

Морфология мягких тканей моллюсков подсемейства Anodontinae российского Дальнего Востока

Е.М. Саенко, В.В. Богатов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток 690022, Россия

Выявлены систематически значимые признаки мягкого тела дальневосточных беззубок, что позволило уточнить современные взгляды на их систематику на уровне триб и частично родов. Приведена определительная таблица родов дальневосточных Anodontinae по мягким тканям.

Soft parts morphology of the anodontine bivalves from the Russian Far East

E.M. Sayenko, V.V. Bogatov

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

Soft parts morphology of the Russian Far East anodontine bivalves was examined with confirmation of modern system on tribe and, partly, genus-level. A key to Far Eastern genera of Anodontinae is provided based on the soft parts morphology of the bivalves.

На российском Дальнем Востоке фауна беззубок подсемейства Anodontinae представлена 45 видами, принадлежащими к 8 родам и 3 трибам [Богатов, Саенко, 2002; Богатов и др., 2002; Богатов, Саенко, 2003]. Сложившаяся система этих двустворчатых моллюсков была основана, главным образом, на морфологических отличиях раковин взрослых моллюсков [Москвичева, 1973; Затравкин, 1983; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Саенко, 2002, и др.] и, в некоторых случаях, глосидиев [Антонова, Старобогатов, 1988; Саенко, Богатов, 1998; Чернышев, 1998; Саенко, Шедько, 2000; Прозорова, Саенко, 2001; Sayenko, Ohara, 2001, и др.]. Различия в строении мягких тканей взрослых двустворок не учитывались, т.к. до последнего времени исследования дальневосточных беззубок в этом направлении почти не проводились. Одна из причин отсутствия подобных исследований – мнение, что в отличие от относительно высокого мор-

фологического разнообразия раковин, внутренние органы Bivalvia имеют однотипное строение и расположение. Однако даже предварительные исследования мягких тканей дальневосточных анодонтинов показали, что при действительно одинаковом общем плане строения тела моллюсков существуют довольно отчетливые отличия в деталях, позволившие выделить первые межгрупповые различия для большинства беззубок [Богатов, Саенко, 1996; Саенко, Богатов, 1996]. Следует отметить, что работы зарубежных исследователей убедительно показывают высокую систематическую значимость отдельных морфологических признаков мягкого тела пресноводных двустворчатых моллюсков [Reid, 1965; Kat, 1983a, b; Bogan, 1992, и др.].

В данной работе предпринята попытка более детального изучения морфологии мягких тканей дальневосточных Anodontinae.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили беззубки, собранные непосредственно авторами или коллегами и хранящиеся в коллекции БПИ ДВО РАН (г. Владивосток). Исследовано около 80 особей семи выделенных к настоящему времени дальневосточных родов (за исключением представителей рода *Amuranodonta*) из водоемов Приморского и Хабаровского краев, Камчатки, Чукотки, Сахалина и Курильских островов.

Основная часть коллекции *Kunashiria* и *Beringiana* на Курильских островах и юге Камчатки собрана в ходе Международного Курильского проекта (International Kuril Island Project) в

1994–1999 гг. Материал по *Kunashiria* и *Arsenievinaia* пополнился также в ходе Международного Сахалинского проекта (International Sakhalin Island Project) в 2001 г.

Для изучения морфологии мягких тканей беззубок взрослые моллюски предварительно фиксировались в 10 % формальдегиде или 70 % этаноле, при этом основное внимание уделялось общей морфологии тела, форме жабр и ротовых лопастей, характеристике папилл на внутренней поверхности вводного сифона и некоторым другим признакам. Рисунки мягких тканей получены на МБС-10 с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Одними из первых признаков, позволяющих разделить беззубки на группы, являются общая морфология и форма тела (рис. 1). При этом представители родов *Cristaria* и *Sinanodonta*, недавно объединенные в составе трибы Limnoscaphini [Богатов, Саенко, 2003], по совокупности данных признаков сильно отличаются от всех остальных дальневосточных беззубок. Так, тела без раковины у *Cristaria* и *Sinanodonta* имеют округло-треугольную форму с отчетливо выраженным крылом, образованным за счет сращения краев мантии дорзальнее выводного сифона. Кроме этого, у *Cristaria* и *Sinanodonta*, в отличие от всех других дальневосточных беззубок, имеются крупные, резко расширяющиеся к заднему краю тела жабры и хорошо развитые широкие ротовые лопасти. Далее, у *Cristaria* и *Sinanodonta* в передней части тела мантия смыкается заметно выше переднего мускула-замыкателя, протрактор отделен от аддуктора. *Cristaria* и *Sinanodonta* также отличаются положением спинного мантийного (супра-

