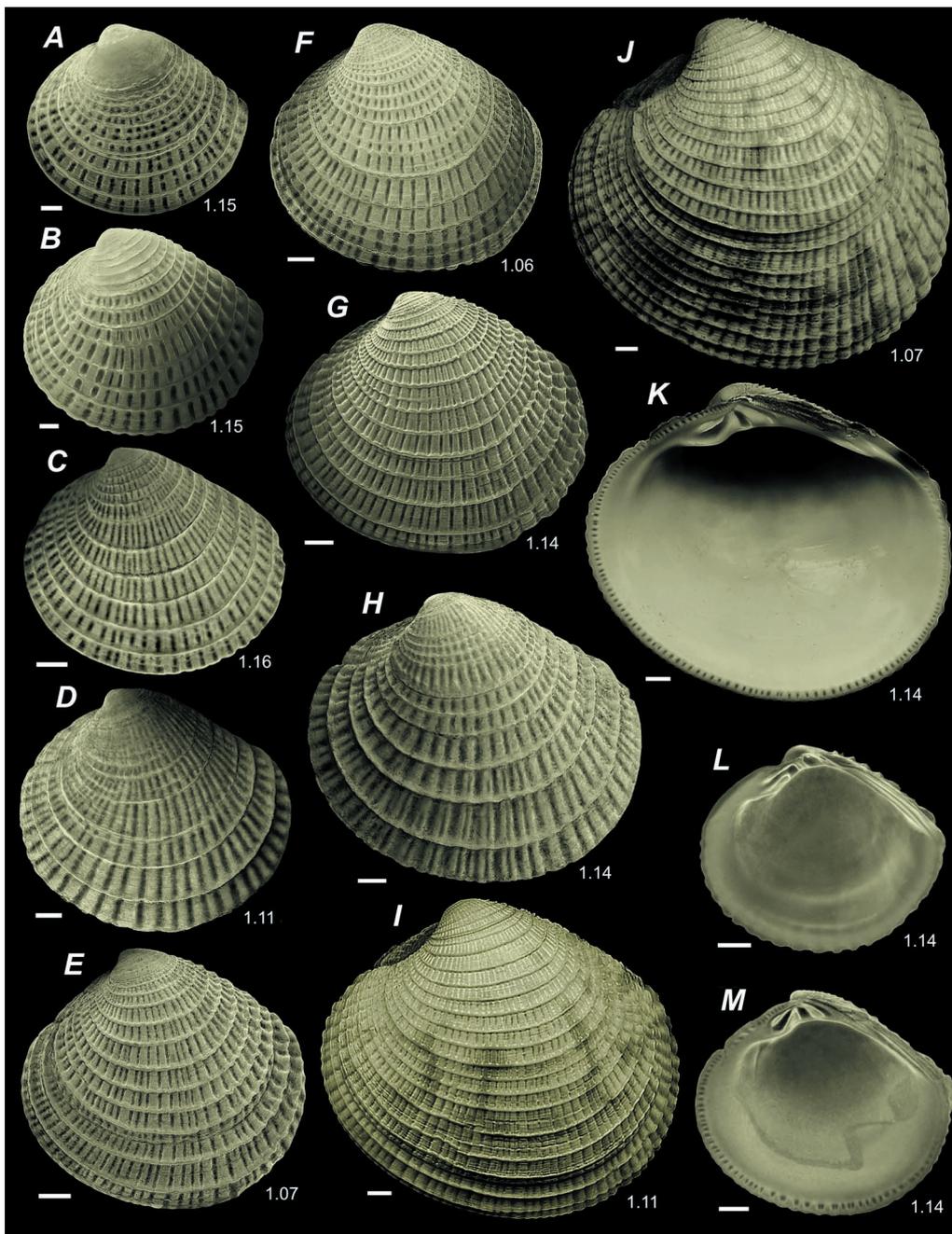
Вершины комаргинальных ребер заостренные и волнистые, на заднем поле заметно наклонены дистально. Расстояние между ними достигает 1000–1300 мкм. Вентральный и передний край диссоконха (J) несет кренуляционные зубы, наибольшая ширина которых 200–240 мкм.

*Protothaca jedoensis* (рис. 4А–М). Диссоконх длиной от 1000 до 2000 мкм треугольный (А, В), со слабо выпуклым задне-дорсальным краем, угловатым задним, плавно округленными вентральным, передним и передне-дорсальным краями. Начальные комаргинальные ребра его – это тонкие и низкие валики, расположенные через 30–50 мкм. Затем высота их в ходе роста диссоконха увеличивается, и при длине около 1000 мкм на центральном и заднем поле они выглядят как пластины, наклоненные дистально и возвышающиеся на 20–40 мкм. Расстояние между ними может достигать 100–150 мкм. Первые радиальные ребра шириной 20–25 мкм появляются на заднем поле при длине диссоконха 400–500 мкм. При длине 1000 мкм ширина их составляет 40–50 мкм. Радиальные ребра переднего и центрального поля, низкие, с уплощенными вершинами, несущими комаргинальные валики. По ширине они близки к задним, но в отличие от задних, заметно искривлены, а некоторые из них при длине диссоконха до 1000 мкм могут достигать в ширину 70–80 мкм. Дихотомическое деление ребер начинается при длине диссоконха 800–1000 мкм. Общее число радиальных ребер при этой длине 25–27.

С внутренней стороны диссоконха (L) на широкой замочной площадке короткий зуб 3b соединен под прямым углом с удлинненным зубом 3а. Зуб 1

также удлиненный, вытянут вдоль вентрального края замочной площадки. В широкой ямке зуба 4 могут быть остатки первичного лигамента. Фланцевый замок состоит из желобка, огра-

ниченного внешним и внутренним валиками. Задне-дорсальный край несет высокий козырек, выступающий в сторону противоположной створки. Скулькусный вырез не выражен.



При длине диссоконха 2000–3000 мкм (С, D) для формы его характерны треугольные очертания, со слабо выпуклым и удлинённым задне-дорсальным краем, наиболее выступающим вблизи макушки. Комаргинальные ребра центрального поля невысокие, с заостренными и гладкими вершинами. Расстояние между ними колеблется от 240–260 до 350–400 мкм. Ребра переднего и заднего поля немного выше центральных, вершины их слабо волнистые и наклонены дистально. Радиальные ребра переднего и заднего поля в основном узкие, шириной до 70–80 мкм. Наиболее широкие, достигающие 120–130 мкм, обычно расположены на границе с центральным полем. Ширина ребер центрального поля может достигать 160–180 мкм, но межреберные промежутки как умеренно-широких, так и самых широких ребер примерно в 2 раза уже, чем ребра. Реберные вершины уплощенные, покрыты тонкими комаргинальными валиками. Общее число ребер увеличивается до 35–40.

Форма диссоконха длиной от 3000 до 4000 мкм (Е, F) треугольно-округленная, задне-дорсальный край замет-

но выпуклый, задний, вентральный и передний образуют почти правильную окружность. Комаргинальные ребра центрального поля в виде умеренно-высоких пластин, наклоненных дистально. Вершины их заостренно-гладкие, но основания несут линзовидные утолщения, образованные продолжениями радиальных ребер. На переднем поле реберные вершины обычно волнистые, на заднем – гофрированные. Расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля от 350–380 до 400–470 мкм. Наибольшая ширина радиальных ребер центрального поля, при которой начинается их разделение, около 120–140 мкм. Однако у ребер, расположенных на границе с задними, разделение происходит, когда ширина их достигает 180–200 мкм. Общее число радиальных ребер составляет 45–50.

На широкой замочной площадке (M) зуб 1 треугольный, с бифидной вершиной. Зуб 3b искривленный и также бифидный, соединен с зубом 3a под углом, превышающим прямой. Ямка зуба 4 узкая и удлинённая. На лунулярном крае около 12 кренуляционных зубов. Среди них 3–4 дистальных более круп-

**Рис. 4.** Ювенильные и взрослые формы *Protothaca jedoensis*: **A** – 1030 мкм (PD-II=205 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **B** – 1240 мкм (PD-II=226 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **C** – 2480 мкм (PD-II=188 мкм), о-в Путятин, 1969 г.; **D** – 3100 мкм, о-в Попова, 1988 г.; **E** – 3580 мкм, б. Сивучья, 2001 г.; **F** – 4050 мкм, о-в Путятин, 1992 г.; **G** – 5240 мкм, о-в Антипенко, 1986 г.; **H** – 6010 мкм, о-в Попова, 1988 г.; **I** – 15 мм, о-в Путятин, 1992 г.; **J** – 17.5 мм, о-в Антипенко, 1986 г.; **K** – 15.1 мм, правая створка с внутренней стороны, о-в Антипенко, 1986 г.; **L** – 780 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **M** – 3710 мкм, правая створка с внутренней стороны, б. Сивучья, 2001 г. Масштаб: **A, B, L** – 100 мкм; **C, D** – 200 мкм; **E, F, M** – 400 мкм; **G, H** – 500 мкм; **I–K** – 1 мм.

