

УДК 594.1

## ЕСТЬ ЛИ БУДУЩЕЕ У КОМПАРАТОРНОГО МЕТОДА ПРИ ДИАГНОСТИКЕ КРУПНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (*Bivalvia*: *Unionida*)?

© 2014 г. В. В. Богатов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159

E-mail: vibogatov@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2013 г.

Показано, что контуры фронтальных сечений створок у разноразмерных раковин одного и того же вида проходят по разным участкам створки. Предложена новая модификация компараторного метода, которая позволяет исследовать форму максимально выпуклого контура поперечного сечения створки.

DOI: 10.7868/S0002332914030035

С конца 1960-х—начала 1970-х гг. в нашей стране для видовой идентификации пресноводных *Unionida* (*Bivalvia*) стал применяться компараторный метод (от лат. *comparator* — сравнивающий), позволяющий с помощью микроскопа и рисовального аппарата сопоставлять контуры поперечных сечений створок путем наложения их рисунков.

На основании теоретических представлений Томпсона (Tompson, 1946) и эмпирических данных, полученных при исследовании мелких двустворчатых моллюсков, отечественными специалистами была постулирована видоспецифичность формы внешнего контура створки, проходящего от макушки к нижнему краю раковины, перпендикулярно ее продольной оси (Алимов, 1967, Логвиненко, Старобогатов, 1971 и др.). Впоследствии компараторный метод стал применяться при изучении крупных двустворчатых (Скарлато и др., 1990; Shikov, Zatravkin, 1991) и брюхоногих моллюсков (Иззатуллаев, Старобогатов, 1984; Старобогатов, Толстикова, 1986; Старобогатов и др., 2004).

Недавно было показано, что первые версии компараторного метода по оценке кривизны контуров крупных *Bivalvia* имели серьезные недоработки, связанные в основном с неправильной установкой раковин под микроскопом (Богатов и др., 2005; Богатов, 2007, 2010). Кроме того, прорисовка контуров створок осуществлялась без достаточного учета их изъеденности (коррозии), а начальная точка, от которой развертывалась кривая контура (полярный центр), оценивалась приблизительно, что лишь усиливало возможность ошибки при видовой идентификации моллюсков. Недочеты компараторного метода привели к неоправданному описанию новых видов, которое

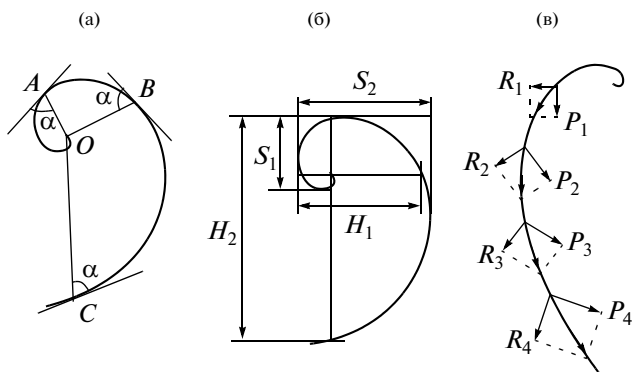
в итоге дискредитировало и сам метод. У некоторых малакологов сложилось мнение о нецелесообразности применения компараторного метода в таксономических исследованиях крупных двустворок (Кафанов, 2007; Сергеева и др., 2008 и др.), причем наиболее жестким неприятием метода отличались зарубежные коллеги (Graf, 2007).

Специалистам, овладевшим компараторным методом, известна неоднозначность проблем, возникающих при идентификации крупных двустворчатых моллюсков. В некоторых случаях могла отмечаться удивительная устойчивость форм контуров поперечных сечений раковин отдельных видов *Bivalvia*, собранных из разных местобитаний. Однако в других случаях среди близких видов могло наблюдаться настолько высокое многообразие форм кривых, разобраться в котором, ориентируясь исключительно на компараторный метод, невозможно.

Обсуждаются некоторые особенности формирования кривизны поперечных контуров створок в процессе их роста, а также сложившиеся представления о компараторном методе и его возможностях. Изложенный материал представлен в виде распространенных мифов по обсуждаемым проблемам и соответствующих пояснений действительного положения вещей.

### МИФЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Миф 1: компараторный метод в отечественной науке стал применяться с конца 1960-х—начала 1970-х гг.** Форма контура, проходящего от макушки по внешней боковой поверхности раковины к ее нижнему краю (иными словами, степень выпуклости раковины), давно используется в систематике *Bivalvia* для диагностики как близких так-



**Рис. 1.** Логарифмические спирали. а – постоянный угол логарифмической спирали ( $O$  – полярный центр;  $OA$ ,  $OB$  и  $OC$  – полярные радиусы); б – отношение выпуклости логарифмической спирали  $S$  к ее высоте  $H$  в двух произвольно взятых позициях ( $S_1$ ,  $S_2$  и  $H_1$ ,  $H_2$  соответственно); в – радиальный ( $R$ ) и поперечный ( $P$ ) компоненты роста раковины двустворчатых моллюсков (Кафанов, 1975).

сономических групп моллюсков (родов, подродов), так и близких видов. Ниже приведена выдержка из определительной таблицы рода *Anodonta*, составленной Жадиным (1952, с. 301–302), из которой видно, что автор в качестве систематического признака применяет одно из соотношений основных промеров раковины (выпуклости к ее длине), которое характеризует степень выпуклости контура поперечного сечения створки:

“1 (18). Раковина плоская или умеренно выпуклая, индекс отношения выпуклости к длине раковины ( $B : D \times 100$ ) не превышает 40...

18 (1). Раковина выпуклая или сильно выпуклая ( $B : D \times 100 = 44–60$ ).

19 (20). Раковина выпуклая ( $B : D \times 100 = 44–46$ ); верхушка заметно приближена к переднему краю. (Подрод *Pteranodon* Fischer)...

20 (21). Раковина очень выпуклая ( $B : D \times 100 = 45–60$ ); верхушка лежит почти на середине раковины. (Подрод *Haasiella* Lindh.)”.

**Миф 2: рост раковин двустворчатых моллюсков происходит по логарифмической спирали.** Считается, что нарастание края раковины у двустворчатых моллюсков должно происходить по логарифмической или равноугольной спирали (Tompson, 1946; Owen, 1952; Алимов, 1967 и др.). Отличительное свойство логарифмической спирали заключается в том, что так называемый угол  $\alpha$ , т.е. угол между касательной к любой точке спирали и полярным радиусом (линией, проведенной из полярного центра к точке касания), остается для данной спирали всегда постоянным (рис. 1а). Полярный центр логарифмической спирали (точка, от которой начинается разворачивание спирали) может находиться графическим способом (Али-

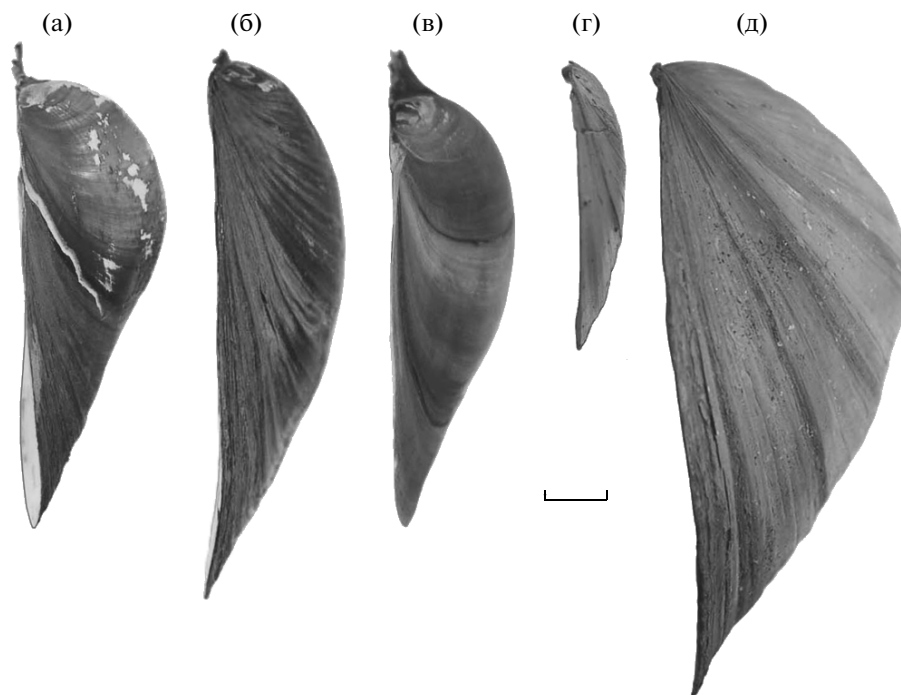
мов, 1967), а характер кривизны контуров логарифмических спиралей определяется значением постоянного угла  $\alpha$  (Алимов, 1967) или отношениями выпуклости спирали ( $S_i$ ) к ее высоте ( $H_i$ ) (Кафанов, 1975), например (рис. 1б)  $S_i/H_i = S_1/H_1 = S_2/H_2$ .