анального) отверстия, открывающегося много выше задних ретрактора и мускула-замыкателя, вблизи вершины крыла или гребня (рис. 2 А, В), в то время как у остальных беззубок супранальное отверстие расположено напротив задних мускула-замыкателя и ретрактора (рис. 2 С).

Однако по ряду признаков кристарии отличаются от других беззубок российского Дальнего Востока, в том числе, и от синанодонт. Так, тело кристарий имеет на переднем конце угловатый выступ, лежащий слегка выше переднего аддуктора (рис. 1 А, В). Только у *Cristaria* развивается гребень, образованный широким супранимфальным мускульным наростом, располагающимся в полости над роговой пластинкой синуса, и гребневидными отростками мантии, проникающими в полость гребня раковины (рис. 3 А). У синанодонт раковина без гребня, следовательно, нет особых полостей, располагающихся у кристарий под гребнем, а значит, отсутствуют и характерные для кристарий гребневидные отростки

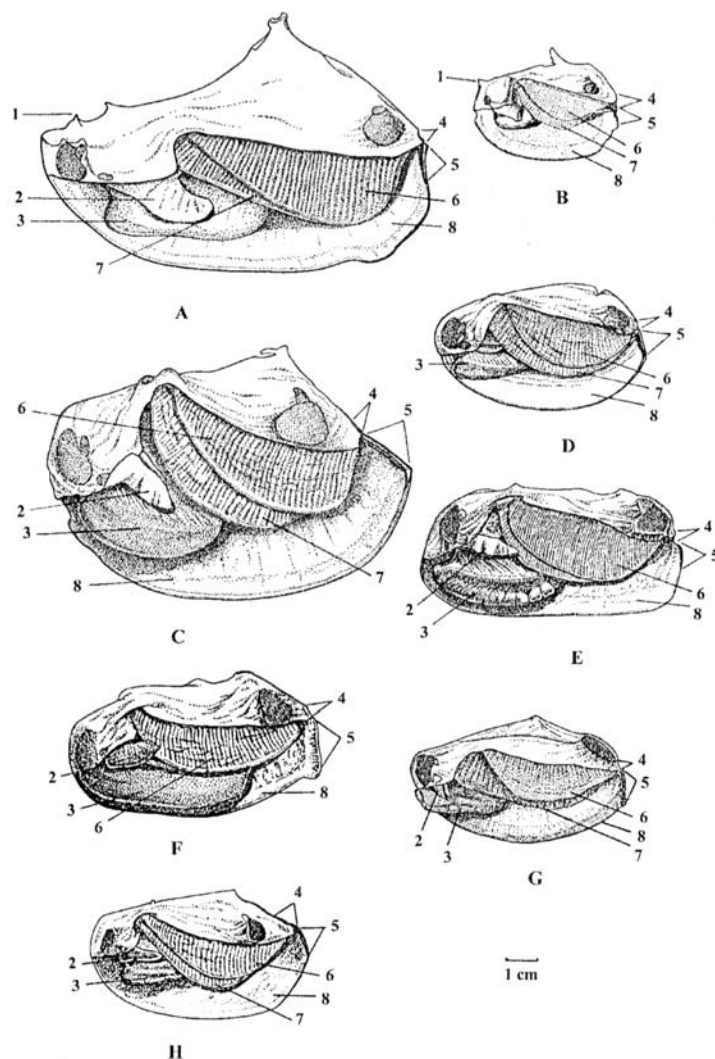


Рис. 1. Общий вид мягкого тела (левая часть мантии удалена) у *Cristaria herculea* из р. Илстая (А — взрослая особь, В — ювенильная); *Sinanodonta amurensis* из р. Мельгуновка (С); *Anemina shadini* из р. Мельгуновка (D); *Buldotskia koreana* из р. Гладкая (Е); *Beringiana beringiana* с Камчатки (F); *Arsenievinaia sihotelinaia* из оз. Васьковское (G); *Kunashiria japonica* с о-ва Кунашир, южные Курильские острова (H): 1 — выступ, 2 — ротовые лопасти, 3 — нога, 4 — выводной сифон, 5 — вводной сифон, 6 — наружная полужабра, 7 — внутренняя полужабра, 8 — мантия. Left part of mantle is cut.