**Fig. 4.** Juvenile and adult forms of *Protothaca jedoensis*: **A** – 1030 μm (PD-II=205 μm), Vostok Bay, 2004; **B** – 1240 μm (PD-II=226 μm), Vostok Bay, 2004; **C** – 2480 μm (PD-II=188 μm), Putyatyn Isl., 1969; **D** – 3100 μm, Popov Isl., 1988; **E** – 3580 μm, Sivuchya Bight, 2001; **F** – 4050 μm, Putyatyn Isl., 1992; **G** – 5240 μm, Antipenko Isl., 1986; **H** – 6010 μm, Popov Isl., 1988; **I** – 15 mm, Putyatyn Isl., 1992; **J** – 17.5 mm, Antipenko Isl., 1986; **K** – 15.1 mm, right valve internally, Antipenko Isl., 1986; **L** – 780 μm, Vostok Bay, 2004; **M** – 3710 μm, right valve internally, Sivuchya Bight, 2001. Scale bars: **A, B, L** – 100 μm; **C, D** – 200 μm; **E, F, M** – 400 μm; **G, H** – 500 μm; **I–K** – 1 mm.

ные, ромбовидные и заметно скошены. Ширина этих зубов около 80–100 мкм. Ширина остальных зубов 40–50 мкм, длина от 70 до 90 мкм. Помимо лунулярной площадки, кренуляционные зубы распространены также на переднем, вентральном и задне-вентральном крае. Наиболее крупные из них шириной от 60–70 до 110–120 мкм и длиной до 100 мкм расположены в передней части вентрального края.

При длине диссоконха 5–6 мм (G, H) форма его округленная, с заметно выступающей и немного заостренной макушкой. Радиальные ребра центрального поля низкие, с уплощенными вершинами и угловатыми краями. Вершины и межреберные промежутки исчерчены регулярными комаргинальными валиками. Ширина разделившихся ребер 90–110 мкм (G), неразделившихся – до 140–160 мкм, а их промежутков – 80–100 мкм. Однако на границе центрального и заднего поля ширина 2–3 неделившихся ребер может достигать 180–200 мкм. На переднем поле ширина подобных ребер до 140–160 мкм. Комаргинальные ребра центрального поля образованы низкими валиками шириной до 60–70 мкм и расположены через 450–490 мкм. На заднем поле эти ребра с гофрированными вершинами высотой до 70–100 мкм, а на переднем выглядят тонкими и низкими пластинами толщиной до 30–40 мкм.

У диссоконха взрослых форм длиной 15–18 мм (I, J) на светло-желтоватой поверхности появляются коричневые пятна. Лунка обычно полностью темно-коричневая. Комаргинальные ребра центрального поля в виде низких и четкообразных пластин, толщиной до 70–90 мкм. Расстояние между ними ко-

леблется от 440–600 до 800–900 мкм. На заднем поле вершины комаргинальных ребер у одних экземпляров гофрированы (I), а у других – в виде утолщенными валиков (J). Комаргинальные ребра переднего поля низкие, с волнистыми вершинами, слабо наклоненными дистально. Ширина радиальных ребер на центральном поле колеблется от 350–380 до 450–480 мкм. Подобные размеры их и на переднем поле. Однако на заднем ширина этих ребер от 390–420 до 550–600 мкм, а межреберных промежутков – 90–110 до 180–200 мкм. Общее число радиальных ребер не превышает 50.

На замочной площадке диссоконха этой стадии (K) зуб 3a линзовидный, с заметно выступающим вершинным гребнем. Зубы 1 и 3b бифидные. При этом передняя половина зуба 1 более высокая, чем задняя. На лунулярном крае до 15–17 кренуляционных зубов шириной от 60–70 до 140–150 мкм и длиной до 170–190 мкм. На переднем, вентральном и заднем крае многочисленные кренуляционные зубы с наибольшей шириной и длиной до 250–270 мкм.

*Protothaca euglypta* (рис. 5A–O). Диссоконх длиной от 1000 до 2000 мкм овальной формы, с заметно выступающей и сдвинутой кпереди макушкой, почти прямым задне-дорсальным краем. Ранние комаргинальные ребра переднего и центрального поля низкие, с утолщенным основанием шириной до 20–30 мкм (A). На заднем поле над их основанием возвышаются тонкие гребни со слабо волнистыми вершинами, наклоненными дистально. Высота этих ребер около 40–50 мкм. На центральном поле расстояние между пер-

выми 3–4 комаргинальными ребрами колеблется от 50 до 80 мкм, а между последующими увеличивается от 140–200 (B) до 220–240 мкм (C, D). Соответственно, высота комаргинальных ребер заднего поля возрастает до 70–90 мкм. Радиальные ребра по форме прямые и низкие, с уплощенными вершинами и узкими межреберными промежутками. Появляются они вначале на заднем поле при длине диссоконха около 500 мкм. На этом этапе ширина их не более 20–30 мкм (A). Однако при длине диссоконха 1000 мкм у ребер центрального и переднего поля ширина составляет около 50–70 мкм, а при 1600–1800 мкм (C, D) – 90–110 мкм. Ребра заднего поля остаются сравнительно узкие, шириной не более 60–70 мкм. Дихотомическое разделение их на заднем поле не отмечено, на центральном и переднем очевидно происходит редко. Общее число радиальных ребер в ходе роста диссоконха не изменяется и обычно не превышает 25–28.

На внутренней стороне раннего диссоконха (J) короткий и прямоугольный зуб 3b соединяется с зубом 3a под прямым углом. Зуб 3a удлиненный, слабо расширенный в дистальной части. Зуб 1 заметно вытянут вдоль вентрального края замочной площадки. Нимфа хорошо развита. Задне-дорсальный край диссоконха несет желобок и два валика фланцевого замка.

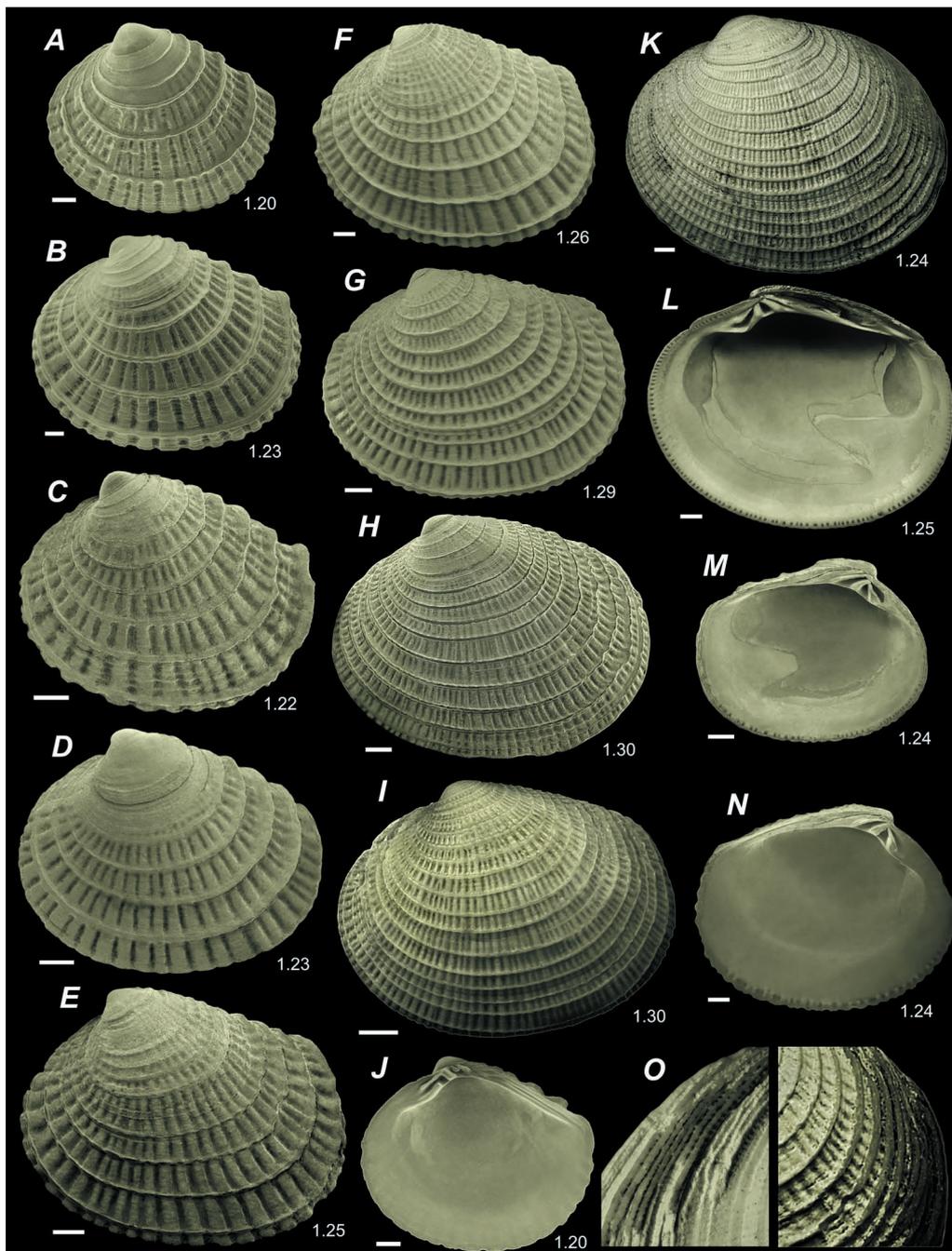
При длине диссоконха от 2000 до 3000 мкм (E) форма диссоконха овально-удлиненная, с выступающей кпереди макушкой. Расстояние между комаргинальными ребрами увеличивается до 300–350 мкм. Ширина радиальных ребер, расположенных в задней части центрального поля, достигает 120–140 мкм. На границе центрально-

го и переднего поля ребра узкие. Одни из них после дихотомического разделения, другие, чередующиеся с более широкими межреберными промежутками, неделившиеся. Общее число радиальных ребер 32–35. На замочной площадке левой створки диссоконха (M) треугольно-удлиненный зуб 2a соединен с искривленным зубом 2b почти под прямым углом. Зуб 4 в виде широкого валика, отделенного от нимфы узким желобком. Вентральный край несет кренуляционные зубы, ширина которых от 30–40 до 60–80 мкм. Некоторые из них разделены узким желобком продольно.

