

Морфогенез ранних стадий *Mytilus trossulus* и *Crenomytilus grayanus* и проблемы таксономии Mytilinae (Bivalvia: Mytilidae)

Г.А. Евсеев, Н.К. Колотухина, В.А. Брыков

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

Изучали стадии и морфоструктуры, формирующиеся в ходе личиночного и ювенильного развития *Mytilus trossulus* и *Crenomytilus grayanus* – объектов промысла и культивирования в Японском море. На основе полученных данных по онтогенетической последовательности стадий и морфоструктур этих таксонов, а также других Mytilidae, выделены 3 типа признаков. Одни из них характеризуют высшие таксономические категории, другие – категории рода или вида. Третий тип признаков указывает на общие механизмы эволюционного развития, имевшие место в истории таксонов разных филогенетических линий. Подобный подход, позволяющий оценивать значимость морфологических признаков в зависимости от их происхождения и роли в онтогенетической биографии таксона, может восполнить пробелы в характеристике подсемейства Mytilinae, решить проблемы морфологической идентификации взрослых, ювенильных и личиночных форм *Mytilus*, а также установить эволюционные механизмы и основные пути развития таксонов Mytilidae.

Early stage morphogenesis of *Mytilus trossulus* and *Crenomytilus grayanus* and problems of taxonomy of Mytilinae (Bivalvia: Mytilidae)

G.A. Evseev, N.K. Kolotukhina, V.A. Brykov

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru*

The ontogenetic stages and formation of morphostructures during the larval-juvenile development of the *Mytilus trossulus* and *Crenomytilus grayanus*, which significant objects of marketing and cultivation in the Sea of Japan have been studied. On the base obtained from sequence of stages and morphostructures, and comparative materials on other taxa of Mytilidae three types of features are available. Of these the first type features are characteristic of higher taxonomic categories in current systems. The second type features are considered as generic and specific ones. The third type of features are developmental ordered morphostructures which point the general evolutionary mechanism has been occurred in taxon life histories of different phylogenetic branches. The approach has been used makes possible a testing of the morphological features according to their origin and role in ontogenetic biography of the taxon. It offers a mean to make up for a deficiency in characteristics of the Mytilinae, identification of the adult, juvenile and larval *Mytilus* and gives an insight into evolutionary mechanisms and developmental ways of the Mytilidae.

Современные митилины, среди которых наиболее известными являются *Mytilus edulis* L., 1758, *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *M. trossulus* Gould, 1850 – это сравнительно распространенная группа, образующая массовые поселения на литорали и в верхней сублиторали холодных и умеренных вод Мирового океана. Материалы по их анатомии, онтогенетическому развитию, географическому и таксономическому положению можно найти во многих руководствах и учебных пособиях [Скарлато, Старобогатов, 1972; Иванов и др., 1985; List, 1902; Pelseneer, 1906; Tanaka, 1979; Ramorino, Campos, 1983; Kurozumi, 2000]. Таксоны этой группы на протяжении уже более 30 лет служат также объектами генетических исследований [МакДональд и др., 1990; Tracey et al., 1975; Koehn et al., 1984; Edwards, Skibinski, 1987; Karakousis, Skibinski, 1992; Inoue et al., 1995; Smietanka et al., 2004]. Вместе с тем полученные результаты как по структуре популяций этой группы, их генетическим связям и путям расселения, так и анатомии, морфологии и филогении таксонов не дают ответа, имеем ли мы дело с морфологическими видами-двойниками, неустановившимися популяциями или локальными субпопуляциями, кото-

рым присущи свои «видовые формы» и свои механизмы морфологического развития. В ходе этих работ не выяснено, являются ли локальные популяции итогом дивергенции одного из рассматриваемых видов, или у каждой из них существует своя предковая форма. Также не установлено, насколько велики различия между митилинами и таксонами подсемейств Mytilidae, обнаруженные методами аллозимной генетики, анализом молекулярных последовательностей ДНК [Distel et al., 2000] или обычной типологической конхоморфологией взрослых особей. Ответы на эти и подобные вопросы могли бы способствовать как совершенствованию таксономической системы Bivalvia в целом, так и более широкому использованию видового и генетического разнообразия Mytilidae в марикультуре.

Наша работа посвящена личиночно-ювенильному морфогенезу двух распространенных видов Mytilinae – *M. trossulus* и *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) (Mytilinae), являющихся объектами промысла и марикультуры в Японском море. Ее цель – показать важность и значение ранних стадий онтогенеза для идентификации и выяснения таксономических взаимоотношений этих и других видов подсемейства.

Материал и методы

В качестве материала были использованы планктонные и бентосные пробы личиночных, ювенильных и взрослых митилид, встречающихся в заливах и бухтах Японского моря, а также на коллекторах установок для выращивания мидий. Часть сравнительного материала по ювенильным и взрослым формам собрана в Желтом и

Южно-Китайском морях. В Японском море планктонные пробы отбирали в 1999–2003 гг. с помощью сети Джеди, бентосные – небольшой ручной драгой. Бентосные пробы из Желтого моря (район Циндао) добыты с помощью промысловой драги в 1989 г. Пробы из Южно-Китайского моря собраны водолазным методом в ходе экспеди-

ционных работ на НИС ДВО АН СССР «Профессор Богоров» в 1988 г.

В лабораторных условиях пробы личиночного планктона разбирали под биноклем. Ювенильные формы получали, промывая пробы грунта через набор почвенных сит с минимальным диаметром ячеек 250 мкм. Для

изучения под световым и сканирующим электронным микроскопами личиночные и ювенильные раковины очищали от периостракума и мягких тканей в 5%-ном растворе гипохлорита натрия, промывали в дистиллированной воде, а затем помещали в глицерин или обезвоживали в этаноле перед напылением.

Результаты

***Mytilus trossulus*.** Таксономически идентифицируемое развитие начинается с личиночной стадии продиссоконх II (PD-II) при длине его раковины 270–290 мкм (рис. 1А). Наиболее важными особенностями этой стадии являются общие очертания раковины и зубной площадки провинкулюма, провинкулярные морфоструктуры, к которым относятся передние, центральные и задние зубы, а также первичная ямка внутреннего лигамента.

Форма личиночной раковины, как и у большинства митилид, яйцевидная, с низкой и симметричной макушкой, плавно-заостренным передним краем и плавно-округленным задним. Провинкулярная площадка высотой около 5–8 мкм несет до 18–20 низких центральных зубов прямоугольной формы, 9–10 более высоких и широких передних и 8–9 таких же по высоте и форме задних. Под площадкой находится хорошо выраженная ямка первичного лигамента.

При длине раковины 360–380 мкм (рис. 1В) высота макушки заметно увеличивается, передний край раковины приобретает плавно-закругленные очертания, а задне-вентральный начинает вытягиваться в длину. Высота центральных зубов увеличивается до 10–12 мкм. Длина замочной пло-

щадки провинкулюма, как и форма его передних и задних зубов, остаются неизменными. Однако число этих зубов сокращается до 5–7.

Раковина длиной 400–500 мкм (рис. 1С) имеет овальные очертания и симметричную макушку почти треугольной формы. Высота ее зубной площадки, особенно в ее задней части, увеличивается до 18–20 мкм. Лигamentная ямка, ограниченная краевыми валиками, расширяется в основном вентрально, приобретая трапециевидную форму. На передне- и задне-дорсальных краях раковины формируются по 2 латеральных зуба. Их интердентальное расстояние примерно одинаковое и составляет около 35–40 мкм. Первый из задних зубов, длиной 30–40 мкм, расположен на расстоянии 130–140 мкм от лигаментной ямки, второй – на 190–200 мкм. Оба зуба наклонены назад. Угол их наклона по отношению к ювенильным зубам постпровинкулюма составляет около 120°. Из передних зубов первый формируется на таком же удалении от ямки, как и первый задний. Позади постпровинкулярных зубов начинает формироваться нимфа вторичного (наружного) лигамента.

При длине раковины 600–700 мкм (рис. 1D) ее форма овально-удлиненная, с треугольной макушкой, занимаю-

щей терминальное положение. Позади лигаментной ямки находятся полуредуцированные остатки 4–5 ювенильных зубов. Передние и центральные зубы постпровинкулюма отсутствуют. На передне-дорсальном крае раковины 3 латеральных зуба, варьирующие по форме, размерам и расположению относительно друг друга. На задне-дорсальном крае также 3 зуба. Однако, по сравнению с передними, они более узкие, а по отношению к постпровинкулярным зубам расположены под углом, возрастающим дистально. Так, первый зуб, отстоящий от лигаментной ямки на 140 мкм, имеет угол наклона 104–106°, второй – 110–112°, а третий, расстояние от которого до лигаментной ямки составляет 270 мкм, – 118–120°. Длина зубов по мере удаления их от лигаментной ямки уменьшается от 50–60 до 20–30 мкм. Длина наружного лигамента достигает 120–150 мкм.