Fig. 1. Soft parts of *Cristaria herculea*, Ilstaya River (A — adult specimen, B — juvenile); *Sinanodonta amurensis*, Melgunovka River (C); *Anemina shadini*, Melgunovka River (D); *Buldotskia koreana*, Gladkaya River (E); *Beringiana beringiana*, Kamchatka (F); *Arsenievinaia sihotelinaia*, Vaskovskoye Lake (G); *Kunashiria japonica*, Kunashir, southern Kuril Islands (H): 1 — projective angle, 2 — labial palps, 3 — foot, 4 — excurrent chamber, 5 — incurrent chamber, 6 — outer gill, 7 — inner gill, 8 — mantle. Left part of mantle is cut.

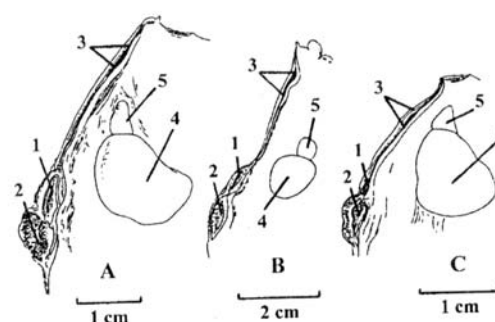


Рис. 2. Задний край мягкого тела у *Sinanodonta amurensis* из р. Мельгуновка (А); *Cristaria herculea* из оз. Ханка (В); *Anemina shadini* из бассейна оз. Ханка (С): 1 — супра-анальное отверстие, 2 — выводной сифон, 3 — вводной сифон, 4 — задний мускул-замыкатель, 5 — задний ретрактор ноги.

Fig. 2. The posterior body margin of *Sinanodonta amurensis* (A), Melgunovka River; *Cristaria herculea* (B), Khanka Lake; *Anemina shadini* (C), Khanka Lake basin: 1 — supra-anal openings, 2 — excurrent chamber, 3 — incurrent chamber, 4 — posterior adductor, 5 — posterior pedal retractor.

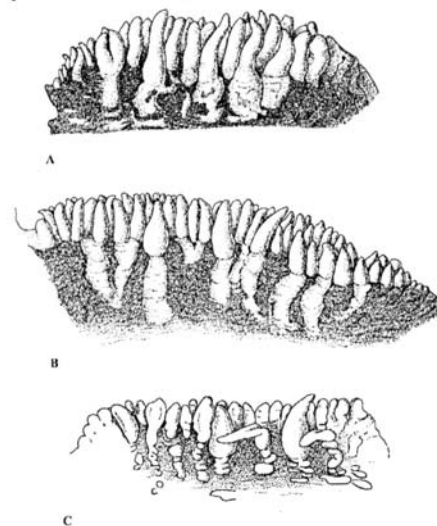


Рис. 3. Строение крыла у *Cristaria herculea* из оз. Ханка (А) и *Sinanodonta amurensis* из р. Мельгуновка (В): 1 — мускульная площадка под синусом, 2 — мантийный гребень, 3 — супранимфальный отросток.

Fig. 3. Soft body wing of *Cristaria herculea*, Khanka Lake (A), and *Sinanodonta amurensis*, Melgunovka River (B): 1 — muscle area under sinus, 2 — mantle ridge, 3 — supranymphal appendage.