Формирование контуров поперечных сечений раковин *Bivalvia* в виде логарифмических спиралей объясняется равенством изменения скоростей радиального ( $R$ ) и поперечного ( $P$ ) компонентов роста (рис. 1в) (Wilbur, Owen, 1964; Кафанов, 1975 и др.). Однако пока нет доказательств того, что скорости изменения компонентов  $R$  и  $P$  всегда равны (именно при этом условии формируется логарифмическая спираль). В результате исследования, проведенного Кафановым (1975) на 117 видах двустворчатых моллюсков, принадлежащих к 13 семействам, было установлено, что логарифмическая спираль лишь частный случай описания профилей поперечного сечения створок.

Практика показывает, что у некоторых видов двустворчатых моллюсков внешние контуры поперечных сечений створок действительно близки к формам логарифмических спиралей. В то же время у второй большой группы видов контуры сечений раковин можно аппроксимировать другими типами алгебраических плоских кривых (например, с монотонно убывающим или монотонно возрастающим углом  $\alpha$ ) либо рассматривать в качестве трансцендентных кривых или иных линий. Например, к моллюскам с монотонно убывающим углом  $\alpha$  можно отнести представителей родов *Sinanodonta* (рис. 2а, б), *Cristaria* (рис. 2в), некоторых *Colleopterum* и др. У *Anodonta stagnalis* (Gmelin), наоборот, этот угол увеличивается (рис. 2г, д). Свообразные формы контуров отмечаются, например, у представителей *Dreissenidae*, а у *Chamidae* и *Ostereidae* профили створок невозможно интерпретировать как спирали даже приблизительно (Кафанов, 1975).

Процесс нарастания раковины не может сводиться к построению той или иной кривой контуров. У многих видов *Bivalvia* в процессе роста на раковине формируются иные структуры, например гребни (рис. 3а), древообразные выросты (рис. 3б), скульптурные рисунки (рис. 3в). Эти структуры являются существенными таксономическими признаками, позволяющими отличать как отдельные виды, так и крупные таксоны двустворчатых.

**Миф 3: при компараторном методе необходимо сравнивать внешние контуры фронтальных сечений створок.** Фронтальное сечение любой створки представляет собой сечение, проходящее через макушку перпендикулярно продольной оси раковины (рис. 4а–в). На начальном этапе применения компараторного метода степень кривизны фронтальных сечений створок двустворчатых



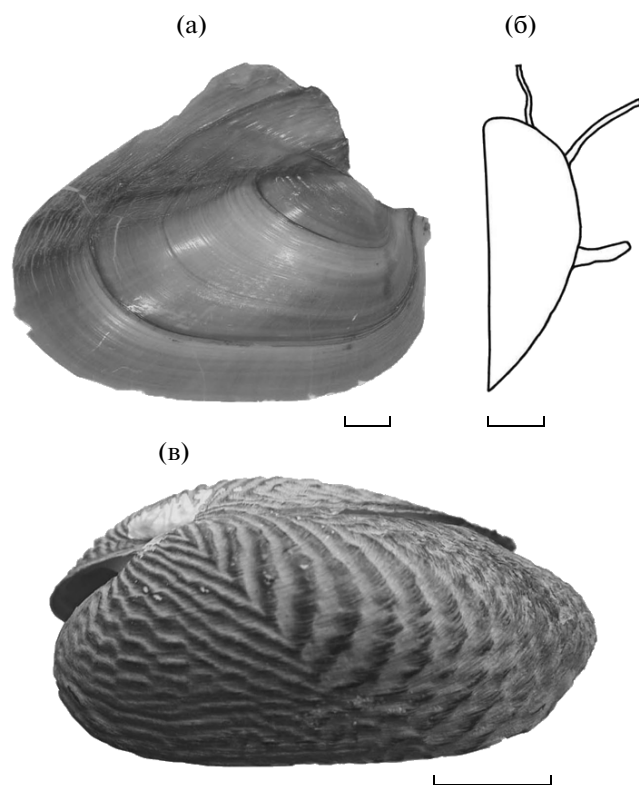
**Рис. 2.** Вид спереди левых створок. а – *Sinanodonta schrencki* (лектотип), б – *S. amurensis* (голотип), в – *Cristaria tuberculata* (коллекция ЗИН), г – *Anodonta stagnalis* (молодой экземпляр, коллекция ЗИН), д – *A. stagnalis* (взрослый экземпляр, коллекция ЗИН). Масштаб – 1 см; для рис. 2–4.