Раковина длиной 900–1100 мкм (рис. 1Е) овально-удлиненная, отличающаяся от предшествующей лишь более выраженным углом задне-дорсального края. Позади лигаментной ямки продолжают сохраняться остатки 4–5 ювенильных зубов. Однако передне-дорсальный край раковины, несущий 3–4 латеральных зуба, впереди макушки начинает расширяться. На задне-дорсальном крае – 3–4 латеральных зуба, у которых длина уменьшается дистально от 80–100 до 30–40 мкм, а угол наклона увеличивается от 125° у первого зуба до 140° у последнего, расположенного в 500–530 мкм от лигаментной ямки.

При длине раковины 1500–1700 мкм (рис. 1F) ее форма овально-удлиненная. Расширяющийся передне-дорсальный край раковины нарастает на переднюю

и центральную части постпровинкулюма, закрывая также и основание макушки. Ямка первичного лигамента и задние ювенильные зубы почти полностью редуцированы. Задне-латеральные зубы трансформируются в более узкие, заметно вытянутые валики. Длина первого из них около 200 мкм, а последнего, расстояние от которого до основания макушки составляет 650–700 мкм – около 100 мкм. Первый зуб наклонен примерно на 135°, последний – на 140°. Число передне-латеральных зубов увеличивается до 4. На раковинах длиной более 1500–1700 мкм из структур ювенильного морфогенеза можно обнаружить нимфу вторичного лигамента и 3–4 передних латеральных зуба.

Crenomytilus grayanus. Форма раковины длиной 260–290 мкм (стадия PD-II) яйцевидная, со слабо вытянутым задне-вентральным краем и заостренным передним (рис. 2А). Макушка широкая и невысокая, с почти симметричными склонами. На провинкулюме, высота которого в центральной части составляет 7–8 мкм, находятся 21–23 центральных зуба, 8–9 передних и 7–8 задних. Широкая сегментообразная ямка первичного лигамента расположена кзади от центра провинкулюма. Вентральный край ее стенки прямой или немного скошен спереди.

При длине раковины 400–500 мкм (рис. 2В) ее форма удлиненно-овальная, с плавно-округленным передним краем, широким задним, вытянутым задне-вентрально, и почти прямым вентральным. На постпровинкулярной зубной площадке 8–9 зубов переднего ряда и примерно такое же число заднего. Зубы центральной площадки удлиненные, лигаментная ямка широкая.

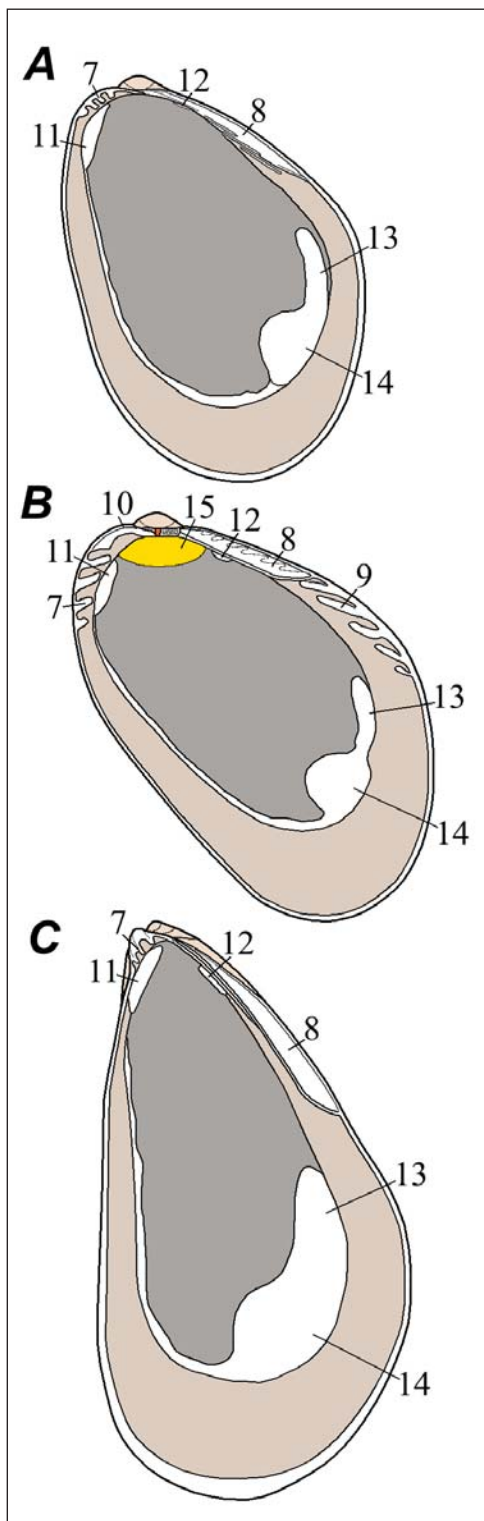
Для овально-вытянутой раковины длиной 500–700 мкм (рис. 2С) характерен заметный выступ задне-дорсального края. Симметричная макушка заострена. Постпровинкулюм, достигающий в высоту 18–20 мкм, несет 5–6 ювенильных зубов центрального ряда и полуредуцированные остатки провинкулярных, отделенные от ювенильных зубов краевым валиком предшествующей стадии. При этом длина центральных зубов почти такая же, как передних, а число передних и задних зубов обычно составляет 8–9. На задне-дорсальном и переднем краях раковины появляются по 2 каплевидных, сравнительно коротких латеральных зуба. Из них первый зуб задне-дорсального поля, достигающий в длину 35–45 мкм, расположен в 220–240 мкм от лигаментной ямки. Второй зуб, длина которого составляет 60–70 мкм, находится в 310–330 мкм от ямки. Расстояние между этими зубами около 50 мкм. Однако угол их наклона по отношению к ювенильным зубам постпровинкулюма почти одинаков и составляет около 110° .

При длине раковины 850–1000 мкм (рис. 2D) ее форма также овально-вытянутая, с выраженным задне-дорсальным выступом. На высокой зубной площадке – зарастающая ямка первичного лигамента и трансформированные ювенильные зубы, длина которых в передней и центральной частях площадки составляет около 20–25 мкм, а в задней – до 35–40 мкм. Суммарное число передних и центральных зубов обычно не превышает 13–15, задних – 7–9. На переднем и задне-дорсальном краях – по 3–4 латеральных зуба длиной до 70–80 мкм и интердентальным расстоянием около 40–50 мкм. Первый

из задне-латеральных зубов расположен на удалении 200–230 мкм от лигаментной ямки, последний – 400–450 мкм. Угол наклона у всех зубов один и тот же – около 110° . На задне-дорсальном крае позади постпровинкулюма начинается формироваться нимфа вторичного лигамента. Длина ее на этой стадии не превышает 180–200 мкм.

Форма раковины длиной 1100–1400 мкм (рис. 2E) почти не отличается от предыдущей. На ее постпровинкулюме сохраняются ювенильные зубы, число которых впереди полуредуцированной лигаментной ямки обычно не превышает 10–12, а позади ямки – 7–8. Длина передних и центральных зубов около 20–25 мкм, задних – до 40 мкм. На задне-дорсальном и переднем краях раковины по 4–5 латеральных зубов. Первый зуб задне-дорсального края длиной около 60 мкм расположен на расстоянии 270–290 мкм от лигаментной ямки, второй – на 360–380 мкм, а третий – на 440–460 мкм. По расстоянию от ямки первый зуб этой стадии, очевидно, соответствует второму зубу предшествующей стадии, а ее первый зуб находится под слоями нимфы вторичного лигамента в 200–230 мкм от лигаментной ямки. Следовательно, пятый и шестой зубы, удаленные от лигаментной ямки на расстояние 560–580 и 650–670 мкм соответственно, являются онтогенетически новыми образованиями рассматриваемой стадии.

Раковина длиной 1500–1800 мкм (рис. 2F) овально-удлиненная, не отличающаяся по очертаниям от предшествующей стадии, с такой же симметричной макушкой тригональной формы. Ее зубная площадка несет полуредуцированные ювенильные зубы и зарастающую



или уже заросшую ямку первичного лигамента. На переднем крае раковины обычно 4 сравнительно изометричных латеральных зуба, а между первым зубом этого поля и макушкой начинает формироваться расширение переднего края. На задне-дорсальном крае 5–6 латеральных зубов. Первый зуб заднего поля, расположенный в 450–470 мкм от лигаментной ямки, соответствует четвертому зубу онтогенетического зубного ряда. Последние два зуба этого поля, отстоящие от ямки на 790–810 и 870–890 мкм, являются новообразованиями и занимают седьмое и восьмое место в их онтогенетическом ряду.