мантии, однако за мускульной площадкой синуса вместо гребня развивается хорошо заметный нитевидный супранимфальный отросток, проникающий в полость над пластинкой синуса (рис. 3 В). Иногда у отдельных взрослых особей *Sinanodonta* можно увидеть мантийное образование, напоминающее сильно редуцированный гребень кристариий, однако в случае с *Sinanodonta* это участок мантии, расположенный за супранимфальным отростком выше роговой пластинки синуса, а в случае с *Cristaria* — участок мантии, расположенный сзади мускульной площадки под лигаментным синусом.

Представители других родов беззубок имеют овальное, более или менее вытянутое тело со слабо развитым крылом. Вершина крыла расположена либо менее чем на одну треть длины тела от заднего конца у *Anemina* (0,17–0,32) и *Buldotskia* (0,18–0,33), либо более чем на одну треть у *Beringiana* (0,36–0,41), *Arsenievinaia* (0,36–0,40) и *Kunashiria* (0,36–0,44). Как уже упоминалось, в отличие от *Cristaria* и *Sinanodonta*, имеющих спинное мантийное (супра-аналь-

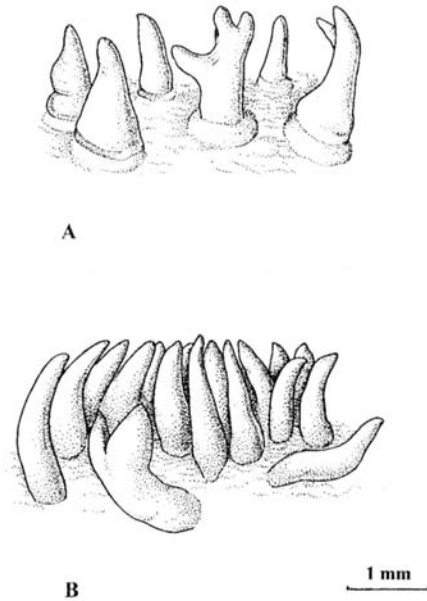


Рис. 5. Папиллы вводного сифона у *Buldowskia sujfunensis* из оз. Гусиное, о-в Путятина (А) и *Anemina shadini* из р. Илистая (В) (изображены только первые два ряда папилл в средней части сифона).

Fig. 5. Incurrent chamber papillae of *Buldowskia sujfunensis*, Gusinoe Lake, Putyatina Island (A); *Anemina shadini*, Ilistaya River (B) (only 2 first rows in middle part of the chamber are shown).

ное) отверстие много выше задних ретрактора и мускула-замыкателя (рис. 2 А, В), супра-анальное отверстие остальных дальневосточных беззубок расположено напротив задних мускула-замыкателя и ретрактора (рис. 2 С). Кроме того, у *Anemina*, *Buldowskia*, *Beringiana*, *Kunashiria* и *Arsenievinaia* мантия смыкается против верхнего участка мускула-замыкателя; протрактор обычно примыкает или почти примыкает к переднему аддуктору; жаберы менее развиты и имеют расширение на центральном участке, а ротовые лопасти заметно более узкие, при этом представители *Kunashiria* и *Arsenievinaia* имеют самые мелкие ротовые лопасти (рис. 1); супраримфальные и гребне-

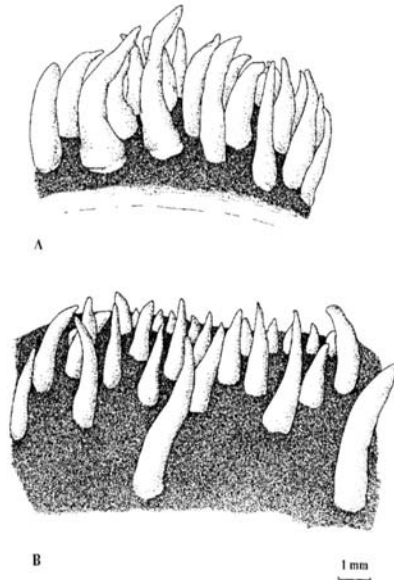


Рис. 6. Строение вводного сифона у *Cristaria herculea* (А) и *Sinanodonta amurensis* (В) из р. Нестеровка (изображена только средняя часть сифонов).