При длине диссоконха около 4000 мкм (F) очертания его подобны предшествующим. Комаргинальные ребра выглядят как пластины с гладкими или слабо волнистыми вершинами высотой от 90–110 до 140–150 мкм, немного наклоненными дистально на переднем и центральном поле и более заметно на заднем. Расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля до 460–520 мкм. Радиальные ребра неискривленные, низкие и более широкие, по сравнению с их узкими межреберными промежутками. Почти все ребра передней части центрального поля и переднего поля дихотомического происхождения. Среди остальных преобладают неразделившиеся. При этом 10–12 ребер заднего поля узкие, шириной не более 90–100 мкм, а ребра центрального поля, напротив, широкие, достигающие 200–220 мкм. Общее число радиальных ребер 38–40. Кардинальные зубы замочной площадки (N) не отличаются от предшествующих. Кренуляционные зубы расположены также только на вентральном крае. Ширина их колеблется от 40 до 80 мкм.

Диссоконх длиной от 5 до 7 мм (G, H) овально-удлиненный, с макушкой переднего расположения и почти прямым или немного выпуклым задне-дор-

сальным краем. Комаргинальные ребра центрального поля с утолщенными (до 60–80 мкм) вершинами, постепенно заостряющимися постерально. Для ребер



заднего поля характерны заостренно-волнистые и дистально наклоненные вершины высотой до 120–150 мкм. Расстояние между комаргинальными ребрами до 450–560 мкм. Радиальные ребра центрального поля шириной от 110–130 до 150–180 мкм. Общее число их 55–60.

При длине взрослого диссоконха 8–14 мм (I, K) овально-удлиненная форма остается неизменной. Комаргинальные ребра центрального, переднего, а также заднего поля выглядят одинаково утолщенными и невысокими. Вершины центральных ребер, как и на предшествующих стадиях, без волнистой изогнутости. У ребер заднего поля волнистый характер сохраняется, но дистальный наклон их недостаточно отчетлив или не выражен. Расстояние между комаргинальными ребрами центрального поля колеблется от 310–420 до 500–600 мкм. Радиальные ребра, по отношению к комаргинальным, более низкие, как и на предшествующих стадиях. Ширина их на заднем поле от 90–110 до 120–140 мкм, на переднем и централь-

ном – от 150–170 до 200–220 мкм. Наибольшая ширина неразделившихся ребер на границе центрального и заднего поля может достигать 240–260 мкм (K). Межреберные промежутки сравнительно узкие. Ширина их обычно не превышает 70–100 мкм. Общее число радиальных ребер от 70–75 (I) до 80–90 (K).

Из кардинальных зубов правой створки (L) наиболее утолщенным и удлиненным является зуб 1, состоящий из двух ветвей – исходной, расположенной вдоль вентрального края замочной площадки, и дефинитивной, продолжающейся дорсально. Зуб 3b не соединен с зубом 3a. Нимфа вторичного лигамент широкая и удлиненная. На лунолярной площадке 10–12 коротких и немного скошенных кренуляционных зубов шириной от 60–70 до 90–110 мкм. Передний, вентральный и задний края диссоконха также несут кренуляционные зубы, число которых превышает 100–110. Наибольшая ширина зубов вблизи границы вентрального и заднего края достигает 220–240 мкм.

**Рис. 5.** Ювенильные и взрослые формы *Protothaca euglypta*: **A** – 975 мкм (PD-II=230 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **B** – 1440 мкм (PD-II=200 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **C** – 1660 мкм (PD-II=195 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **D** – 1750 мкм (PD-II=205 мкм), юго-восточное побережье о-ва Кунашир, 1995 г.; **E** – 3130 мкм, восточное побережье о-ва Кунашир, 1992 г.; **F** – 3940 мкм, б. Анны, 1988 г.; **G** – 5560 мкм, б. Анны, 1988 г.; **H** – 6110 мкм, о-в Путятин, 1969 г.; **I** – 8.6 мм, о-в Путятин, 1969 г.; **J** – 975 мкм, правая створка с внутренней стороны, зал. Восток, 2004 г.; **K** – 16 мм, б. Козьмина, 1992 г.; **L** – 14.1 мм, правая створка с внутренней стороны, б. Сивучья, 2001 г.; **M** – 2640 мкм, левая створка с внутренней стороны, б. Сивучья, 2001 г.; **N** – 3740 мкм, левая створка с внутренней стороны, б. Анны, 1988 г.; **O** – регенерационные комаргинальные ребра на раковинах взрослых форм (слева – 37 мм, о-в Кунашир, 1992; справа – 23 мм, зал. Находка, 1992 г.). Масштаб: **A, B, J** – 100 мкм; **C, D** – 200 мкм; **E, F, M, N** – 300 мкм; **G, H** – 500 мкм; **I, K, L** – 1 мм.

**Fig. 5.** Juvenile and adult forms of *Protothaca euglypta*: **A** – 975 µm (PD-II=230 µm), Vostok Bay, 2004; **B** – 1440 µm (PD-II=200 µm), Vostok Bay, 2004; **C** – 1660 µm (PD-II=195 µm), Vostok Bay, 2004; **D** – 1750 µm (PD-II=205 µm), south-eastern coast of Kunashir Isl., 1995; **E** – 3130 µm, eastern coast of Kunashir Isl., 1992; **F** – 3940 µm, Anna Bight, 1988; **G** – 5560 µm, Anna Bight, 1988; **H** – 6110 µm, Putyatin Isl., 1969; **I** – 8.6 mm, Putyatin Isl., 1969; **J** – 975 µm, right valve internally, Vostok Bay, 2004; **K** – 16 mm, Kozmina Bight, 1992; **L** – 14.1 mm, right valve internally, Sivuchya Bight, 2001; **M** – 2640 µm, left valve internally, Sivuchya Bight, 2001; **N** – 3740 µm, left valve internally, Anna Bight, 1988; **O** – regenerative commarginal ribs of adult valves (on the left – 37 mm, Kunashir Isl., 1992; on the right – 23 mm, Nakhodka Bay, 1992). Scale bars: **A, B, J** – 100 µm; **C, D** – 200 µm; **E, F, M, N** – 300 µm; **G, H** – 500 µm; **I, K, L** – 1 mm.

Одна из скульптурных особенностей взрослых форм длиной более 19–15 мм – появление регенерационных ребер. Процесс этот обычно затрагивает более тонкие и высокие вершины комаргинальных ребер заднего поля, которые в первую очередь подвержены как механической, так и гидрохимической эрозии. Вершины регенерирован-

ных ребер (O) несут грубые наслоения в виде своеобразной «шапки», отличающейся от исходных ребер более темной окраской и структурой, состоящей из стекловидных гранул, внутри и между которыми встречаются песчаные зерна и растительные фрагменты, указывающие на вторичное происхождение этих образований.

### Обсуждение

Резюмируя полученные результаты, отметим некоторые сходные и отличительные свойства ювенильных форм двустворчатых моллюсков, связанные с наличием или отсутствием у них определенных морфоструктур или морфологических особенностей. К одному из важных признаков, позволяющих дифференцировать ранние стадии онтогенеза, можно отнести общую форму диссоконха, включающую особенности его очертаний, а также высоту и расположение макушки. По этому признаку ювенильные особи длиной от 1000 до 2000 мкм могут быть разделены на 2 группы. Одну из них образуют *M. stimpsoni* и *P. jedoensis*, для диссоконха которых характерны треугольно-округленные очертания, прозогирная макушка, немного смещенная антерально по отношению к дорсально-вентральной оси раковины, почти правильная закругленность переднего, вентрального и заднего края, а также слабо выпуклый и удлинённый задне-дорсальный край с заметным выступом в месте перехода его в задний. Отношение длины диссоконха к его высоте не превышает 1.13–1.15. В составе второй группы – *C. adamsii* и *P. euglypta*. У этих видов задний край

диссоконха не имеет резко выраженного выступа, но в меньшей или большей степени вытянут, что придает общей форме очертания от субквадратных до овальных. Макушка, по сравнению с таксонами первой группы, более смещена кпереди. Отношение длины диссоконха к его высоте колеблется от 1.19 до 1.23.