Общая форма раковины длиной 2500–3000 мкм (рис. 3В) овальная, расширяющаяся кзади. Передняя и центральная части постпровинкулюма, а также основание передней части макушки закрыты расширением передне-дорсального края раковины. В отличие от раковины *M. trossulus* такой же длины (рис. 3А), постпровинкулюм *C. grayanus* позади отворота несет полужаросшую ямку первичного лигамента и 3–5 ювенильных зубов. На переднем крае раковины обычно 3–4 латераль-

Рис. 3. Морфоструктуры ювенильной раковины *Mytilus trossulus* (А) и ювенильной и взрослой раковин *Crenomytilus grayanus* (В, С): 11 – передний аддуктор; 12 – передний педально-биссусный ретрактор; 13 – задний ретрактор; 14 – задний аддуктор; 15, непидоконх. Остальные обозначения как на рис. 1. Длина раковины: А, В – 2.5 мм; С – 15 мм.

Fig. 3. Shell morphostructures of the juvenile *Mytilus trossulus* (А) and juvenile and adult *Crenomytilus grayanus* (В, С): 11 – anterior adductor; 12 – anterior pedal-byssal retractor; 13 – posterior retractor; 14 – posterior adductor; 15 – nepioconch. Other numerals are the same as given in Fig. 1. Shell length: А, В – 2.5 mm; С – 15 mm.

ных зуба, на заднем – 4–5 каплевидных зубов, из которых у первого, наиболее крупного, длина достигает 100–130 мкм. Остальные зубы задне-дорсального края закрыты слоями нимфы вторичного лигамента. Суммарное число закрытых и функционирующих зубов достигает 12–14, а расстояние от первого зуба этой стадии до лигаментной ямки составляет 1650–1700 мкм. У раковин длиной более 5–7 мм (рис. 3С) задние латеральные зубы отсутствуют, а число передних, среди которых первый зуб наиболее крупный, обычно не превышает 3–4. Количество дефинитивных задне-латеральных зубов *C. grayanus* достигает 23–25.

Таким образом, для онтогенетического развития *M. trossulus* и *C. grayanus* характерны следующие особенности: (а) морфогенез начинается с пелагической личинки, раковина которой имеет округленно-овальную форму с заострен-

ным передним краем и расширенным задним, низкую и почти симметричную макушку, провинкулюм, несущий передние, центральные и задние зубы и ямку первичного лигамента; (б) в ходе послеличиночного развития раковина удлиняется постеро-вентрально, высота макушки и размеры ямки увеличиваются, провинкулярные зубы трансформируются в удлиненные ювенильные, на переднем и заднем краях раковины формируются латеральные зубы; (в) морфогенез завершается изменением общей формы раковины от округленной к овально-удлиненной, ее терминальная макушка частично закрывается расширением передне-дорсального края, происходит редукция ямки первичного лигамента и формируется вторичный лигамент, редуцируются ювенильные зубы постпровинкулюма и задне-латеральные диссоконха.

Обсуждение

В основу таксономических классификаций современных Mytilidae, как и двустворчатых моллюсков в целом, положены дефинитивные признаки взрослых особей [Скарлато, 1981; Soot-Ryen, 1955, 1969; Habe, 1977; Coan et al., 2000]. Наиболее важными из них являются: (а) общая форма раковины, изменяющаяся от округленной и удлиненно-овальной до тригональной; (б) субтерминальное или терминальное расположение макушки; (в) зубчатость в виде складок, выростов или мелкой исчерченности под макушкой, а также на переднем, вентральном и заднем краях раковины; (г) форма и конфигурация мускульных отпечатков на внутренней стороне раковины; (д) особен-

ности периостракума и прикрепленных к нему щетинок; (е) скульптура из комаргинальных или радиальных ребер. По этим признакам в морях Западной Пацифики число видов подсемейства Mytilinae достигает 12–15, а семейство, помимо Mytilinae, состоит из 3 или 4 подсемейств [Kuroda et al., 1971; Habe, 1981; Wang, 1997].

Что же касается личиночных форм, то в таксономических классификациях их обычно не используют [Bernard, 1898; Lutz et al., 1982; Cragg, 1996]. Одна из причин этого – отсутствие общих признаков, присущих и личиночным, и взрослым формам. В связи с этим в практике, например, маркировки сосуществуют две полуообо-

собленные классификации – идентификационная, в основу которой положены неранжированные (отличительные) признаки личиночных форм [Куликова, Колотухина, 1989; Rees, 1950; Chanley, Andrews, 1971], и обычная иерархическая, базирующаяся на дефинитивных признаках [Скарлато, Старобогатов, 1972; Скарлато, 1981]. Морфологические особенности ювенильных стадий, если иногда и находят применение в таксономических конструкциях взрослых форм, то также в качестве признаков, дополняющих идентификационную характеристику таксона, в отличие от признаков таксономических, определяющих его место и взаимоотношения с другими таксонами классификационной системы.

Наши материалы по морфогенезу ранних стадий *M. trossulus* и *C. grayanus* и данные предшествующих исследований других видов Mytilidae могли бы дополнить общее количество признаков подсемейства и на их основе дать более детальные характеристики его таксонам. Однако прежде необходимо выяснить, какие из морфоструктур личиночной и ювенильной стадий и для каких иерархических категорий существующей системы Mytilidae могут быть использованы в качестве таксономических признаков.

Морфоструктуры личиночной стадии. Готовые к метаморфозу личинки, помимо общих черт, несут и отличительные, среди которых наиболее важными могут быть: (1) форма их раковины, определяемая соотношением ее высоты и длины; (2) ширина, высота и форма макушки; (3) конфигурация «плеч», или сочленений передне-дорсального и задне-дорсального края с

провинкулюмом; (4) характер заостренности переднего края; (5) особенности очертаний передне-вентрального и вентрального края; (6) степень выпуклости задне-вентрального и заднего края; (7) форма, размеры и топология ямки первичного лигамента; (8) количество и соотношение зубов провинкулюма; (9) пигментация центральной и краевой части раковины; (10) форма и размеры сенсорного органа, или «глазка» [Куликова, Колотухина, 1989; Семенихина, Колотухина, 2001; Rees, 1950; Chanley, Andrews, 1971; Redfearn et al., 1986].

Сравнение по этим признакам личиночных стадий *M. trossulus* и *C. grayanus* показывает, что для раковин первого вида (рис. 1А) характерны яйцевидные очертания; низкая, слабо заостренная и симметрично скошенная макушка, передний край которой расположен над 6–7 зубом провинкулюма (рис. 4С) и почти прямые плечи, образованные сравнительно выпуклыми передне- и задне-дорсальными краями. Наиболее выступающая часть переднего слабо заостренного края расположена вблизи продольно-медианной линии. Передне-вентральный край раковины немного скошен, задне-вентральный правильно округленный, плавно переходящий в задний. Ямка внутреннего лигамента небольшая, линзовидная, а ее передний край расположен под центром макушки. Передний и задний зубные ряды провинкулюма состоят из 8–10 зубов, в центральном их насчитывается до 20. Задний ряд немного короче переднего. Продиссоконх II на препаратах световой микроскопии имеет желтоватый оттенок, а «глазок» мелкий, точечный, темный.

Раковина личинки *C. grayanus* (рис. 2А), в отличие от *M. trossulus*,

овально-вытянутая, с заметным задне-вентральным выступом. Макушка незаостренная, умеренно-высокая и более широкая, а ее передний край находится над 4–5 зубом провинкулюма (рис. 4D). Плечи обычно немного опущены. Наиболее заостренная часть переднего края расположена выше продольно-медианной линии. В переднем и заднем зубных рядах провинкулюма по 7–8 зубов, в центральном – 21–23 зуба. Продиссоконх II серого или желтовато-серого оттенка.

Личиночная раковина *M. galloprovincialis* (рис. 4A, B) – распространенного вида восточной и южной частей Японского и Желтого морей – по общей форме близка к раковине *M. trossulus*, но заметно отличается от нее по высоте, а также по более уплощенной макушке, расположению и выраженности ямки первичного лигамента. Краевые участки PD-II этого вида, особенно вентральный, имеют характерный оранжеватый оттенок.

Отличительные признаки личиночной и ранней послеличиночной раковин *M. coruscus* (Gould, 1861) (рис. 4E) – умеренно-высокая и очень широкая макушка, передний край которой расположен над 1–2 зубом провинкулюма. Наиболее выступающая часть переднего заостренного края находится выше продольно-медианной линии [Семенихина, Колотухина, 2001; Такака, 1979]. Число передних и задних зубов провинкулюма обычно не более 5–6, а PD-II светло-серого оттенка.

У личиночной раковины *M. edulis* [Fuller, Lutz, 1989] форма близка к округленной, плечи, в отличие от *M. trossulus*, скошены. Макушка низкая и уплощенная, ее передний край находится над 3–4 зубом провинкулюма.