моллюсков считалась видоспецифичной. При этом для крупных *Bivalvia* каждую створку требовалось устанавливать строго по линии, проходящей либо через нижние края передних и задних зубов (у перловиц) (рис. 4г), либо через середины отпечатков мускулов-замыкателей (у беззубок) (Скарлато и др., 1990; Shikov, Zatravkin, 1991).

Приведенные выше методические установки оказались неприменимыми по отношению к *Bivalvia*, обладающим аллометрическим ростом (рост с изменением формы тела) (Богатов и др., 2005; Богатов, 2007, 2010). Дело в том, что у многих двустворчатых моллюсков в процессе роста боковая поверхность задней части раковины по сравнению с ее передней частью дальше отодвигается от комиссуральной плоскости (рис. 5а). Следовательно, если створку устанавливать строго перпендикулярно ее фронтальному сечению либо по линии, проходящей через нижние края передних и задних зубов или середины мускульных отпечатков, то по мере увеличения размеров раковин видимый в микроскоп их внешний контур будет смещаться к заднему краю створки. Кроме того, зубы перловиц (рис. 5б–г) или мускульные отпечатки беззубок по отношению к продольной оси раковины могут находиться под разными углами. Чем этот угол больше, тем дальше видимый в микроскоп контур будет сдвинут от позиции фронтального сечения. Таким образом, при оценке кривизны профилей разноразмерных

раковин одних и тех же видов часто сравнивались несопоставимые участки створок и исследователь мог иметь дело с бесконечным многообразием форм спиралей/кривых.

Известно, что раковины двустворчатых моллюсков растут от макушки, и каждая из траекторий нарастания имеет собственную форму кривой/спирали. Показано, что раковины *Bivalvia* наиболее удобно сравнивать по форме контура, проходящего через макушку и точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссуральной плоскости, т.е. по форме максимально выпуклого контура (МВК) (Богатов и др., 2005; Богатов, 2007, 2012). Фактически МВК представляет собой максимально выпуклую траекторию нарастания раковин. Данное обстоятельство было положено в основу новой модификации компараторного метода, по условиям которой створку под микроскопом необходимо устанавливать передним концом вверх так, чтобы полярные оптические оси микроскопа лежали не только в ее комиссуральной плоскости, но и в комиссуральных плоскостях наиболее раннего времени образования (подобные плоскости очерчены линиями нарастания). Для этого створку независимо от расположения зубов или мускульных отпечатков отклоняют назад от ее продольной оси до исчезновения из поля зрения закилевого поля и останавливают в тот момент, когда расходящиеся от макушки линии роста ра-



**Рис. 3.** Раковины двустворчатых моллюсков. а – правая створка *Cristaria herculea* (вид сбоку, коллекция ЗИН РАН); б – левая створка *Elliptio spinosa* (вид спереди, коллекция Мичиганского ун-та, США); в – раковина *Scabies* sp. (вид сбоку, коллекция БПИ ДВО РАН).

ковины принимают форму почти прямых линий. При данной позиции видимый в микроскоп внешний контур створки в проекции на комиссуральную плоскость будет представлять собой почти прямую или слабо выгнутую в сторону заднего края линию, расположенную под углом, иногда значительным, к продольной оси раковины (рис. 6а).

У многих видов *Valvula* фронтальное сечение не совпадает с фронтальным контуром створки. Обычно в микроскоп видны контуры максимально выпуклых сечений, но наклоненных к продольной оси раковины под углом до  $40^\circ$ . У беззубок (*Anodontini*) с развитым крылом при такой позиции видно закилевое поле. При этом видимый контур в проекции на боковую поверхность раковины представляет собой кривую, верхний край которой из-за поднятого крыла выдвигается в область закилевого поля в виде закругленного выступа (рис. 6б).

**Миф 4: компараторный метод легко применим на практике.** Если исследуемые раковины не корродированы, без видимых дефектов и имеют примерно одинаковые и не очень крупные размеры, их разделение по кривизне МВК на группы не