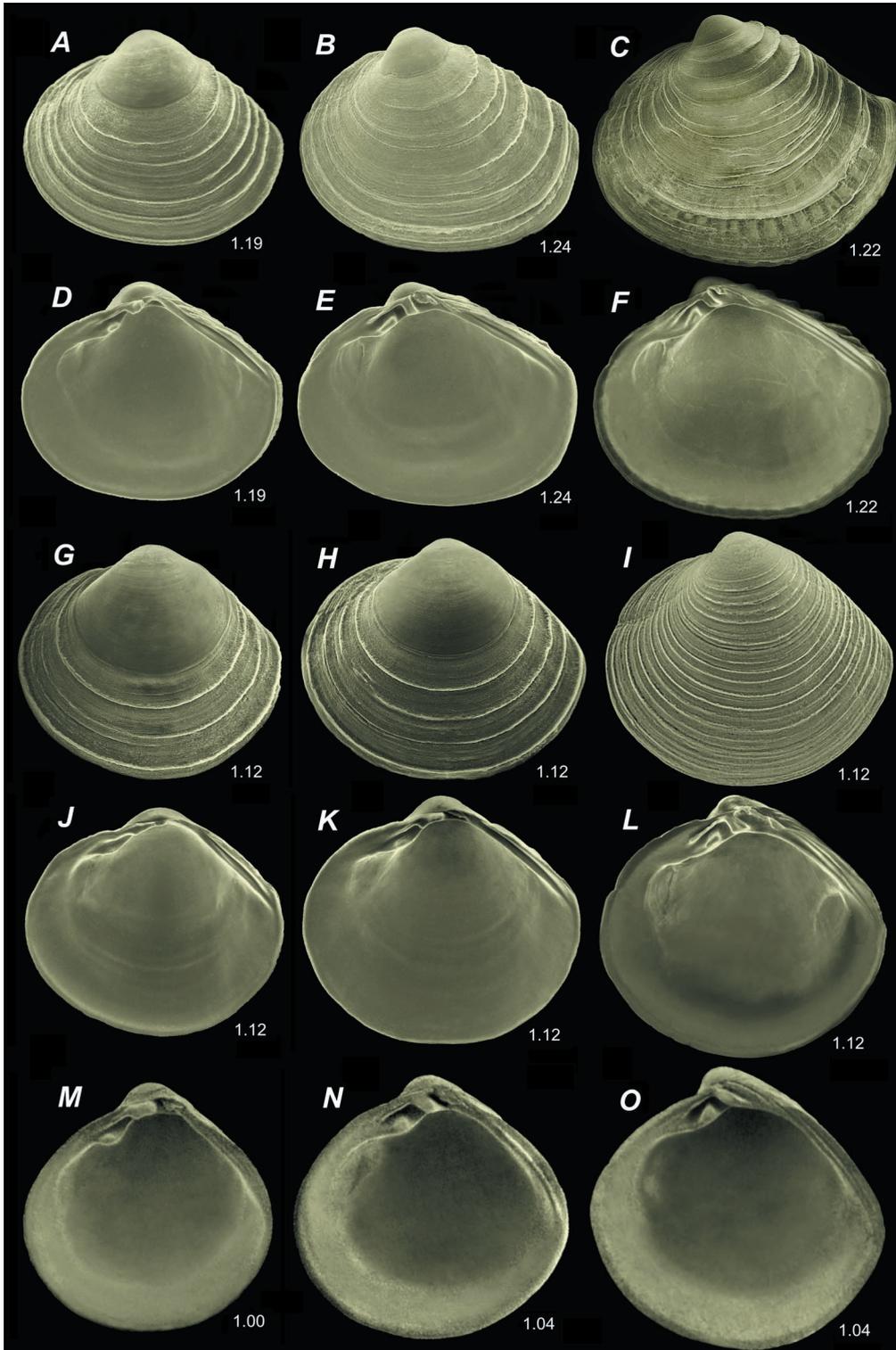
Не менее важным признаком ювенильного диссоконха может быть наличие или отсутствие радиальных ребер. Использование этого признака дает возможность разделить «изоморфные» таксоны первой группы и объединить их со второй. Следовательно, этот признак более высокого ранга, чем особенности общей формы. В таксономическом отношении ранг его может быть сопоставим с родовым системы взрослых. Если это так, то ювенильные формы залива, диссоконх которых длиной от 1000 до 2000 мкм, могут входить в состав только двух родов – *Mercenaria* Schumacher, 1817 и *Protothaca* Dall, 1902 (или *Callithaca* Dall, 1902). Что же касается особенностей комаргинальных и радиальных ребер, то они в совокупности с общей формой ювенильного диссоконха могут рассматриваться как признаки видового ранга.

С позиций таксономической классификации взрослых, в водах зал. Петра Великого обитают 4 вышеприведенные вида Chioninae, входящие в состав трех родов. Остальные члены подсемейства, встречающиеся в западной Пацифике, распространены в морях тропическо-субтропической зоны. Исключением является бореальный или высокобореальный вид *Protothaca staminea* (Conrad, 1837), географические морфы которого известны на Алеутских островах, у берегов Камчатки и южных Курильских островов [Скарлато, 1981]. Вместе с тем, как среди ювенильных, так и взрослых моллюсков, встречаются формы, отличающиеся по некоторым признакам от сравнительно распространенных и обычных видов залива.

Одни из этих аберрантных форм (рис. 6В, Е), представленных только ранними стадиями онтогенеза, обнаружены в зал. Восток. От обычных видов зал. Петра Великого они отличаются по усеченности заднего края, отсутствию радиальных ребер, которые у других видов начинают формироваться при длине диссоконха 500–600 мкм, а также нерегулярности ростовых инкрементов, характерной для обитателей краевых участков ареала или загрязненных вод. Большинство таких форм, особенно на стадии раннего диссоконха (рис. 6А, D), идентифицировать не удастся. Однако если среди них встречаются экземпляры с признаками радиальной ребристости (рис. 6С, F), то по очертаниям диссоконха, особенностям заднего и заднедорсального края, комаргинальных ребер и конфигурации кардинальных зубов их можно отнести к *C. adamsii*. Для остальных видов залива подобная конфигурация диссоконха при его длине

от 500–600 до 1000–1200 мкм не характерна. Радиальные ребра *P. euglypta* и *P. jedoensis* (рис. 4А; рис. 5А) начинают формироваться при длине диссоконха около 500 мкм, а треугольно-округленный диссоконх *M. stimpsoni* оканчивается заостренным задним краем (рис. 6G–L).

Другие более редкие формы и, как правило, плохой сохранности, собраны в зал. Посыета (рис. 7С, F). По треугольно-высокому диссоконху (1.06–1.07), сравнительно тонким и однообразно низким комаргинальным ребрам, расположенным через 50–70 мкм, недостаточно отчетливым радиальным ребрам заднего поля, широкой лунке, а также довольно крупному для венерид PD-II, достигающему 270–300 мкм, их можно сравнить с *P. jedoensis* (рис. 7А, D), *M. stimpsoni* (рис. 6G–L) или *M. mercenaria* (рис. 6M–O) – интродукента атлантического происхождения, встречающегося с недавнего времени в прибрежных водах Японии и Желтом море [Nishimura, 2005; Xu, Zhang, 2008]. От *P. jedoensis* нормального развития и морф этого вида с гипертрофированным PD-II (рис. 7В, Е) аберранты отличаются отсутствием настоящих радиальных ребер, более тонкими и низкими комаргинальными ребрами, высота которых на заднем поле в ходе роста диссоконха не увеличивается, широкой лункой и утолщенным кардинальным зубом 3b, расположенным почти под прямым углом по отношению к более удлиненному зубу 3а. Диссоконх *M. stimpsoni* (рис. 6I, L), по сравнению с аберрантной этой же стадии онтогенеза, выглядит низким (1.10–1.13). Длина его PD-II обычно колеблется, как и у *M. mercenaria* [Goodsell et al., 1992], от 220–230



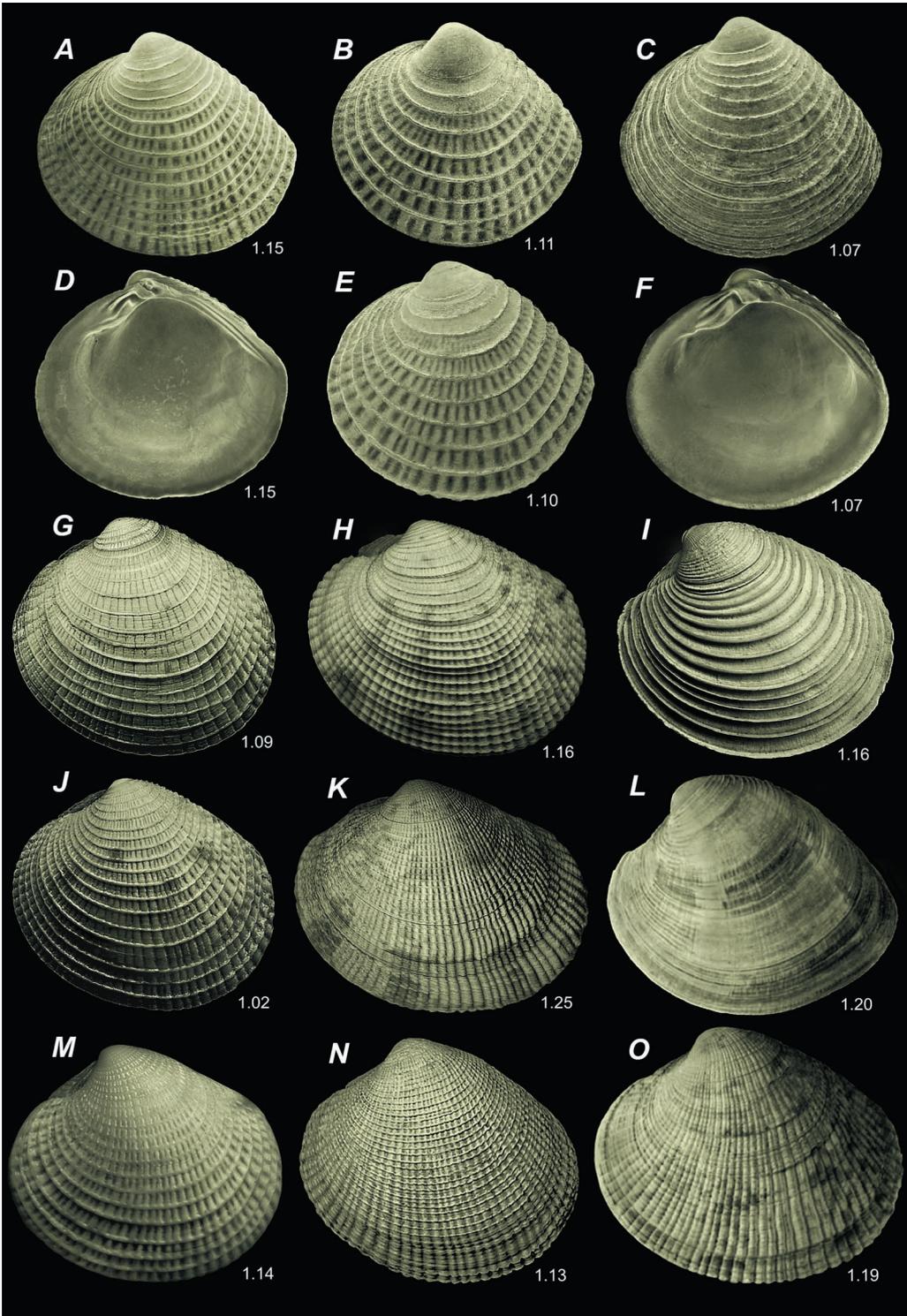
до 250–260 мкм, тогда как у остальных венеридных видов залива, включая *P. jedoensis*, *P. euglypta* и *C. adamsii*, она не превышает 210–220 мкм. При этом на наружной стороне диссоконха *M. stimpsoni* (рис. 7I) и *M. mercenaria* (рис. 7L) может быть радиальная исчерченность, образование которой связывают с рудиментной криптоскульптурой, расположенной под тонким и легко эродируемым поверхностным слоем раковины, когда длина ее более 1000 мкм [Keen, 1969]. Вместе с тем атлантические ювенильные *M. mercenaria* (рис. 6M–O) по очертаниям диссоконха, конфигурации кардинальных зубов, высоте замочной площадки и ширине задне-дорсального края, несущего фланцевый замок, отличаются как от aberrантных форм, так и нормальных *M. stimpsoni*.