Лигаментная ямка по форме и расположению подобна *M. trossulus*. Заостренность переднего края раковины слабо выражена, его наиболее выступающая часть расположена вблизи продольно-медианной линии. Передне-вентральный край слабо скошен. Задняя часть вентрального края образует небольшой выступ. Зубная площадка провинкулюма низкая, с 5–6 передними и задними зубами, число центральных зубов достигает 15–17.

Подобные морфологические особенности, касающиеся в первую очередь общего очертания личиночной раковины, ее макушки, количества сравнительно однообразных зубов провинкулюма и топологии ямки первичного лигамента, являются отличительными признаками личинок и других таксонов подсемейства, среди которых *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790) [Захваткина, 1972], *Choromytilus chorus* Molina, 1782 и *Mytilus chilensis* Hupe, 1854 [Ramorino, Campos, 1983], *Ischadium recurvum* (Rafinesque, 1820) [Fuller, Lutz, 1989], *M. californianus* Conrad, 1837 [Martel et al., 2000] и *Perna viridis* (L., 1758) [Hanyu et al., 2001]. Исключением могут быть личинки *Septifer keenae* Nomura, 1936. На препаратах оптической микроскопии [Евсеев и др., 2004] их раковина, в отличие от остальных таксонов подсемейства, состоит из одной стадии – D-образного продиссоконха I (PD-I).

Морфоструктуры ювенильной стадии. Послеличиночная раковина *M. trossulus* – диссоконх – отличается от предшествующей (PD-II) радиально-прерывистой микроструктурой и бледно-фиолетовой окраской и обычно отделена от PD-II более или менее выра-

женной границей, хорошо заметной на наружной стороне створки (рис. 5А). Вместе с тем у *C. grayanus* (рис. 5В) послеличиночное развитие начинается с непигментированного и полупро-

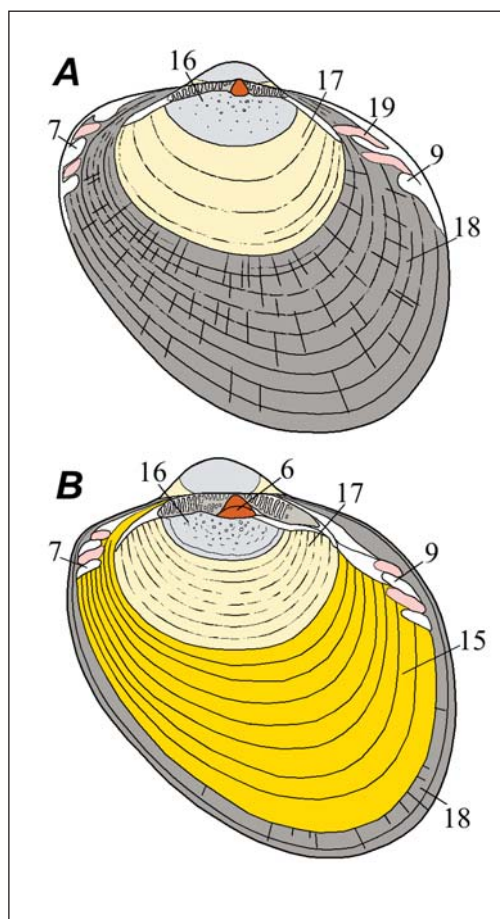


Рис. 5. Морфоструктуры световой микроскопии *Mytilus trossulus* (А) и *Crenomytilus grayanus* (В): 16 – продиссоконх I; 17 – продиссоконх II; 18 – диссоконх; 19 – интердентальные ямки. Остальные обозначения как на рис. 1, 2. Длина раковины: А – 495 мкм; В – 650 мкм.

Fig. 5. Optical microscopy morphostructures of *Mytilus trossulus* (А) and *Crenomytilus grayanus* (В): 16, prodissoconch I; 17 – prodissoconch II; 18 – dissoconch; 19 – interdigital pits. Other numerals are the same as given in Figs. 1 and 2. Shell length: А – 495 μm ; В – 650 μm .

зрачного непигментированного – раковины, несущий на наружной поверхности тонкие регулярные желобки комаргинального расположения. Диссоконх *C. grayanus*, не отличающийся по окраске и микроструктуре от аналогичного образования *M. trossulus*, формируется онтогенетически позже, при длине раковины, превышающей 550–600 мкм. Остальные таксоны подсемейства могут быть разделены на две группы. Развитие по типу *C. grayanus* характерно для *P. viridis*, *I. recurvum*, *M. lineatus* и *S. keenae* (рис. 6Е), во вторую группу, помимо *M. trossulus*, входят *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. coruscus*, *M. chilensis*, *C. chorus* и, возможно, *M. californianus* [Tanaka, 1979; Ramorino, Campos, 1983; Fuller, Lutz, 1988; Martel et al., 1999; Evseev et al., 2005].

Задние латеральные зубы *M. trossulus* и *C. grayanus* формируются одновременно с передними, но у первого вида они появляются при длине раковины 400 мкм, у второго – около 600 мкм, т.е. в обоих случаях на стадии диссоконха. Задние зубы *M. trossulus* сравнительно узкие, гребнеподобные, достигающие в длину 200 мкм. В ходе развития угол их наклона по отношению к постпроvincулярным зубам изменяется от 104 до 140°, а при длине раковины, превышающей 1500 мкм, когда общее число уже сформированных зубов приближается к 5–7, образование новых зубов прекращается. У *C. grayanus* задне-латеральные зубы каплевидные и сравнительно широкие, длиной не более 100–130 мкм. Угол их наклона в ходе развития не изменяется, составляя около 110°. Формирование новых зубов прекращается, когда их общее число достигает 23–25, а длина раковины превышает

2500–3000 мкм. Снаружи ювенильные раковины этого вида плотно покрыты тонкими длинными щетинками, отличающимися по расположению и форме оснований от щетинок *Modiolus modiolus* L., 1758 [Скарлато, 1960]. Щетинки на ювенильных раковинах *M. trossulus*, как и *M. edulis* [Dixon et al., 1995], очень редкие, короткие и встречаются только в задне-центральной части.

Передние и задние латеральные зубы *M. galloprovincialis* [Le Pennec, Masson, 1976] и *M. edulis* [Fuller, Lutz, 1989], очевидно, не отличаются от подобных морфоструктур *M. trossulus*. Задне-латеральные зубы *M. coruscus* по длине и углу наклона (рис. 4F, G) похожи на зубы *C. grayanus*. Они появляются при длине раковины около 400 мкм, а их образование прекращается, когда длина раковины достигает 2400–3200 мкм. Вместе с тем их общее число в онтогенезе не превышает 9–10 [Yoshida, 1953]. Латеральные зубы *M. chilensis*, *C. chorus* и *M. californianus* также дизодонтного типа, но детали их морфогенеза малоизвестны, а видовые особенности недостаточно изучены.

Из других таксонов подсемейства особого внимания заслуживает *I. recurvum*. Передне-дорсальный край его раковины несет 1–2 вторично-латеральных зуба дизодонтного типа, формирующихся на стадии диссоконха, когда его длина достигает, вероятно, 1800–2000 мкм [Fuller, Lutz, 1989]. На задне-дорсальном крае раковины сравнительно широким передним зубам соответствуют 1–2 узких гребневидных валика с углом наклона 125–128° и длиной 500–600 мкм. Эти латеральные зубы по топологии, форме и углу наклона могут быть гомологичны лишь

зубам *M. trossulus*, *M. edulis* и других морфологически близких им таксонов. Однако по высоте постпровинкулюма, форме, расположению и размерам ямки первичного лигамента, а также трансформационным изменениям постпровинкулярных зубов в ходе ювенильного развития *I. recurvum* ближе к таксонам модиолоидного ряда [Ozawa, Sekiguchi, 2002]. Помимо этого, у *I. recurvum* передний аддуктор отсутствует [Скарлато, Старобогатов, 1979].

Что же касается онтогенетического развития *P. viridis*, *M. lineatus* и *S. keenae*, то зубы, подобные *M. trossulus* или *C. grayanus*, у них не обнаружены [Евсеев и др., 2004; Siddall, 1980; Hanyu et al., 2001; Evseev et al., 2005]. Вместо зубов дизодонтного типа задне-дорсальный край их раковины несет первично-латеральные зубы непио-конха и вторично-латеральные диссоконха (рис. 6D, F), а морфогенез постпровинкулюма *M. lineatus* и *S. keenae* завершается к тому же формированием кардинальных зубов, которые у остальных Mytilinae не известны.