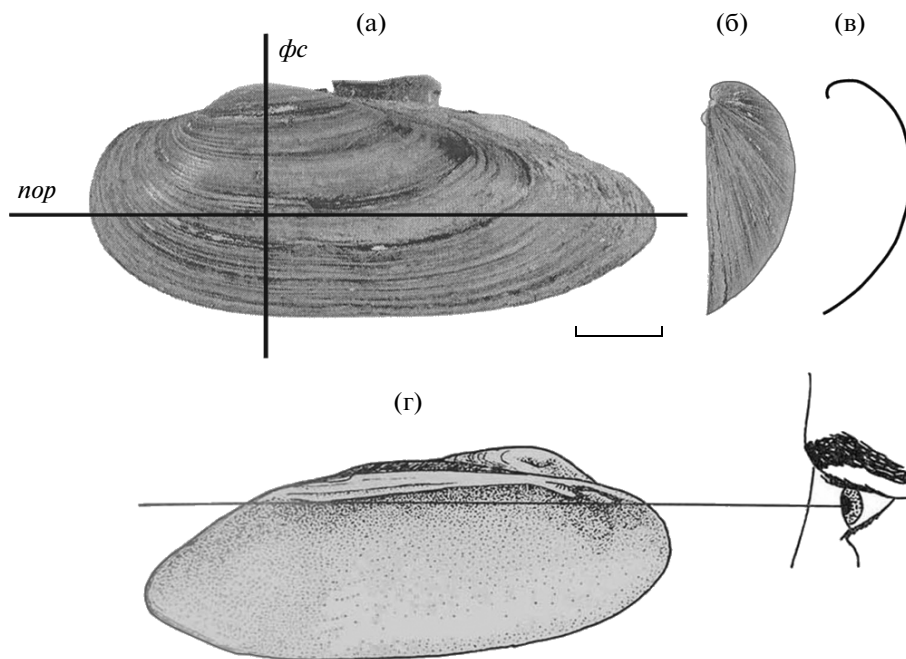
представляет особых сложностей для исследователей, владеющих компараторным методом. Однако при кажущейся на первый взгляд простоте метода для его корректного применения специалисту важно не только быть аккуратным и терпеливым, но и иметь навыки рисования, а также учитывать некоторые ключевые обстоятельства и проблемы.

*Проблема правильной установки раковины для просмотра контура и его прорисовки.* От правильной установки раковины зависит точность определения моллюсков (обычно исследуют кривизну левых створок при увеличении  $6 \times 0.6$ ). Однако на практике точно установить раковину в позицию МВК оказалось не так-то просто. Ведь при установке раковины по линиям роста всегда имеется вероятность небольшого отклонения от идеальной позиции, следствием которого может стать дальнейшее неправильное определение моллюсков.

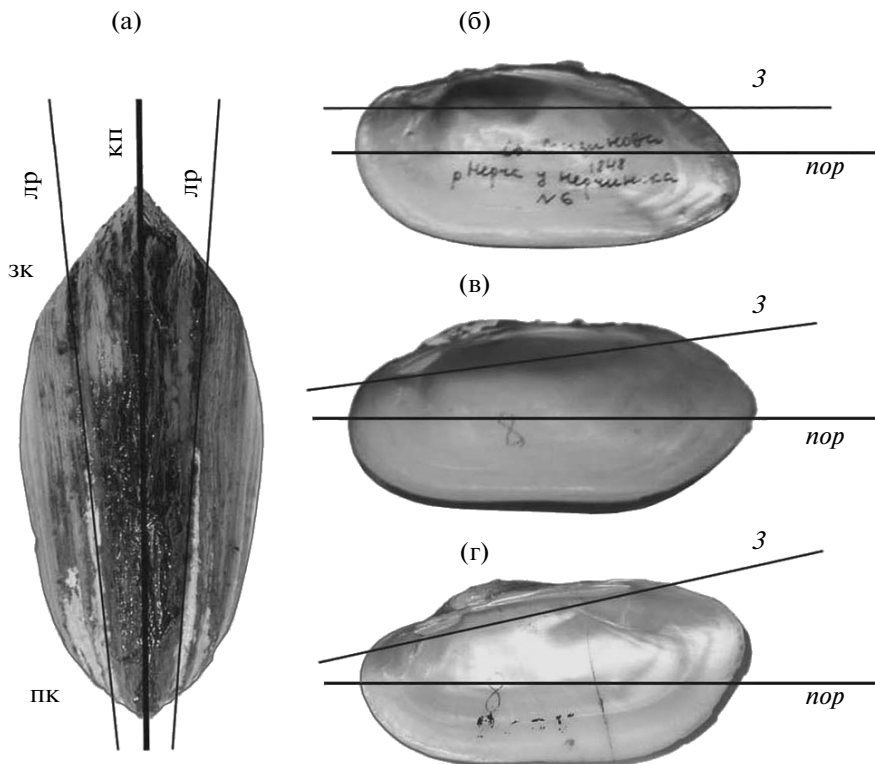
Рассмотрим пример оценки кривизны раковин голотипа и одного из паратипов *Buldowskia suffunica* (Lindholm), а также паратипа *B. cylindrica* Moskv. На рис. 7 видно, что при установке раковин голотипа и паратипа *B. suffunica* в позиции МВК (рис. 7, 1 и 2<sub>s</sub> соответственно) формы их контуров будут совпадать друг с другом и отличаться меньшей выпуклостью от паратипа *B. cylindrica* (рис. 7, 3). Затем отведем передний край паратипа *B. suffunica* всего на 3 мм в сторону исследователя в положение, близкое к фронтальному сечению (рис. 7, 2<sub>p</sub>). В результате внешний контур створки окажется более закрученным и по своей форме сопоставимым с МВК паратипа *B. cylindrica*. Отметим, что более закрученный контур паратипа *B. suffunica* в позиции фронтального сечения образовался за счет смещения видимого в микроскоп внешнего контура к заднему краю раковины и появления в обзоре окуляра линии килевого перегиба.