Среди взрослых форм *P. jedoensis*, помимо ранее приведенных (рис. 4), для которых характерны умеренно-широкие и искривленные радиальные ребра, в водах залива встречаются формы с неискривленными ребрами. У некоторых из них эти ребра умеренно широкие, но прямые (рис. 7J). Однако у других они довольно низкие и широкие (рис. 7G),

разделенные узкими межреберными промежутками, у третьих – умеренно-широкие и высокие (рис. 7H), несущие на выпуклых вершинах нодулярные валики комаргинального расположения и невысокие козырьки, образованные пересекающими их комаргинальными ребрами и отделенные друг от друга радиальными промежутками. Среди крупных моллюсков залива, достигающих в длину более 20–25 мм (рис. 7K), формы с искривленными радиальными ребрами не известны. Но если подобные морфы *P. jedoensis*, несущие прямые ребра, сравнивать с желтоморскими (рис. 7N), то они могут быть сопоставлены с другим видом – *Protothaca schencki* (Nomura, 1937), встречающимся на литорали тихоокеанского побережья островов Хонсю и Кюсю [Matsukuma, 2000]. Морфы же с искривленными ребрами, приведенные в наших материалах из зал. Петра Великого и Желтого моря (рис. 7M), по данным Мацукумы [l.c.], распространены на япономорском побережье Японских островов, а также известны в Корее [Lutaenko et al., 2003] и Китае (рис. 7O) [Xu, Zhang, 2008]. В наших материалах

**Рис. 6.** Сравнительное сопоставление обычных и aberrантных ювенильных форм *Callithaca adamsii* (A–F), *Mercenaria stimpsoni* (G–L) и западно-атлантических *Mercenaria mercenaria* (M–O): A, D – *C. adamsii*, 490 мкм (PD-II=198 мкм), зал. Восток, 2004 г.; B, E – aberrантная форма *C. adamsii* (?), 762 мкм (PD-II=190 мкм), зал. Восток, 2004 г.; C, F – aberrантная форма *C. adamsii*, 1090 мкм (PD-II=205 мкм), зал. Восток, 2004 г.; G, J – *M. stimpsoni*, 399 мкм (PD-II=240 мкм), зал. Восток, 2004 г.; H, K – *M. stimpsoni*, 520 мкм (PD-II=254 мкм), зал. Восток, 2004 г.; I, L – *M. stimpsoni*, 818 мкм (PD-II=245 мкм), б. Козина, 1992 г.; M – *M. mercenaria*, 431 мкм [Goodsell et al., 1992]; N – *M. mercenaria*, 648 мкм [Goodsell et al., 1992]; O – *M. mercenaria*, 1426 мкм [Goodsell et al., 1992].

**Fig. 6.** A comparison of typical and atypical juveniles of *Callithaca adamsii* (A–F), *Mercenaria stimpsoni* (G–L) and west-Atlantic *Mercenaria mercenaria* (M–O): A, D – *C. adamsii*, 490 μm (PD-II=198 μm), Vostok Bay, 2004; B, E – atypical *C. adamsii* (?), 762 μm (PD-II=190 μm), Vostok Bay, 2004; C, F – atypical *C. adamsii*, 1090 μm (PD-II=205 μm), Vostok Bay, 2004; G, J – *M. stimpsoni*, 399 μm (PD-II=240 μm), Vostok Bay, 2004; H, K – *M. stimpsoni*, 520 μm (PD-II=254 μm), Vostok Bay, 2004; I, L – *M. stimpsoni*, 818 μm (PD-II=245 μm), Kozina Bight, 1992; M – *M. mercenaria*, 431 μm [Goodsell et al., 1992]; N – *M. mercenaria*, 648 μm [Goodsell et al., 1992]; O – *M. mercenaria*, 1426 μm [Goodsell et al., 1992].



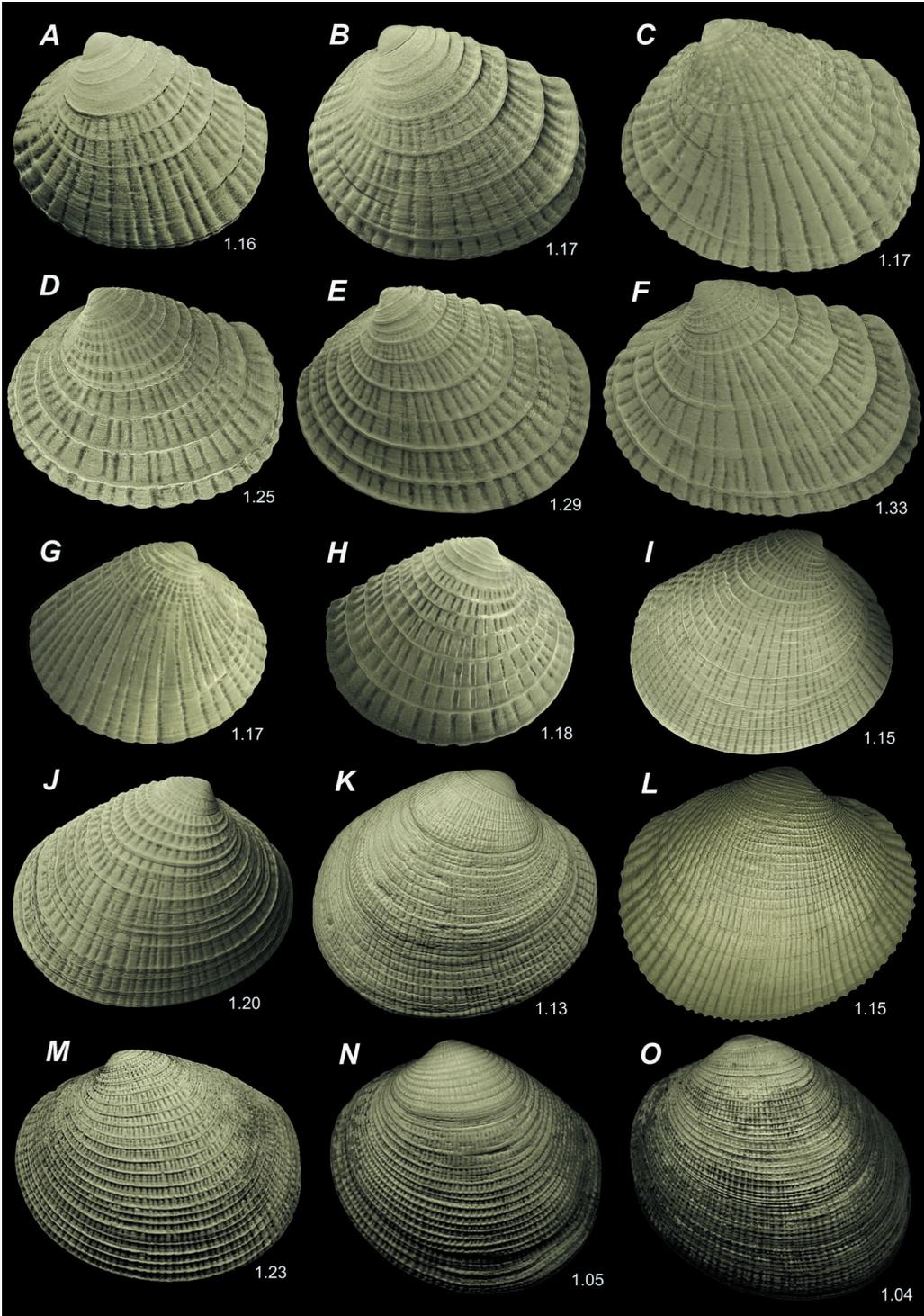
по Охотскому морю, собранных на западном, южном и восточном побережьях о. Кунашир, ни одна из морф *P. jedomensis* не обнаружена.