Fig. 6. Incurrent chamber of *Cristaria herculea* (A) and *Sinanodonta amurensis* (B), both from Nesterovka River (only middle part of the chambers is shown).

видные отростки мантии отсутствуют.

Следующим признаком, который можно использовать для разделения беззубок, является морфология вводного сифона. Хотя для дальневосточных беззубок характерен единый план строения вводного сифона (папиллы, расположенные в 3–5 достаточно плотных рядов и развитые по всей внутренней боковой поверхности сифона), однако данная схема существенно отличается от морфологии вводного сифона европейских *Pseudanodontinae* [Богатов и др., 2002]; кроме того, само строение папилл у разных групп дальневосточных беззубок оказалось различным. Так, у моллюсков рода *Anemina* имеются специфические образования (утолще-

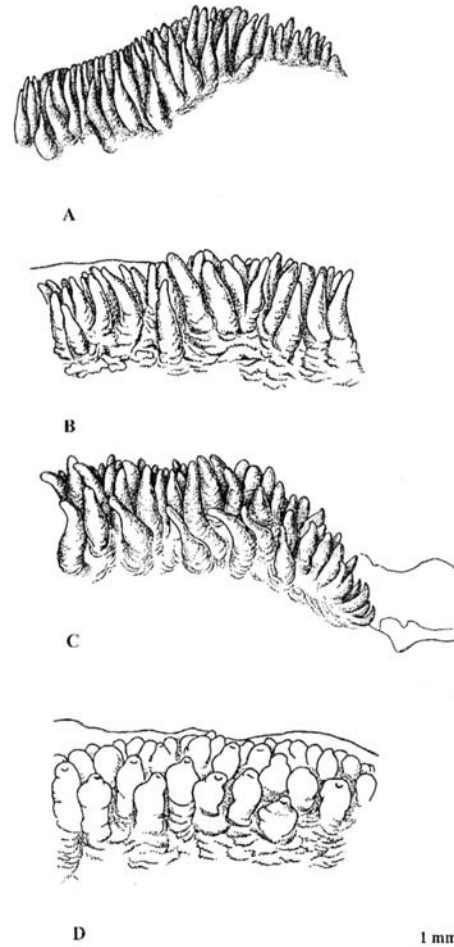


Рис. 7. Строение вводного сифона у *Kunashiria japonica* с о-ва Танфильева, южные Курильские о-ва (А); *Arsenievinaia sirotealinea* из оз. Японское, Приморье (В); *A. sirotealinea* из р. Серебрянка, Приморье (С); *Beringiana beringiana* из оз. Явинское, Камчатка (D).

Fig. 7. Incurrent chamber of *Kunashiria japonica*, Tanfilieva, southern Kuril Islands (A); *Arsenievinaia sirotealinea*, Yaponskoye Lake, Primorye (B); *A. sirotealinea*, Serebryanka River, Primorye (C); *Beringiana beringiana*, Yavinskoye Lake, Kamchatka (D).

ния) в виде бугорков или округлых выпуклостей перед сифональными папиллами первого (внутреннего) ряда (рис. 4 В, С). Подобные утолщения нередко подчеркиваются характерной пигментацией, повторяющей их форму и расположение. Что касается представителей рода *Buldowskia*, то утолщения перед сифональными папиллами первого ряда, по сравнению с таковыми у *Anemina*, более мощные, лентовидные (рис. 4 А). Кроме того, в основании папилл мантия также утолщена (рис. 5 А).

Наиболее обычным для беззубок оказалось наличие простых (не разветвленных) папилл. Однако *Anemina* и *Buldowskia* по этому признаку отличаются от остальных изученных беззубок. Вводные сифоны всех просмотренных нами особей *Anemina* и *Buldowskia* кроме простых папилл обязательно имели сложные (разветвленные) папиллы, встречавшиеся как в центре, так и по краям вводного сифона (рис. 5).

Папиллы кристарий и синанодонт простые, без утолщений. Мантийный лист сифона между папиллами пигментирован интенсивно, но равномерно (рис. 6). Очевидно, что по ряду признаков, например форма тела, жабр, строение вводного сифона и др., *Sinanodonta* оказались отличны от *Anemina*, т.е. отнесение *Sinanodonta* в состав рода *Anemina* [Москвичева, 1973] было неверным.