*Нахождение полярного центра, т.е. точки, из которой происходит раскручивание кривой контура.* Нахождение полярного центра графическим методом (Алимов, 1967) для крупных двустворчатых моллюсков, кривизна сечения которых близка к логарифмической спирали, трудоемко и не дает точных результатов. Особенно проблематично найти полярный центр у особей с изъеденной макушкой и/или деформированной раковиной. У видов, внешний контур которых отличается от логарифмической спирали, использование графического метода невозможно. В связи с этим точки, из которых происходит разворачивание кривых, каждый исследователь обычно определял интуитивно, т.е. приблизительно.

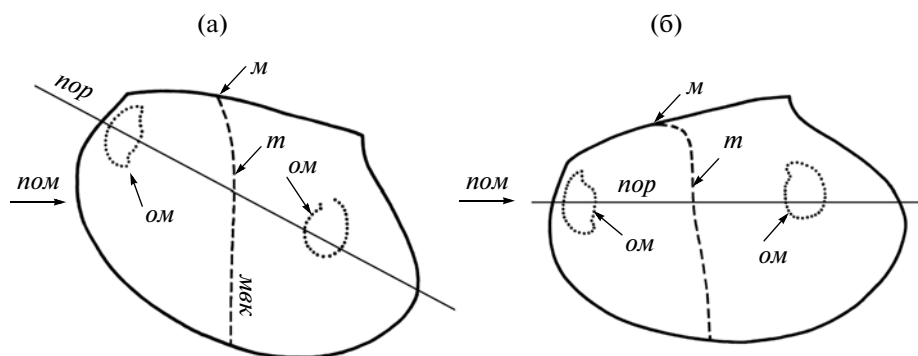
Выход из создавшегося положения был найден несколько лет назад (Богатов, Колпаков, 2003), когда за начальную точку разворачивания спирали или кривой любой формы было предложено при-