Личиночно-ювенильные признаки и таксономические системы Mytilidae. Таким образом, и личиночным, и ювенильным стадиям Mytilinae присущи черты, которые, как и у взрослых форм, могут рассматриваться в качестве признаков, характеризующих высшие и низшие подразделения системы. Если морфологические особенности готовой к оседанию личинки (педивелигера) рассматривать с этих позиций, то к наиболее важным признакам низкого ранга относятся: (а) общая форма раковины, определяемая конфигурацией ее передне- и задне-дорсального краев, заостренностью переднего

края и расположением ее по отношению к продольно-медианной линии, степени скошенности передне-вентрального края, очертанием задне-вентрального и заднего краев; (б) размерные характеристики PD-I и PD-II; (в) форма макушки и расположение ее переднего края по отношению к провинкулярным зубам переднего ряда; (г) цветовые оттенки центральной или краевой части PD-II; (д) возможно, размеры сенсорного органа («глазка»). Вместе с тем, несмотря на ряд отличительных черт, личинки обычно имеют один и тот же план строения, образованный PD-I и/или PD-II, провинкулюмом, тремя типами провинкулярных зубов и ямкой первичного лигамента. Следовательно, в таксономическом отношении детали общего плана и их конфигурация могут рассматриваться как признаки, характеризующие высшие подразделения системы [Starobogatov, 1992], в отличие от очертаний и размеров раковины и ее макушки, длины провинкулюма, соотношения числа провинкулярных зубов и других признаков, обычно используемых в практике марикультуры для идентификации видов.

Морфогенез послеличиночной раковины *M. trossulus* и остальных видов этого рода, а также *C. chorus* [Ramorino, Campos, 1983], начинается с формирования диссоконха и его зубов. Однако стадии диссоконха у *C. grayanus* предшествует непиоконх. Если по этому признаку сопоставить онтогенетические паттерны других таксонов Mytilidae, то непиоконх встречается у большинства из них, но имеет морфологические и структурные различия. У одних таксонов (рис. 6Е) его наружная поверхность несет комаргинальные валики,

у других (Crenellinae) – тонкие ребра радиального расположения, у третьих (рис. 6А–С) его развитие сопровождается формированием первично-латеральных зубов. Непиоконх остальных таксонов (*Ischadium*, *Geukensia* и *Xenostrobus*) такой же, как у *C. grayanus*, т.е. без радиальных ребер и латеральных зубов. Подобные морфологические и морфоструктурные различия, с которыми связаны изменения последовательности ранних стадий онтогенеза, характерны для таксонов разного происхождения и обычно указывают на механизм эволюционного развития или смену эволюционного модуса [Евсеев и др., 2004; De Beer, 1958; Evseev et al., 2004]. В данном случае непиоконх *C. grayanus* может свидетельствовать о модиолюидном происхождении таксона и его вероятном родстве с *I. recurvum*.

Ювенильное развитие диссоконха *M. trossulus* и *C. grayanus* начинается с одновременного формирования задних и передних латеральных зубов. У *M. trossulus*, как и *M. edulis* и *M. coruscus*, первый из задних появляется на расстоянии 130–150 мкм от ямки внутреннего лигамента. У *C. grayanus* расстояние между этим зубом и ямкой составляет 200–220 мкм, а у *I. recurvum* – около 500 мкм. По форме, размерным характеристикам и углу наклона зубы *M. trossulus* и *C. grayanus*, а также, вероятно, *I. recurvum* [Fuller, Lutz, 1989], гомологичны зубам ювенильного диссоконха других таксонов Mytilinae [Soot-Ryen, 1969], но заметно отличаются от зубов *Perna* [Siddall, 1980] и *Septifer* (табл. 1). У последних, как и у *Modiolus* (рис. 6В, С), ранние стадии диссоконха несут первично-латеральные зубы непиоконхо-

Таблица 1

Отличительные особенности личиночной, ювенильной и взрослой раковин Mytilinae и Modiolinae в двух таксономических системах Mytilidae [Soot-Ryen, 1969* и Скарлато, Старобогатов, 1979**]

The distinctive features of larval, juvenile and adult shells of Mytilinae and Modiolinae in two taxonomic systems of Mytilidae: by Soot-Ryen [1969]* and Scarlato and Starobogatov [1979]**

Стадии	Таксоны			
	Mytilinae* Mytilinae** <i>Mytilus edulis</i>	Mytilinae* Perninae** <i>Ischadium recurvum</i>	Mytilinae* Perninae** <i>Perna viridis</i>	Mytilinae* Septiferinae** <i>Septifer keenae</i>
PD-I	Длина 95–110 мкм, число зубов – около 20	Длина 95–110 мкм, число зубов – около 20	Длина 75–105 мкм, зубы отсутствуют(?)	Длина 170–200 мкм, число зубов – 25–30
PD-II	Длина 280–300 мкм, число зубов – 28–30, ямка лигамента задняя, умеренно-широкая	Длина 240–260 мкм, число зубов – 22–24, ямка лигамента почти центральная, широкая	Длина 220–240 мкм, число зубов – 20–22, ямка лигамента почти центральная, узкая	Длина 260–300 мкм, число зубов – 20–24, ямка лигамента центральная, широкая
N	Стадия отсутствует	Длина 500–680 мкм, первично-латеральных зубов нет	Длина 500–700 мкм, 5–8 первично-латеральных зубов	Длина 600–800 мкм, 8–10 первично-латеральных зубов
D-I	Длина 1500–1700 мкм, передние и задние дизодонтные зубы, угол наклона задних 138–140°	Длина 2000–2500 мкм, передние и задние дизодонтные(?) зубы, угол наклона задних 125–128°, радиальная скульптура	Длина 2500–2700 мкм, передние и задние вторично-латеральные зубы, угол наклона задних 95–100°	Длина 2000–2200 мкм, 2–3 первично-латеральных зуба, на заднем поле слой вторичного перистостракума с короткими щетинками
D-II	Длина более 1700 мкм, 3–5 передних дизодонтных зубов, соединительный слой резилиума пористый	Длина более 2500 мкм, 2–3 передних дизодонтных(?) зуба, передний аддуктор отсутствует, слой резилиума пористый(?)	Длина более 2700 мкм, 1–2 передних вторично-латеральных зуба, передний аддуктор отсутствует, слой резилиума пористый	Длина более 2200 мкм, латеральных зубов нет, на заднем поле короткие щетинки с широким основанием, слой резилиума плотный

Примечание. PD-I, PD-II – стадии продиссоконха I и II; N – стадия неплюконха; D-I, D-II – ювенильная и взрослая стадии диссоконха.

вого происхождения, формирующиеся только на задне-дорсальном крае раковины, и вторично-латеральные зубы собственно диссоконха, которые появляются, как и дизодонтные зубы *M. trossulus* или *C. grayanus*, одновременно на задне- и передне-дорсальном краях раковины [Evseev et al., 2005]. Однако у взрослых *Septifer* задние вторично-латеральные зубы диссоконха, в отличие от *M. trossulus* и *C. grayanus*, не подвержены редукции и обычно сохраняют свою первоначальную форму. Следовательно, таксономический ранг морфоструктур ювенильной стадии диссоконха колеблется также в широком диапазоне. К признакам вида или рода могут быть отнесены: (а) особенности задних латеральных зубов дизодонтного типа (форма, длина, общее число, возможно, угол наклона); (б) структурно-скульптурные особенности диссоконха (радиальная исчерченность, скульптура или цветные полосы, цветовые оттенки периостракума и характер его щетинок, пигментация раковинных слоев); (в) форма, топология и конфигурация аддукторных и ретракторных отпечатков; (г) иногда – пористость органокарбонатного слоя, соединяющего резилиум вторичного лигамента с раковиной диссоконха. Вместе с тем к признакам вида или рода таксонов Mytilinae едва ли могут быть отнесены первично- и вторично-латеральные зубы, характерные для *Perna*, *Modiolus*, *Septifer* и других таксонов Mytilidae.

Из вышеприведенных материалов и данных табл. 1 также следует, что личиночно-ювенильные морфоструктуры и их особенности не только дополняют общий список таксономических признаков семейства, но и могут изменить

наши представления о структуре иерархических категорий ныне существующих таксономических систем. В первую очередь это относится к «естественно-исторической» системе Сут-Райена [Soot-Ryen, 1969] и ее распространенным аналогам [Kuroda et al., 1971; Habe, 1977, 1981; Wang, 1997; и др.], используемым не только для сравнительно-морфологического анализа, но и для оценки филогенетических конструкций на основе молекулярных последовательностей ДНК [Distel, 2000; Distel et al., 2000; Steiner, Hammer, 2000]. Из состава ее подсемейства Mytilinae, как полагали также Скарлато и Старобогатов [1979], но основываясь на признаках взрослых форм, могут быть исключены таксоны *Brachidontes*, *Hormomya*, *Limnoperna*, *Mytilaster*, *Perna*, *Septifer* и некоторые другие. Оставшиеся таксоны подсемейства, представленные видами *Mytilus*, *Choromytilus*, *Crenomytilus* и *Ischadium*, несущие латеральные зубы дизодонтного типа, очевидно, образуют одну филогенетическую линию, начинающуюся от предковых форм модиолоидного происхождения [Evseev et al., 2005].