В водах зал. Петра Великого встречаются также ювенильные и взрослые aberrantные формы, происхождение которых, возможно, связано с *P. euglypta*. Одни из них образуют почти полный ряд (рис. 8А–F), начинающийся с раннего диссоконха длиной около 1000 мкм и заканчивающийся взрослым длиной до 7 мм. Центральное поле диссоконха несет прямые и довольно широкие (до 200–230 мкм) радиальные ребра, разделенные узкими межреберными желобками. Дихотомия у этих ребер наступает при ширине, присущей не ювенильному диссоконху *P. euglypta* нормального развития, а взрослому длиной 8–14 мм. Некоторые из этих форм, округленные и более короткие (рис. 8А–С), по очертаниям диссоконха и особенностям ребер могут быть сопоставимы с *P. staminea* (рис. 8I, J). Однако у более удлиненных форм (рис. 8D–F), наряду с обычным дихотомированием, раз-

деление радиальных ребер может происходить и путем трихотомирования. Подобный тип скульптурного паттерна у радиально-реберных видов Chioninae других регионов не известен [Franc, 1960; Keen, 1969; Fischer-Piette, Vukadinovic, 1977; Ludbrook, 1978]. У них, как и остальных видов зал. Петра Великого, два ординарных типа образования новых ребер – дихотомический и интеркаляционный. Что же касается комаргинальных ребер удлиненных форм, то по ширине, высоте и межреберному расстоянию они близки к ребрам *P. euglypta*. Однако у большинства этих форм комаргинальные центрального поля обычно недоразвиты или отсутствуют (рис. 8F). Сходные скульптурные особенности у ювенильных и взрослых форм Chioninae в других районах Западной Пацифики не обнаружены, но возможно встречаются у новозеландских *Protothaca thaca* (Molina, 1782) [Keen, 1969] или атлантических *Protothaca pectorina* (Lamarck, 1818) [Guerón, Narchi, 2000], ювенильные стадии которых пока не изучены.

**Рис. 7.** Изменчивость ювенильных и взрослых форм *Protothaca jedomensis* and *Mercenaria* spp. зал. Петра Великого и Желтого моря: **А, D** – *P. jedomensis*, 1010 мкм (PD=222 мкм), зал. Восток, 2004 г.; **В** – *P. jedomensis*, 980 мкм (PD-II=320 мкм), о-в Попова, 1991 г.; **С, F** – *Mercenaria mercenaria* (?), 1070 мкм (PD-II=295 мкм), б. Витязь, 1992 г.; **Е** – *P. jedomensis*, 1100 мкм (PD-II=283 мкм), зал. Находка, 1992 г.; **Г** – *P. jedomensis*, 10 мм, о-в Антипенко, 1986 г.; **Н** – *P. jedomensis*, 24 мм, о-в Антипенко, 1986 г.; **И** – *M. stimpsoni*, 11 мм, о-в Путятин, 1992 г.; **Ж** – *P. jedomensis*, 11.7 мм, о-в Антипенко, 1986 г.; **К** – *P. jedomensis*, 36 мм, б. Калевала, 2001 г.; **Л** – *M. mercenaria*, взрослая форма [Xu, Zhang, 2008]; **М** – *P. jedomensis*, 9 мм, Циндао, Желтое море, 1989 г.; **Н** – *Protothaca schencki* (?), 24 мм, Циндао, Желтое море, 1989 г.; **О** – *P. jedomensis*, взрослая форма [Xu, Zhang, 2008].

**Fig. 7.** Juvenile and adult variability of *Protothaca jedomensis* and *Mercenaria* spp. from Peter of the Great Bay and Yellow Sea: **A, D** – *P. jedomensis*, 1010  $\mu$ m, (PD=222  $\mu$ m), Vostok Bay, 2004; **B** – *P. jedomensis*, 980  $\mu$ m, (PD-II=320  $\mu$ m), Popov Isl., 1991; **C, F** – *Mercenaria mercenaria* (?), 1070  $\mu$ m, (PD-II=295  $\mu$ m), Vityaz Bight, 1992; **E** – *P. jedomensis*, 1100  $\mu$ m, (PD-II=283  $\mu$ m), Nakhodka Bay, 1992; **G** – *P. jedomensis*, 10 mm, Antipenko Isl., 1986; **H** – *P. jedomensis*, 24 mm, Antipenko Isl., 1986; **I** – *M. stimpsoni*, 11 mm, Putyatyn Isl., 1992; **J** – *P. jedomensis*, 11.7 mm, Antipenko Isl., 1986; **K** – *P. jedomensis*, 36 mm, Kalevala Bight, 2001; **L** – *M. mercenaria*, an adult form [Xu, Zhang, 2008]; **M** – *P. jedomensis*, 9 mm, Qingdao, Yellow Sea, 1989; **N** – *Protothaca schencki* (?), 24 mm, Qingdao, Yellow Sea, 1989; **O** – *P. jedomensis*, an adult form [Xu, Zhang, 2008].



Другие аберрантные формы – треугольно-округленные, с широкими и искривленными радиальными ребрами и прерывисто-низкими, комаргинальными, невыступающими на задне-дорсальном крае диссоконха, также образуют неполный ряд (рис. 8G–J). Если в качестве конечного члена этого ряда рассматривать географические морфы Кроноцкого залива Камчатки, приведенные в работе Скарлато [1981, фот. 402] и имеющиеся у нас морфы Авачинского залива (рис. 8K), то ювенильные формы зал. Петра Великого могут быть идентифицированы как *P. staminea*. При этом следует иметь в виду, что камчатские морфы *P. staminea* по очертаниям их диссоконха и особенностям ребер отличаются от морф данного вида, а также и других видов *Chioninae* (рис. 8L), распространенных на тихоокеанском побережье США (шт. Вашингтон).

Помимо западных морф *P. staminea*, в северо-западной Пацифике существуют высоко- и низкобореальные морфы

*P. euglypta* и/или, возможно, *C. adam-sii*. Низкобореальные морфы взрослых *P. euglypta* обычно овальные и невысокие, с прямыми (рис. 5H, I, K) или немногочисленными (рис. 8M) радиальными ребрами центрального поля и утолщенными и заметно выступающими комаргинальными. За пределами залива подобные морфы встречаются в основном в прибрежной зоне о-ва Хоккайдо, зал. Анива на Сахалине и на охотоморском побережье о-ва Кунашир [Скарлато, 1981; Евсеев, 2000; Habe, 1955]. Высокобореальные морфы *P. euglypta* треугольно-округленные (рис. 8N, O) и высокие (1.03–1.06), с низкими и более тонкими комаргинальными ребрами, образующими при пересечении с прямыми радиальными канцеллятный тип скульптуры. Взрослые особи этих морф в водах зал. Петра Великого в живом состоянии не обнаружены, но известны за его пределами – к северу от м. Поворотный, в прибрежной зоне Сахалина, а в ископаемом состоянии – на восточ-

**Рис. 8.** Изменчивость ювенильных и взрослых форм *Protothaca* spp. Зал. Петра Великого и других районов северной Пацифики: **A** – *Protothaca* sp., 1221 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **B** – *Protothaca* sp., 1572 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **C** – *Protothaca* sp., 2970 мкм, б. Анны, 1988 г.; **D** – *Protothaca* sp., 3010 мкм, о-в Путятин, 1969 г.; **E** – *Protothaca* sp., 3290 мкм, о-в Антипенко, 1986 г.; **F** – *Protothaca* sp., 3400 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **G** – *Protothaca* cf. *staminea*, 1640 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **H** – *P. staminea* (?), 1750 мкм, зал. Восток, 2004 г.; **I** – *P. cf. staminea*, 4740 мкм, о-в Путятин, 1969 г.; **J** – *P. cf. staminea*, 5510 мкм, б. Сивучья, 2001 г.; **K** – *P. staminea*, 23 мм, зал. Авачинский, п-ов Камчатка, 1968 г.; **L** – *Protothaca* sp., 29 мм, Бodega, Сиятл, США, 1999 г.; **M** – *Protothaca euglypta*, 14.1 мм, б. Сивучья, 2001 г.; **N** – *P. euglypta* (?), 16 мм, б. Киевка, северо-западное побережье Японского моря, 1988 г.; **O** – *P. euglypta* (?), 37 мм, Невельск, западное побережье о-ва Сахалин, 2010 г.