Папиллы вводного сифона беззубок *Kunashiria*, *Arsenievinaia* и *Beringiana* также простые, без утолщений. Однако, если у *Kunashiria* и *Arsenievinaia* папиллы удлиненно-клиновидные, то у *Beringiana* они бочонковидные (рис. 7).

Итак, дальневосточные беззубки по комплексу морфологических признаков мягкого тела разделились на три группы, соответствующие их современному делению на трибы. Первую группу составили рода *Cristaria* и *Sinanodonta*, объединяемые ныне в трибу *Limnoscaphini* [Богатов, Саенко, 2003]. Для них характерны такие общие

признаки, как форма тела, форма и относительные размеры ротовых лопасти и жабр, положение супра-анального отверстия, а также строение вводного сифона. При этом у кристарий имеется хорошо развитый супраримфальный мускульный нарост, а у синанодонт — нитевидный супраримфальный отросток.

Во вторую группу вошли представители трибы Anodontini рода *Anemina* и *Buldowskia*. Не отличаясь от других изученных беззубок (за исключением кристарий и синанодонт) по форме тела, относительным размерам ротовых лопастей и жабр, а также положением супра-анального отверстия, беззубки данной группы в то же время выделяются расположением вершины крыла относительно конца тела и, главное, морфологией вводного сифона, т.к. только в данной группе беззубок па-

пиллы вводного сифона с утолщениями, и, нередко, сифон с особой пигментацией. Внутри группы по наличию разветвленных папилл *Anemina* и *Buldowskia* отличаются от европейско-сибирских представителей трибы, а именно моллюсков рода *Colletopterum* (собственные данные), а по расположению и характеру утолщений — между собой.

Третью группу составили *Beringiana*, *Kunashiria* и *Arsenievinaia*, выделенные недавно в самостоятельную трибу Brachyanodontini [Богатов, и др., 2002]. При этом представители рода *Kunashiria* по морфологии мягких тканей оказались практически неотличимы от *Arsenievinaia*; по строению папилл на вводном сифоне данные два рода беззубок хорошо отличаются от *Beringiana*.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ТРИБ И РОДОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ БЕЗЗУБОК ПО МЯГКИМ ТКАНЯМ

1 (4). Тело без раковины округлое, с хорошо развитым крылом или гребнем. Жабры резко расширяются к заднему краю тела. Ротовые лопасти широкие. Спинное мантийное (супра-анальное) отверстие открывается много выше заднего мускула-замыкателя и ретрактора, вблизи вершины крыла или гребня. В передней части тела мантия смыкается заметно выше переднего мускула-замыкателя, протрактор отделен от аддуктора. Имеются супраримфальные образования в виде мускульного нароста или мускульного отростка.....триба *Limnoscaphini*

2 (3). Спинной край перед передним аддуктором имеет хорошо выраженный уголок. Супраримфальные образования в виде гребня, развивающегося сзади мускульной площадки под лигаментным синусом и состоящего из супраримфального мускульного нароста, рас-

положенного в полости над роговой пластинкой синуса, и гребневидных отростков мантии, проникающих в полость гребня раковины..... род *Cristaria*

3 (2). Спинной край перед передним аддуктором без уголка. Супраримфальное образование в виде мускульного отростка, развивающегося за мускульной площадкой синуса и проникающего в полость над пластинкой синуса..... род *Sinanodonta*

4 (1). Тело без раковины овально-удлиненное, крыло небольшое. Жабры расширяются в центральной части. Ротовые лопасти узкие. Спинное мантийное (супра-анальное) отверстие расположено над задним ретрактором и мускулом-замыкателем. В передней части тела мантия смыкается против верхнего участка мускула-замыкателя, протрактор обычно примыкает или почти примыкает к переднему аддуктору.

Супраримфальные мантийные образования отсутствуют.