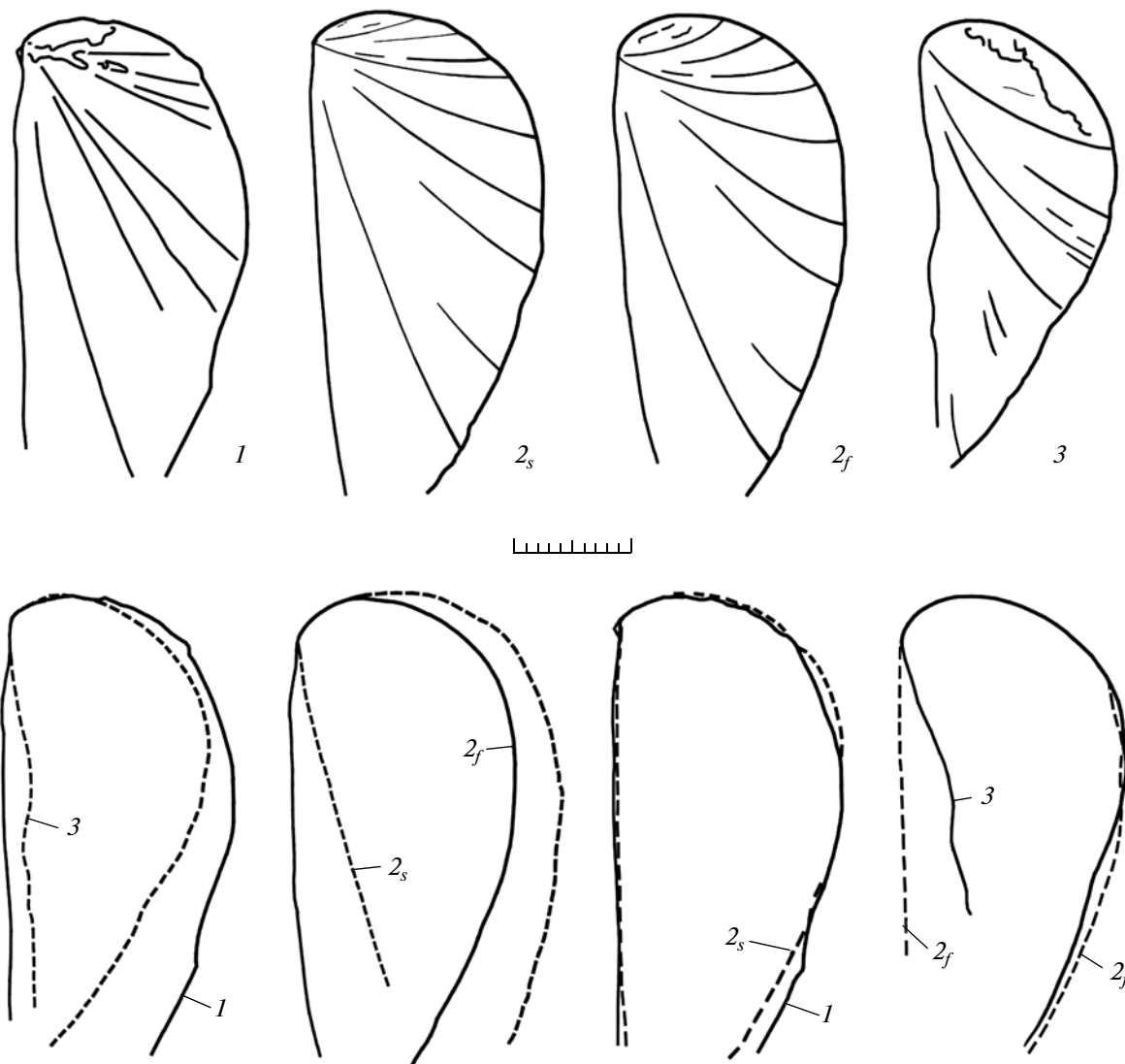
**Рис. 4.** Определение фронтального контура левой створки *Unio pictorum*. а – вид сбоку, б – вид спереди, в – контур фронтального сечения створки (*пор* – продольная ось раковины, *фс* – линия фронтального сечения) (Graß, 2007, с исправлениями), г – положение левой створки *Unio* по отношению к оптической оси микроскопа при прорисовке фронтального контура (Shikov, Zatravkin, 1991).



**Рис. 5.** Вид снизу раковины двустворчатого моллюска (а) и вид изнутри правых створок представителей рода *Nodularia* (б–г). *пк* – передний край раковины, *зк* – задний край раковины, *кп* – комиссуральная плоскость, *лр* – направление линий роста, *пор* – продольная ось раковины, *з* – линия, проходящая через нижние края передних и задних зубов.



**Рис. 6.** Положение створки *Sinanodonta* sp. для прорисовки ее внешних контуров в позициях максимально выпуклого (а) и фронтального (б) сечений. Штриховая линия – положение видимой в микроскоп линии внешнего контура раковины, *м* – вершина макушки, *ом* – отпечаток мускула-замыкателя, *т* – наиболее выступающая точка боковой поверхности створки, *ном* – продольная ось микроскопа, *пор* – продольная ось раковины, *мвк* – линия максимально выпуклого контура раковины.



**Рис. 7.** Раковины двух видов рода *Buldowskia*: голотип *B. suifunica* в позиции максимально выпуклого сечения (1); паратип *B. suifunica* в позициях максимально выпуклого (2<sub>s</sub>) и фронтального (2<sub>f</sub>) сечений; паратип *B. cylindrica* в позиции максимально выпуклого сечения (3).

нимать точку схождения видимых в микроскоп линий роста раковины. У створок с изъеденной макушкой данную точку предлагалось находить путем дорисовки сохранившихся линий роста до момента их пересечения (например, Богатов, 2012). При сравнении контуров корродированных раковин допускалось совмещение только начальной точки развертывания спирали/кривой и некорродированных участков створок. Именно в таком положении может быть достигнуто наиболее корректное сопоставление рисунков контуров от разных моллюсков.