Таксономическая система митилид Скарлато-Старобогатова [1979] более детальна [Kafanov, Drozdov, 1998], по сравнению с системой Сут-Райена [Soot-Ryen, 1969]. В ее составе 4 семейства и 13 подсемейств, но характеристики ряда подсемейств, включая Mytilinae, отсутствуют. Возможно, из-за этой незавершенности она не получила такого широкого признания, как система Сут-Райена. Вместе с тем ее авторы, дополнив существовавшие подсемейства новыми (Arcuatulinae, Trychomyinae, Brachidontinae, Perninae,

Botulinae, Adulinae, Limnoperinae и Septiferinae), указали и таксоны, которые по их представлениям характеризуют каждое из этих подразделений. Это дает возможность оценить с помощью признаков ранних стадий (табл. 2) как таксономическую структуру Mytilinae и новых подсемейств системы Скарлато-Старобогатова, так и возможные механизмы эволюционного развития Mytilidae.

Подсемейства, указанные в табл. 2, по отношению к Mytilinae и Perninae могут занимать предковое положение [Soot-Ryen, 1969; Distel, 2000; Steiner, Hammer, 2000]. Их типовые таксоны или без латеральных зубов (*Xenostrobus securis* Lamarck, 1819), или несут зубы первично-латеральные (L1) модиолоидного происхождения, формирующиеся только на задне-дорсальном поле непиоконха (*M. modiolus*, *Bathymodiolus hirtus* Okutani, Fujikura et Sasaki, 2003, *M. margaritaceus* Nomura et Hatai, 1940, *Lithophaga teres* (Philippi, 1846), *Botula silicula* (Lamarck, 1819), *Dacrydium* sp., *Adula falcatoides* Habe, 1958). Остальные таксоны, диссоконх которых несет новообразования – передние и задние вторично-латеральные или дизодонтные зубы, – могут рассматриваться как постмодиолоидные, характерные для следующего этапа морфологической эволюции. К ним, помимо *M. phenax* (Dall, 1915), *A. schmidtii* (Schrenck, 1857), Perninae и Mytilinae, относятся Musculinae, Crenellinae, Brachidontinae и Septiferinae [Евсеев, 2005; Evseev et al., 2005].

При сравнении таксонов Modiolinae можно заметить, что онтогенетические паттерны пedomорфных *M. margaritaceus* и *M. phenax* отличаются от пат-

терна типового вида подсемейства – *M. modiolus*. Наиболее выражены отличия у *M. phenax*, в онтогенезе которого отсутствуют стадии N и D-II, а переднее и заднее морфогенетические поля несут вторично-латеральные зубы. У взрослых *M. margaritaceus* отсутствует лишь стадия D-II. Однако на их постпровинкулюме сохраняются ювенильные зубы, а позади и впереди него формируются валикообразные баттрессы. Вместе с тем онтогенетическое развитие *B. hirtus* подобно типовому виду Modiolinae.

Таксоны Lithophaginae могут быть разделены на 2 группы. Онтогенетические паттерны одних (*L. lithophaga* L., 1758, *L. zitteliana* Dunker, 1882) подобны *L. teres*, а в развитии других, всверливающих обычно в живые кораллы (*L. simplex* Iredale, 1939, *L. hanleyana* (Reeve, 1857) и др.) – стадия N или отсутствует, как у *L. lessepsiana* (Vaillant, 1865), или, возможно, имеется, но на их заднем морфогенетическом поле нет латеральных зубов, как у Limnoperinae.

Новое подсемейство Botulinae состоит из двух видов, несущих первично-латеральные зубы непиоконха. Однако в онтогенезе типового вида отсутствует стадия PD-II, а в развитии пedomорфного *Dacrydium* sp. – стадии PD-II, D-I и D-II. При этом у взрослых *Dacrydium* sp., как и у *M. margaritaceus*, на постпровинкулюме сохраняются ювенильные зубы, впереди и позади постпровинкулюма формируются баттрессы, а под постпровинкулюмом – вторичная ямка внутреннего лигамента [Salas, Gofas, 1997].

В составе нового подсемейства Adulinae 4–5 видов [Евсеев, 2005]. Их

Таблица 2

Сравнительная характеристика таксонов некоторых подсемейств Mytilidae
[Скарлато, Старобогатов, 1979] по их онтогенетическим паттернам
A comparison of taxa of some subfamilies of Mytilidae [Scarlato, Starobogatov, 1979]
by their ontogenetic patterns

Таксоны	Стадии и морфоструктуры				
	PD-I	PD-II	N	D-I	D-II
Limnoperinae					
<i>Xenostrobus securis</i>	+	+	+	+	+
Modiolinae					
<i>Modiolus modiolus</i> *	+	+	L1	L1	+
<i>Bathymodiolus hirtus</i> **	+	+	L1	L1	+
<i>Modiolus margaritaceus</i>	+	+	L1	L1	–
<i>Modiolus phenax</i>	+	+	–	L2a+L2p	–
Lithophaginae					
<i>Lithophaga teres</i>	+	+	L1	L1	L1
<i>Lithophaga lessepsiana</i>	+	+	–	+	+
Botulinae					
<i>Botula silicula</i>	+	–	L1	L1	L1
<i>Dacrydium</i> sp.	+	–	L1	–	–
Adulinae					
<i>Adula falcatooides</i>	+	+	L1	L1	+
<i>Adula schmidtii</i>	+	+	–	L2a+L2p	L2a
Perninae					
<i>Perna viridis</i>	+	+	L1	L2a+L2p	L2a
<i>Ischadium recurvum</i> *	+	+	+	L3a+L3p	L3a
Mytilinae					
<i>Mytilus trossulus</i>	+	+	–	L3a+L3p	L3a
<i>Crenomytilus grayanus</i>	+	+	+	L3a+L3p	L3a

*По: Fuller, Lutz, 1989.

**По: Okutani et al., 2003.

Примечание. L1 – первично-латеральные зубы непиоконха; L2a, L2p – передние и задние вторично-латеральные зубы диссоконха; L3a, L3p – передние и задние дизодонтные зубы диссоконха; «+» – стадия имеется; «–» – стадия отсутствует. Остальные обозначения как в табл. 1.

онтогенетическое развитие проходит в основном по типу *M. modiolus*. Исключением является *A. schmidtii*. В паттерне этого вида отсутствует стадия N, а диссоконх несет вторично-латеральные зубы, характерные для постмодиолоидного этапа эволюционного развития. В подсемействе Perninae, как уже отмеча-

лось (табл. 1), виды *P. perna* L., 1758, *P. viridis* L., 1758 и *P. canaliculus* (Gmelin, 1791) по форме раковины и латеральным зубам заметно отличаются от *I. recurvum*, онтогенетический паттерн которого аналогичен *C. grayanus*.

Таким образом, с позиций классификации, учитывающей морфоструктуры ранних стадий онтогенеза, *I. recurvum* следовало бы перевести из подсемейства Perninae в Mytilinae, а из подсемейств Adulinae и Modiolinae исключить *A. schmidtii* и пedomорфные *M. phenax*. Оба последних таксона, как и пedomорфные *Dacrydium* sp. [Ockelmann, 1983], очевидно могут быть выделены в самостоятельные подсемейства.

С другой стороны, материалы, приведенные в табл. 2, дают также и некоторые представления о механизмах эволюционного развития Mytilidae. Если сравнивать онтогенетические паттерны непedomорфных таксонов, например, *M. modiolus* [Fuller, Lutz, 1989], *M. auriculatus* (Krauss, 1848), *M. philippinarum* (Hanley, 1843) [Ozawa, Sekiguchi, 2002], *B. hirtus* или *B. securiformis* Okutani, Fujikura et Sasaki, 2003, [Okutani et al., 2003] и таксонов Limnoperlinae, Lithophaginae, Botulinae и Adulinae, то в каждом из этих подсемейств можно обнаружить делецию одной из стадий или редукцию морфоструктур. В этом отношении Mytilinae, а также уже упоминавшиеся Musculinae, Crenellinae, Brachidontinae и Septiferinae, не являются исключением. Вместе с тем развитие подсемейств сопровождается и некоторыми особенностями. Так, для Lithophaginae и Botulinae характерна пролонгация первично-латеральных зубов на стадию D-II, тогда как для Perninae и Mytilinae – новообразования

диссоконха. При этом формирование у таксонов Mytilinae зубов дизодонтного типа является уникальной чертой, присущей только этой группе Mytilidae. Следовательно, с позиций эволюционной теории появление диссоконха Mytilinae, несущего дизодонтные зубы, может быть сопоставимо с макроэволюционным путем развития этой группы, по сравнению с его микроэволюцией у непedomорфных таксонов Modiolinae, Limnoperlinae, Lithophaginae, Botulinae и, возможно, Adulinae.