5 (8). Вершина крыла расположена от заднего края тела менее чем на одну треть его длины. Папиллы вводного сифона с утолщениями, как простые, так и разветвленные.....триба *Anodontini*

6 (7). Утолщения перед сифональными папиллами только первого (внутреннего) рядарод *Anemina*
7 (6). Утолщения перед сифональными папиллами первого (внутренне-

го) ряда и в основании самих папилл..... род *Buldowskia*
8 (5). Вершина крыла расположена от заднего края тела более чем на одну треть его длины. Папиллы вводного сифона без утолщений, простые..... триба *Brachyanodontini*
9 (10). Папиллы вводного сифона удлиненно-клиновидные..... род *Kunashiria*, род *Arsenievinaia*
10 (9). Папиллы вводного сифона бочонковидные.....род *Beringiana*

Благодарности

Работа поддержана Biological Sciences Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) и International Program Division of the U.S. National Science Foundation, гранты DEB-9400821, DEB-9505031, DEB-0071655, Theodore W. Pietsch, Principal Investi-

gator, а также Japan Society for the Promotion of Science, грант BSAR-401, Kunio Amaoka, Principal Investigator.

Мы выражаем нашу благодарность Т.А. Ярошенко (БПИ ДВО РАН) за помощь в подготовке рисунков.

Литература

- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия глотидиев наяд (*Bivalvia* Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глотидиев // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: Наука. С. 129-154. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 186).
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 1996. Морфология мягких тканей дальневосточных *Anodontinae* // *Ruthenica*. Т. 6, №1. С. 68.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 2002. История изучения *Anodontinae* и *Pseudanodontinae* российского Дальнего Востока // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 6. С. 102-114.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 2003. О составе и систематическом положении рода *Sinanodonta* (*Bivalvia*, Unionidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 7. С. 85-93.
- Богатов В.В., Саенко Е.М., Старобогатов Я.И. 2002. О систематическом положении рода *Kunashiria* (*Bivalvia*, Unioniformes) // Зоологический журнал. Т. 81, вып. 5. С. 521-528.
- Затравкин М.И. 1983. Unionoidea фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука. Вып. 7. С. 40-44.
- Затравкин М.И., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 153 с.
- Москвичева И.М. 1973. Моллюски подсемейства *Anodontinae* (*Bivalvia*, Unionidae) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 52, Вып. 6. С. 822-834.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М. 2001. К биологии беззубок рода *Cristaria* (*Bivalvia*, Unionidae) // *Ruthenica*. Т. 11, №1. С. 33-36.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. 1996. Морфология мягких тканей Unionidae российского Дальнего Востока // Международное совещание к 100-летию профессора В.И. Жадина. Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна: Тезисы докладов, С.-Пб.: ЗИН РАН. С. 49.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. 1998. Пресноводные двустворчатые моллюски семейств *Margaritiferidae* и *Unionidae* Курильских островов // Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии и экологии: Тезисы докладов. 2-3 октября 1998 г. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 114-115.
- Саенко Е.М., Шедько М.Б. 2000. Некоторые особенности репродуктивного цикла и морфологии глотидиев двух видов Unionidae (*Bivalvia*) из Южного Приморья // Бюлле-

- тель Дальневосточного малакологического общества. Вып. 4. С. 101-102.
- Чернышев А.В. 1998. О родственных связях беззубок рода *Anemina* Haas, 1969 (Bivalvia, Unionidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 2. С. 75-80.
- Bogan A.E. 1992. Anal structures as a new source of anatomical characters in freshwater bivalves (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Abstracts, 11th International Malacological Congress, Siena: Unitas Malacologica. P. 14-16.
- Kat P.W. 1983a. Genetic and morphological divergence among nominal species of North American *Anodonta* (Bivalvia: Unionidae) // Malacologia. V. 23, №2. P. 361-374.
- Kat P.W. 1983b. Morphological divergence, genetics, and speciation among *Lampsilis* (Bivalvia: Unionidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 49. P. 133-145.
- Reid R.G.B. 1965. The structure and function of the stomach in bivalve molluscs // Journal of Zoology (Proceedings of the Zoological Society of London). V. 147. P. 156-184.
- Sayenko E.M., Ohara M. 2001. The minute shell structure of the glochidia of three species of Unionidae (Bivalvia) from the Kuril Islands // Ruthenica. V. 11, №1. P. 47-50.