**Fig. 8.** Juvenile and adult variability of *Protothaca* spp. from Peter of the Great Bay and other regions of the northern Pacific: **A** – *Protothaca* sp., 1221 μm, Vostok Bay, 2004; **B** – *Protothaca* sp., 1572 μm, Vostok Bay, 2004; **C** – *Protothaca* sp., 2970 μm, Anna Bight, 1988; **D** – *Protothaca* sp., 3010 μm, Putyatyn Isl., 1969; **E** – *Protothaca* sp., 3290 μm, Antipenko Isl., 1986; **F** – *Protothaca* sp., 3400 μm, Vostok Bay, 2004; **G** – *Protothaca* cf. *staminea*, 1640 μm, Vostok Bay, 2004; **H** – *P. staminea* (?), 1750 μm, Vostok Bay, 2004; **I** – *P. cf. staminea*, 4740 μm, Putyatyn Isl., 1969; **J** – *P. cf. staminea*, 5510 μm, Sivuchya Bight, 2001; **K** – *P. staminea*, 23 mm, Avachinskaya Bay, Kamchatka Peninsula, 1968; **L** – *Protothaca* sp., 29 mm, Bodega, Seattle, USA, 1999; **M** – *Protothaca euglypta*, 14.1 mm, Sivuchya Bight, 2001; **N** – *P. euglypta* (?), 16 mm, Kievka Bay, north-western coast of the Sea of Japan, 1988; **O** – *P. euglypta* (?), 37 mm, Nevelsk, western coast of the Sakhalin Isl., 2010.

ном побережье Камчатки как *Protothaca (Callithaca) adamsii* (Reeve, 1863) [Петров, 1982].

Вместе с тем взрослые морфы и *P. staminea* [Скарлато, 1981, фот. 403], и *P. euglypta* (рис. 50; рис. 8М–О), и высокобореальные «*P. (C.) adamsii*» [= *C. adamsii*, фот. 405, Скарлато, 1981] могут нести регенерированные комаргинальные, а иногда и радиальные ребра. При этом соотношение первичных и восстановленных ребер варьирует в широких пределах. Если у обитающих в зал. Петра Великого низкобореальных морф *P. euglypta* следы регенерации можно обнаружить лишь на 5–10 комаргинальных ребрах заднего поля, то у этих же морф восточного побережья о-ва Кунашир (рис. 50) регенерация затрагивает обычно все комаргинальные ребра, но не радиальные, которые иногда отсутствуют. Подобная картина тотальной регенерации комаргинальных ребер характерна и для морф *P. staminea*, встречающихся как совместно с *P. euglypta* в районе о-ва Кунашир, так отдельно в районе Командорских островов [Скарлато, 1981, фот. 403]. Но если командорские экземпляры могут быть сравнительно легко идентифицированы в связи с отсутствием в этом районе других видов Chioninae, то отличить южнокурильские *P. staminea* от таких же патологически измененных *P. euglypta* не всегда удается. Необходимо также отметить, что морфы *P. staminea*, обитающие в Авачинском и Кроноцком заливах, обычно без регенерационных изменений. Следовательно, регенерационные наросты не могут быть использованы в качестве морфоструктурных признаков, позволяющих дифференцировать таксоны на виды

или роды безотносительно к особенностям их местообитаний.

Одна из характерных черт вышерассмотренных видов *Protothaca* и *Callithaca* зал. Петра Великого, а также Авачинского залива Камчатки и Желтого моря – морфоструктурно значимые преобразования у них происходят на ювенильной стадии диссоконха при длине его от 500–800 до 2500–3500 мкм, тогда как длина взрослых форм может достигать 60–80 мм [Скарлато, 1981]. К ювенильному морфогенезу могут быть отнесены: (а) формирование радиальных ребер, начинающееся на заднем скульптурном поле; (б) трансформация комаргинальных ребер-валиков в дистально наклоненные пластины, наиболее высокие на заднем поле; (с) образование гофрированности комаргинальных ребер, выраженной в разной степени на центральном, переднем и заднем поле; (д) приобретение кардинальными зубами типологии, присущей взрослым формам венеридного семейства. Завершается ювенильный морфогенез образованием краевой кренуляции, появляющейся вначале на вентральном крае, а затем на переднем, лунулярном и заднем.

В ходе развития взрослого диссоконха расстояние между комаргинальными ребрами увеличивается до некоторой постоянной величины, варьирующей в зависимости от термической сезонности и, возможно, специфики вида. Тонкие вершины этих ребер на центральном и переднем поле взрослых *C. adamsii* обычно сохраняют волнистость, а на заднем – гофры. Гофры комаргинальных ребер переднего и заднего поля можно встретить и у взрослых *P. jedoensis* длиной до 15–20 мм.

Радиальные ребра *C. adamsi*, *P. euglypta* и *P. jedoensis* начинают делиться, достигнув определенной ширины, которая также имеет тенденцию к увеличению в ходе роста диссоконха. Но разделение в основном дихотомическое. Ребра вставного типа довольно редки, а вероятно и артефактны, что может быть связано с утратой тонких деталей скульптуры вследствие неудовлетворительной прижизненной сохранности диссоконха. Вместе с тем канцелярный паттерн взрослых форм, образованный пересечением низких радиальных ребер более высокими комаргинальными, отличается от ювенильного лишь масштабами. Скульптурные новообразования на взрослом диссоконхе вышеуказанных видов не обнаружены. Но среди них нет и более мелких форм с явно плезиоморфными признаками, подобными пedomорфным Veneridae других подсемейств [Ockelmann, 1964; Narchi, 1971, 1972; Bernard, 1982; Narchi, Dario, 2002]. Тем не менее, и в этом составе члены подсемейства в морфологическом, таксономическом и филогенетическом отношении не образуют синапоморфную группу, на что неоднократно обращали внимание исследователи, имевшие дело с таксономией или филогенией Veneridae [Коробков, 1954; Keen, 1969; Coan, Scott, 1997; Mikkelsen et al., 2006; и др.].

Таким образом, полученные нами результаты по ювенильным и взрослым формам, несмотря на то, что они отражают далеко не полную таксономическую структуру подсемейства, позволяют дифференцировать группы таксонов по присутствию-отсутствию и топологии онтогенетических морфоструктур, происхождение которых

связано с особенностями эволюционного модуса таксона. В этом контексте, одним из отличительных признаков *M. stimpsoni*, а также других видов этого рода, распространенных в основном на побережье Атлантики, может быть их гиперморфный PD-II [Goodsell et al., 1992; Goodsell, Eversole, 1992; Harte, 2001]. У остальных таксонов подсемейства длина его обычно не превышает 200–215 мкм [Loosanoff, Davis, 1963; La Barbera, Chanley, 1970]. Если данный признак, обладающий сравнительной уникальностью в границах семейства, использовать в таксономических целях, то виды *Mercenaria*, как показывают и дендрограммы молекулярных последовательностей [Karpner, Bieler, 2006], действительно могут оказаться в ином или новом подсемействе. Остальные виды зал. Петра Великого, включая *P. staminea* и другие ретикуляционные морфы северной Пацифики, для которых характерен гиперморфный диссоконх, образуют вторую группу таксонов. Статус ее также не ниже подсемейства. Однако в связи с низким уровнем изученности ранних стадий большинства таксонов Chioninae и близких к ним по скульптурным особенностям таксонов подсемейства Venerinae, полный состав ее пока не установлен.

С другой стороны, приведенные в данной работе фотоизображения, сопровождающиеся детальным описанием морфологических особенностей ювенильной стадии таксонов Chioninae, как и материалы по личиночным стадиям Mytilidae [Евсеев и др., 2007; Евсеев, Колотухина, 2008], противоречат основным положениям видообразовательной концепции, объясняющей развитие организма как следствие

микроэволюционных изменений взрослых форм. Полученные нами результаты показывают, что морфогенетические преобразования разного таксономического уровня, включая и видовой, происходят не только на дефинитивной стадии диссоконха, но и остальных ему предшествующих – первичном и вторичном продиссоконхе, непиоконхе, отсутствующим у таксонов *Chioninae*, и раннем диссоконхе. При этом диверсификация таксонов в пределах подсемейства может идти по пераморфному или педоморфному сценарию и затра-

живать как отдельные морфоструктуры стадии или ее скульптурного поля, так и общую форму обычно одной или двух стадий таксона путем изменения их ростового вектора. В итоге такие признаки ювенильной стадии *Chioninae*, как особенности общей формы и присутствие–отсутствие радиальных ребер, могут рассматриваться в качестве родовых, а особенности комаргинальных и радиальных ребер – видовых. Это позволяет идентифицировать таксоны подсемейства на ранних этапах их онтогенеза.

### Благодарности

Авторы благодарны коллегам И.Н. Будину, Ю.Я. Латыпову, Т.В. Преображенской (ИБМ) и Б.В. Преображенскому (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток) за материалы по ювенильным стадиям двустворчатых моллюсков зал. Петра Великого, Н.Ю. Таупеку – за предоставление взрослых форм моллюсков акватории Невельского порта, а К.А. Лутаенко (ИБМ) – за предоставленную литературу по таксономии

Veneridae, а также А.В. Чернышову (ИБМ), И.А. Гончаровой (Палентологический институт РАН, Москва) и анонимному рецензенту – за критический анализ и замечания, способствующие устранению недостатков данной работы. Авторы также признательны не ушедшим из памяти Г.П. Манченко, В.Г. Тарасову и А.В. Фурсенко за их материалы, собранные в зал. Петра Великого и других районах северной Пацифики.

### Литература

- Волова Г.Н., Скарлато О.А. 1980. Двустворчатые моллюски залива Петра Великого. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство. 95 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посъет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5–154.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1971. К фауне моллюсков залива Посъета Японского моря // Исследования фауны морей. Т. 8(16). С. 188–205.
- Евсеев Г.А. 2000. Двустворчатые моллюски южнокурильского мелководья и условия их существования // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 4. С. 30–51.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К., Семенихина О.Я. 2007. Морфогенез ранних стадий *Crenella decussata*, таксономия и филогения педоморфных таксонов *Crenellinae* (Bivalvia: Mutilidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Владивосток: Дальнаука. Вып. 11. С. 49–64.
- Евсеев Г.А., Колотухина Н.К. 2008. Сравнительная морфология и проблемы таксономии пелагических личинок семейства Mutilidae (Mollusca: Bivalvia) залива Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 12. С. 5–41.
- Коробков И.А. 1964. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л.: Гостоптехиздат. 444 с.