Следовательно, система признаков, включающая ранние стадии онтогенеза, существенно расширяет наши понятия о гомологии и ранге дефинитивных морфоструктур, используемых в таксономических целях. Эту систему образуют три типа признаков. Одни из них характеризуют высшие категории таксономической иерархии существующих классификаций и формируются на трех морфогенетических полях [Evseev et al., 2005]: центральном, или провинкулярно-постпровинкулярном (передние, центральные и задние провинкулярные зубы, ювенильные, прекардинальные и кардинальные зубы, ямки первичного и вторичного внутреннего лигамента), заднем (первичные и вторичные латеральные зубы, задние дизодонтные зубы) и переднем (вторично-латеральные, передние дизодонтные и псевдокренуляционные зубы). Другие соответствуют таксономическим признакам родового или видового ранга и включают морфологические и конфигурационные особенности морфоструктур (высота провинкулюма и постпровинкулюма, количество зубов провинкулюма и характер их редукционных трансформаций, форма, длина,

угол наклона и общее число задних латеральных зубов), а также размерные и цветковые характеристики PD-II, скульптурные модификации наружной поверхности диссоконха, форму и топологию мускульных отпечатков диссоконха. Третий тип признаков – упорядоченные морфоструктуры PD-I, PD-II, N, D-I и D-II, которые могут указывать на общие механизмы эволюционного развития, имевшие место в истории таксонов разных филогенетических линий. Этот тип признаков в совокупности с таксономическими признаками высших категорий позволяет представить таксоны разных подсемейств Mytilidae в виде параллельных рядов, сопоставимых с гомологичными рядами других двустворчатых моллюсков [Newell,

Boyd, 1975]. Подобный подход, позволяющий оценивать значимость морфологических признаков в зависимости от их происхождения и роли в онтогенетической биографии таксона, может восполнить пробелы в характеристике подсемейства Mytilinae [Скарлато, Старобогатов, 1979; Scarlato, Starobogotov, 1984], решить проблемы морфологической идентификации взрослых форм *Mytilus* spp. [Золотарев, Шурова, 1984; Кафанов, 1991; Кепель, Озолиньш, 1992; Ivanova, Lutaenko, 1998] и личиночно-ювенильных форм, используемых в марикультуре, выяснить филогенетические отношения таксонов Mytilinae [Steiner, Hammer, 2000], а также установить эволюционные механизмы и основные пути развития Mytilidae.

Благодарности

Авторы признательны А.И. Кафанову за критическое прочтение рукописи, замечания и полезные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума ДВО РАН (грант 06-III-A-06-164).

Литература

- Евсеев Г.А. 2005. Морфогенез ранних стадий *Adula falcatooides* (Bivalvia: Mytilidae) и проблемы таксономии и филогении всверливающих митилид западной Пацифики // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 137–154.
- Евсеев Г.А., Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2004. Личиночно-ювенильный морфогенез *Septifer keenae* (Bivalvia, Mytiloidea, Septiferidae) и проблемы рекапитуляционной филогении митилид // Зоологический журнал. Т. 83, вып. 11. С. 1317–1329.
- Захваткина К.А. 1972. Личинки двустворчатых моллюсков – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Свободноживущие беспозвоночные. Киев: Наукова думка. С. 250–270.
- Золотарев В.Н., Шурова Н.М. 1984. О таксономическом положении тихоокеанских *Mytilus edulis* // Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков. М.: Наука. С. 31–32.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1985. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Часть 3. М.: Высшая школа. С. 37–91.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики: аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 200 с.
- Кепель А.А., Озолиньш А.В. 1992. Морфометрический анализ видов рода *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) морей СССР // Зоологический журнал. Т. 71. С. 33–40.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. 1989. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация. Препринт 21. Владивосток: ДВО АН СССР. 60 с.
- МакДональд Дж.Х., Козн Р.К., Балакирев Е.С.,

- Манченко Г.П., Пудовкин А.И., Сергиевский С.О., Крутовской К.Б. 1990. Видовая принадлежность «съедобной мидии», обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биология моря. № 1. С. 13–22.
- Семенихина О.Я., Колотухина Н.К. 2001. Морфология личинок *Mytilus coruscus* (Bivalvia, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 80. С. 1518–1520.
- Скарлато О.А. 1960. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Dysodonta). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 150 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1972. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Киев: Наукова думка. С. 178–249.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1979. О системе подотряда Mytileina // Моллюски. Основные результаты их изучения. Вып. 6. Л. С. 22–25.
- Bernard F. 1898. Recherches ontogénétiques et morphologiques sur la coquille des lamellibranches. Partie 1. Taxodontes et Anisomyaires // Annales des Sciences Naturelles (Zoologie et Paléontologie). T. 8. P. 1–208.
- Chanley P.E., Andrews J.D. 1971. Aids for identification of bivalve larvae of Virginia // Malacologia. V. 11. P. 45–119.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. 2000. Bivalve seashells of Western North America. Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California // Santa Barbara Museum of Natural History Monographs N 2. Studies in Biodiversity N 2. 764 p.
- Cragg S.M. 1996. The phylogenetic significance of some anatomical features of bivalve veliger larvae // J. Taylor (Ed.). Origin and evolutionary radiation of the Mollusca. Oxford University Press. P. 371–380.
- De Beer G.R. 1958. Embryos and ancestors. 3rd edition. Oxford University Press. 197 p.
- Distel D.L. 2000. Phylogenetic relationships among Mytilidae (Bivalvia): 18S rRNA data suggest convergence in mytilid body plans // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 15. P. 25–33.
- Distel D.L., Baco A.R., Chuang E., Morrill W., Cavanaugh C., Smith S.R. 2000. Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? // Nature. V. 403. P. 725–726.
- Dixon D.R., Sole-Cava A.M., Pascoe P.L., Holland P.W.H. 1995. Periostracal adventitious hairs on spat of the mussel *Mytilus edulis* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 75. P. 363–372.
- Edwards C.A., Skibinski D.O.F. 1987. Genetic variation of mitochondrial DNA in mussel (*Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*) populations from South West England and South Wales // Marine Biology. V. 94. P. 547–556.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2004. The early stage morphogenesis, taxonomy, and recapitulative phylogeny of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Proceedings of the XIXth International Congress of Zoology, August 23–27, 2004, Beijing, China. P. 69–70.
- Evseev G.A., Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K. 2005. Early stage morphogenesis: an approach to problems of taxonomy, phylogeny and evolution of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) // Acta Zoologica Sinica. V. 51. P. 1130–1140.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1988. Early shell mineralogy, microstructure and surface sculpture in five mytilid species // Malacologia. V. 29. P. 363–371.
- Fuller S.C., Lutz R.A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the north-western Atlantic // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 69. P. 181–218.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo. Hokuryukan. 372 p.
- Habe T. 1981. Superfamily Mytilacea Rafinesque // A Catalogue of Molluscs of Wakayama Prefecture, the Province of Kii. I. Bivalvia, Scaphopoda and Cephalopoda. Special Publication Series of the Seto Marine Biological Laboratory, Kyoto University. V. 7. P. 44–54.
- Hanyu K., Toyama K., Kimura T., Sekiguchi H. 2001. Larval and post-larval shell morphology of the green mussel *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Mytilidae) // American Malacological Bulletin. V. 16. P. 171–177.
- Inoue K., Waite J.H., Matsuoka M., Odo S., Hara-yama S. 1995. Interspecific variations in adhesive protein sequences of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, and *M. trossulus* // Biological Bulletin. V. 189. P. 370–375.
- Ivanova M.B., Lutaenko K.A. 1998. On the distribution of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia, Mytilidae) in Russian Far Eastern seas // Bulletin of the Institute of Malacology, Tokyo. V. 3. P. 67–71.
- Kafanov A.I., Drozdov A.L. 1998. Comparative sperm morphology and phylogenetic classification