- Лутаенко К.А. 2005. Двустворчатые моллюски Уссурийского залива (Японское море). Часть 1 // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 59–81.
- Петров О.М. 1982. Морские моллюски антропогена северной части Тихого океана. М.: Наука. 144 с.
- Скарлато О.А. 1976. Класс двустворчатые (Bivalvia) // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 95–106.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Филипченко Ю.А. 1977. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Наука. 227 с.
- Bernard F. 1895. Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamelibranches // Bulletin de la Société Géologique de France. T. 3, N. 23. P. 104–154.
- Bernard F.R. 1982. *Nutricola* n. gen. for *Tranzenella tantilla* (Gould) from the northeastern Pacific (Bivalvia: Veneridae) // *Venus*. V. 41. P. 146–149.
- Barucca M., Olmo E., Schiaparelli S., Canapa A. 2004. Molecular phylogeny of the family Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial 16S and 12S rRNA genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 31. P. 89–95.
- Bieler R., Carter J.G., Coan E.V. 2010. Classification of bivalve families // *Malacologia*. V. 52, N 2. P. 113–133.
- Canapa A., Schiaparelli S., Marota I., Barucca M. 2003. Molecular data from the 16S rRNA gene for the phylogeny of Veneridae (Mollusca: Bivalvia) // *Marine Biology*. V. 142. P. 1125–1130.
- Carriker M.R., 2001. Embryogenesis and organogenesis of veligers and early juveniles // *Biology of the Hard Clam*. J.N. Kraeuter, M. Castagna (Eds.). Amsterdam, etc.: Elsevier. P. 289–303.
- Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C., Araujo R., Biakov A.S., Bogan A.E., Campbell D.C., Campbell M., Chen J.-H., Cope J.C.W., Delvene G., Dijkstra H.H., Fang Z.-J., Gardner R.N., Gavrilova V.A., Goncharova I.A., Harries P.J., Hartman J.H., Hautmann M., Walter R., Hoeh W.R., Hylleberg J., Jiang B.-Y., Johnston P., Kirkendale L., Kleemann K., Koppka J., Křiž J., Machado D., Malchus N., Marquez-Aliaga A., Masse J.-P., McRoberts C.A., Middelfart P.U., Mitchell S., Nevesskaja L.A., Ozer S., Pojeta J., Jr., Polubotko I.V., Pons J.M., Popov S., Sanchez T., Sartori A.F., Scott R.W., Sey I.I., Signorelli J.H., Silantiev V.V., Skelton P.W., Steuber T., Waterhouse J.B., Wingard G.L., Yancey T. 2011. A synoptical classification of the Bivalvia // *Paleontological Contributions*. N 4. P. 1–47.
- Coan E.V., Scott P.H. 1997. Checklist of the marine bivalves of the northeastern Pacific Ocean // Santa Barbara Museum of Natural History. Contribution to Science. N. 1. P. 1–28.
- D'Asaro C.N. 1967. Morphology of larval and postlarval *Chione cancellata* Linne (Eulamellibranchia: Veneridae) reared in the laboratory // *Bulletin of Marine Science*. V. 17. P. 949–972.
- Dillon R.T., Manzi J.J. 1989. Genetics and shell morphology of hard clams (genus *Mercenaria*) from Laguna Madre, Texas // *Nautilus*. V. 103. P. 73–77.
- Dreyer H., Steiner G., Harper E.M. 2003. Molecular phylogeny of Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia) inferred from 18S rRNA sequences // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 139. P. 229–246.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2004. Shell morphogenesis of *Alveinus ojanus* (Bivalvia: Kelliellidae) and taxonomic significance of the early features // *Journal of Molluscan Studies*. V. 70. P. 319–328.
- 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.
- Fischer-Piette E., Vukadinovic D. 1977. Suite des revisions des Veneridae (Mollusca, Lamellibranchia) Chioninae, Samarangiinae et complètement aux Vénus // *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (N.S.)*, Série A (Zoologie). T. 106. P. 1–186.
- Franc A. 1960. Classe de bivalves // *Traité de Zoologie (Anatomie, Systematique, Biologie)*. Tome 5. Partie 2. P.P. Grassé (Ed.). Paris. P. 1846–2072.
- Guerón C.O.C., Narchi W. 2000. Anatomia funcional de *Protothaca (Leukoma) pectorina* (Bivalvia, Veneridae) // *Revista Brasileira de Zoologia*. V. 17, N. 4. P. 1007–1039.
- Goodsell J.G., Eversole A.G. 1992. Prodissoconch I and prodissoconch II length in *Mercenaria* taxa // *Nautilus*. V. 106. P. 119–122.
- Goodsell J.G., Fuller S.C., Eversole A.G., Castagna M., Lutz R.A. 1992. Larval and early postlarval shell morphology of several venerid clams // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 72. P. 231–255.

- Habe T. 1951. Genera of Japanese Shells. Pelecypoda. N 2. P. 97–186.
- Habe T. 1955. Fauna of Akkeshi Bay. XXI. Pelecypoda and Scaphopoda // Publications of Akkeshi Marine Biological Station. N 4. P. 1–31.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.
- Harte M.E. 2001. Systematics and taxonomy // Biology of the Hard Clam. J.N. Krauter, M. Castagna (Eds.) Amsterdam, etc.: Elsevier. P. 3–51.
- Hayashi I. 1983. Larval shell morphology of some Japanese haliotids for the identification their veliger, larvae and early juveniles // Venus. V. 42. P. 49–58.
- Kappner I., Bieler R. 2006. Phylogeny of venus clams (Bivalvia: Venerinae) as inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 40. P. 317–331.
- Keen A.M. 1969. Superfamily Veneracea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N (Bivalvia), Mollusca 6, Vol. 2. L.R. Cox, N.D. Newell, D.W. Boyd et al. (Eds.). Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. P. 670–690.
- La Barbera M., Chanley P.E. 1970. Larval development of *Chione cancellata* // Chesapeake Science. V. 11. P. 42–49.
- Le Pennec M. 1980. The larval and post-larval hinge of some families of bivalve molluscs // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 60. P. 601–617.
- Loosanoff V.L., Davis H.C. 1963. Rearing of bivalve molluscs // Advances in Marine Biology. V. 1. P. 1–136.
- Ludbrook N.H. 1978. Quaternary molluscs of the western part of the Eucla Basin // Bulletin of the Geological Survey of Western Australia. N. 125. P. 1–286.
- Lutaenko K.A., Je J.-G., Shin S.-H. 2003. Bivalve mollusks in Yeongil Bay, Korea. 1. Introductory part and annotated list of species // Ocean and Polar Research. V. 25. P. 155–182.
- Matsukuma A. 2000. Family Veneridae // Marine Molluscs in Japan. T. Okutani (Ed.). Tokyo: Tokai University Press. P. 1003–1019.
- Matsumoto M. 2003. Phylogenetic analysis of the subclass Pteriomorpha (Bivalvia) from mtDNA COI sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 27. P. 429–440.
- Mikkelsen P.M., Bieler R., Kappner I., Rawlings T.A. 2006. Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 148. P. 439–521.
- Mouëza M., Gros O., Frenkiel N. 1999. Embryonic, larval and postlarval development of the tropical clam, *Anomalocardia brasiliiana* (Bivalvia: Veneridae) // Journal of Molluscan Studies. V. 65. P. 73–88.
- Mouëza M., Gros O., Frenkiel N. 2006. Embryonic development and shell differentiation in *Chione cancellata* (Bivalvia, Veneridae): an ultrastructural analysis // Invertebrate Biology. V. 125. P. 21–33.
- Narchi W. 1971. Structure and adaptation in *Tran-senella tantilla* (Gould) and *Gemma gemma* (Totten) (Bivalvia: Veneridae) // Bulletin of Marine Science. V. 21. P. 866–885.
- Narchi W. 1972. Comparative study of the functional morphology of *Anomalocardia brasili-ana* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia: Veneridae) // Bulletin of Marine Science. V. 22. P. 643–670.
- Narchi W., Dario F. 2002. The anatomy and functional morphology of *Tivela ventricosa* (Gray, 1838) (Bivalvia: Veneridae) // Nautilus. V. 116. P. 13–24.
- Newell N.D. 1969. Classification of Bivalvia. // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N (Bivalvia), Mollusca 6, Vol. 2. L.R. Cox, N.D. Newell, D.W. Boyd et al. (Eds.). Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. P. 205–224.
- Nishimura K. 2005. Distribution of the hard clam *Mercenaria mercenaria* in the of short-necked clam beds of Tokyo Bay // Chiribotan. V. 36. P. 63–66.
- Ockelmann K.W. 1964. *Turtonia minuta* (Fabricius), a neotenous veneracean bivalve // Ophelia. V. 1. P. 121–146.
- Stephenson R.L., Chanley P.E. 1979. Larval development of the cockle *Chione stutchburyi* (Bivalvia, Veneridae) reared in laboratory // New Zealand Journal of Zoology. V. 6. P. 553–560.
- Xu F., Zhang S. 2008. An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas. Beijing: Science Press. 336 p.