- cation of recent Mytiloidea (Bivalvia) // *Malacologia*. V. 39. P. 129–139.
- Karakousis Y., Skibinski D.O.F. 1992. An analysis of allozyme, mitochondrial DNA and morphological variation in mussels (*Mytilus galloprovincialis*) populations from Greece // *Experientia*. V. 48. P. 878–881.
- Koehn R.K., Hall J.G., Innes D.J., Zera A.J. 1984. Genetic differentiation of *Mytilus edulis* in eastern North America // *Marine Biology*. V. 79. P. 117–126.
- Kuroda T., Habe T., Oyama K. 1971. Mytilidae // *The Sea Shells of Sagami Bay, collected by His Majesty the Emperor of Japan*. Tokyo: Marusen Co., Ltd. P. 341–352.
- Kurozumi T. 2000. Family Mytilidae // T. Okutani (Ed.). *Marine Mollusks in Japan*. Tokyo: Tokai University Press. P. 863–877.
- Le Pennec M., Masson M. 1976. Morphogenese de la coquille de *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) eleve au laboratoire // *Cahiers de Biologie Marine*. T. 17. P. 113–118.
- List Th. 1902. Die Mytiliden // *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Andrenzenden Meeres-Abschnitte*. Monographie 27. Berlin: Verlag von R. Friedländer und Sohn. S. 1–302.
- Lutz R., Goodsell J., Castagna M., Chapman S., Newell C., Hidu H., Mann R., Jablonski D., Kennedy V., Siddall S., Goldberg L., Beattie H., Falmagne C., Chesnut A., Patridge A. 1982. Preliminary observations on the usefulness of hinge structures for identification of bivalve larvae // *Journal of Shellfish Research*. V. 2. P. 65–70.
- Martel A.L., Auffrey L.M., Robles C.D., Honda B.M. 2000. Identification of settling and early post-larval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the Pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA // *Marine Biology*. V. 137. P. 811–818.
- Martel A.L., Robles C.D., Bechenbach K., Smith M.J. 1999. Distinguishing early juvenile stages of eastern Pacific mussels (*Mytilus* spp.) using morphology and genomic DNA // *Invertebrate Biology*. V. 118. P. 149–164.
- Newell N.D., Boyd D.W. 1975. Parallel evolution in early Trigoniacean bivalves // *Bulletin of American Museum Natural History*. V. 154. P. 53–162.
- Ockelmann K.W. 1983. Descriptions of mytilid species and definition of Dacrydiinae n. subfam. (Mytilacea-Bivalvia) // *Ophelia*. V. 22. P. 81–123.
- Okutani T., Fujikura K., Sasaki T. 2003. Two new species of *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae) from methane seeps on the Kuroshima Knoll off the Yaeyama Islands, Southwestern Japan // *Venus*. V. 62, N 3–4. P. 97–110.
- Ozawa H., Sekiguchi H. 2002. Shell morphology of larvae and post-larvae of the two tropical *Modiolus* species, *Modiolus auriculatus* and *Modiolus philippinarum* (Bivalvia: Mytilidae) // *Venus*. V. 61, N 1–2. P. 25–39.
- Pelseneer P. 1906. A Treatise on Zoology // E.R. Lankester (Ed.). Part 5. Mollusca. London: Adam and Charles Black. 355 p.
- Ramorino L.M., Campos B.M. 1983. Larvas y post-larvas de Mytilidae de Chile (Mollusca: Bivalvia) // *Revista de Biología Marina, Valparaíso*. V. 19. P. 143–192.
- Redfearn P., Chanley P., Chanley M. 1986. Larval shell development of four species of New Zealand mussels (Bivalvia, Mytilacea) // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 20. P. 157–172.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae // *Hull Bulletins of Marine Ecology*. V. 3. P. 72–104.
- Salas C., Gofas S. 1997. Brooding and non-brooding *Dacrydium* (Bivalvia: Mytilidae): a review of the Atlantic species // *Journal of Molluscan Studies*. V. 63. P. 261–283.
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1984. The systematics of suborder Mytilinea (Bivalvia) // *Malacological Review*. V. 17. P. 115–116.
- Siddall S. 1980. A clarification of the genus *Perna* (Mytilidae) // *Bulletin of Marine Sciences*. V. 30, N 4. P. 858–870.
- Smietanka B., Zbawicka M., Wołowicz M., Wenne R. 2004. Mitochondrial DNA lineage in European populations of mussels (*Mytilus* spp.) // *Marine Biology*. V. 146. P. 79–92.
- Soot-Ryen T. 1955. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda) // *Allan Hancock Pacific Expeditions*. N 20. P. 1–174.
- Soot-Ryen T. 1969. Superfamily Mytilacea Rafinesque, 1815 // R.C. Moore (Ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part N. Mollusca 6. Bivalvia. V. 1. Geological Society of America and the University of Kansas. P. 271–281.
- Starobogatov Ya.I. 1992. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia // *Ruttenica*. V. 2. P. 1–25.
- Steiner G., Hammer S. 2000. Molecular phylogeny of the Bivalvia inferred from 18S rDNA sequences with particular reference to the Pteriomorpha // E.M. Harper, J.D. Taylor, J.A. Crame (Eds.). *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London. Special Publications. V. 177. P. 11–29.

- Tanaka Y.* 1979. Identification of bivalve larvae // *Aquabiology*. V. 1, N 3. P. 48–50.
- Tracey M.L., Bellet M.F., Gravem C.D.* 1975. Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the mussel *Mytilus californianus* // *Marine Biology*. V. 32. P. 303–311.
- Wang Zhenrui.* 1997. *Fauna Sinica. Phylum Mollusca. Order Mytiloida*. Beijing: Science Press. 255 p.
- Yoshida H.* 1953. Studies on larvae and young shells of industrial bivalves in Japan // *Journal of Simonoseki College of Fisheries*. N 3. P. 1–106.

Рис. 1. План строения и онтогенетические трансформации личиночной (А) и ювенильной (В-Е) раковины *Mytilus trossulus*: 1, передние провинкулярные зубы; 2, центральные провинкулярные зубы; 3, задние провинкулярные зубы; 4, ювенильные зубы постпровинкулюма; 5, макушка; 6, ямка первичного (внутреннего) лигамента; 7, передние латеральные зубы дизодонтного типа; 8, нимфа вторичного (наружного) лигамента; 9, задние латеральные зубы дизодонтного типа; 10, расширение передне-дорсального края. Масштаб: А, В, С – 50 мкм; D, E – 100 мкм; F – 200 мкм.

Fig. 1. A general view and ontogenetic transformations of larval (A) and juvenile (B-F) shell of the *Mytilus trossulus*: 1, anterior provincular teeth; 2, central provincular teeth; 3, posterior provincular teeth; 4, juvenile postprovincular teeth; 5, umbo; 6, pit of the primary (internal) ligament; 7, anterior lateral (dysodont) teeth; 8, nymphal layers of the secondary (external) ligament; 9, posterior lateral (dysodont) teeth; 10, antero-dorsal enlargement of the shell margin. Scale bars: A, B, C – 50 μ m; D, E – 100 μ m; F – 200 μ m.

Рис. 2. План строения и онтогенетические трансформации личиночной (А) и ювенильной (В-Е) раковины *Crenomytilus grayanus*. Условные обозначения – см. рис. 1. Масштаб: А, В – 50 мкм; C, D, E – 100 мкм; F – 200 мкм.

Fig. 2. A general view and ontogenetic transformations of larval (A) and juvenile (B-F) shell of the *Crenomytilus grayanus*. Numerals are the same as given in Fig. 1. Scale bars: A, B – 50 μ m; C, D, E – 100 μ m; F – 200 μ m.

Рис. 4. Личиночные раковины *Mytilus galloprovincialis* (А, В), *Mytilus trossulus* (С), *Crenomytilus grayanus* (D) и ювенильные раковины *Mytilus coruscus* (Е-Г). Условные обозначения – см. рис. 1. Масштаб: А, Е – 30 мкм; В, С, D – 20 мкм; F, G – 50 мкм.

Fig. 4. Larval shells of the *Mytilus galloprovincialis* (A, B), *Mytilus trossulus* (C), *Crenomytilus grayanus* (D) and juvenile shells of the *Mytilus coruscus* (E-G). Numerals are the same as given in Fig. 1. Scale bars: A, E – 30 μ m; B, C, D – 20 μ m; F, G – 50 μ m.

Рис. 6. План строения и морфоструктуры личиночной (А) и ювенильных (В, С) раковин *Modiolus modiolus* и ювенильных (D-F) *Septifer keenae*: 20, первичные латеральные зубы непиоконха; 21, комаргинальная скульптура непиоконха; 22, радиальные ребра диссоконха; 23, вторичные латеральные зубы диссоконха; 24, псевдокренуляционные зубы диссоконха. Остальные обозначения – см. рис. 1, 2, 5. Масштаб: А, D – 30 мкм; В, Е – 50 мкм; C, F – 100 мкм.

Fig. 6. A general view and morphostructures of larval (A) and juvenile (B, C) shells of the *Modiolus modiolus* and juvenile (D-F) shells of the *Septifer keenae*: 20, primary lateral teeth of nepioconch; 21, commarginal sculpture of nepioconch; 22, radial ribs of dissoconch; 23, secondary lateral teeth of dissoconch; 24, pseudocrenulate teeth of dissoconch. Other numerals are the same as given in Fig. 1, 2, 5. Scale bars: A, D – 30 μ m; B, E – 50 μ m; C, F – 100 μ m.