#### *Искажение формы контура в поле микроскопа.*

При работе с оптическим бинокляром исследователи имеют дело с искривленным изображением. Это легко обнаружить, если с помощью рисовального аппарата прорисовать миллиметровые деления линейки, а затем на полученном рисунке сопоставить размеры делений из разных частей изображения: в центральной части видимого поля объект будет выглядеть более широким по сравнению с изображениями на его периферии. В связи с этим при макушечную область МВК следует просматривать в одном и том же поле микроскопа (обычно макушку левой створки просматривают в верхней левой части смотрового поля, а правой створки — в верхней правой части). Кроме того, необходимо соблюдать условия наведения объекта на резкость (резкость обычно наводят на околоманушечную поверхность). Это важное обстоятельство, так как при рабочем увеличении  $6 \times 0.6$  видимая зона резкости достаточно протяженна, но чем дальше раковина будет расположена от оптимальной (срединной) зоны резкости, тем контур будет казаться более выпуклым и наоборот, чем ближе макушка будет расположена к окуляру микроскопа, тем более плоским будет выглядеть контур створки. Рекомендуется поднимать мелкие раковины до уровня просмотра среднеразмерных моллюсков, а не опускать микроскоп к раковине, иначе значительно изменятся расставание зеркала до рисовального столика, что также приводит к искажению контура. Наиболее крупные раковины, створки которых лишь частично помещаются в смотровом поле и занимают все его пространство (сверху донизу) по периферии, будут выглядеть более плоскими из-за суммирования оптических дефектов.

#### *Невысокое качество исходного материала.*

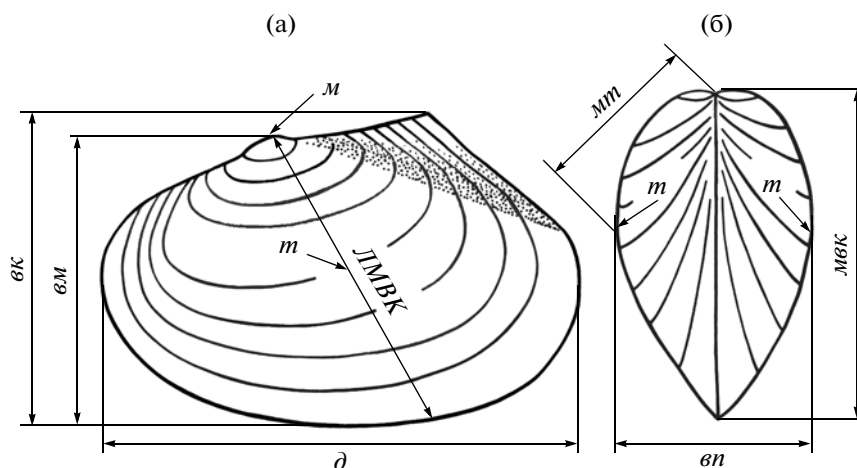
Иногда специалисты вынуждены пользоваться коллекционным материалом низкого качества. В основном это относится к раковинам, собранным в береговых выбросах (раковины в подобных случаях часто плохой сохранности, находятся на разных стадиях разрушения или сильно корродированы), либо в биотопах, где по каким-либо причинам образуются уродливые формы. В результате даже типовой материал может быть представлен особями с утраченными значимыми признаками (на-

пример, лектотип *Kurilinaia middendorffi* (Rosen), голотипы *Middendorffiaia ussuriensis* Moskv. et Star., *M. arsenievi* Moskv. et Star. и *Buldowskia starobogatovi* Moskv. имеют сильно изъеденную раковину) или с уродствами, которые по ошибке могут приниматься в качестве систематических признаков (например, у голотипа *Nodularia lebedevi* Zatr. et Star.) (Богатов, 2012).

*Деформация кривизны створки.* У многих крупных *Vivalvia* в процессе роста на раковине образуются наросты, локальные выпуклости, складки, выемки, выровненные площадки и т.д. На практике бывает трудно, а подчас и невозможно определить, является ли наблюдаемая траектория нарастания створки естественным процессом или дефектом роста. Кроме того, у двустворчатых моллюсков с возрастом может наблюдаться усиление общей деформации раковины. При этом кривые профилей близких форм часто нивелируются. Дополнительно (вторично) раковины деформируются в отсутствие тела при последующем длительном хранении. Форма спирали у раковины заметно изменяется в результате растрескивания створок.

При оценке кривизны раковин следует иметь в виду, что чем дальше поверхность створки расположена от макушки, тем большее число дефектов проявляется на кривой контура. Однако даже небольшие дефекты в макушечной области раковины могут оказаться более значимыми при идентификации моллюсков. Оценивая формы спиралей как разные, необходимо также учитывать, что различия между выделенными кривыми должны превышать ошибки, возникающие при прорисовке контуров. В первом приближении такие ошибки находятся опытным путем. Для этого, например, делается несколько рисунков одного и того же объекта, причем створка перед каждой новой прорисовкой устанавливается под микроскопом заново. Кроме того, рекомендуется сравнивать рисунки контуров левой и правой створок одной и той же раковины. Затем рисунок левой створки сопоставляется с перевернутым изображением рисунка правой створки.

*Учет родовой принадлежности моллюсков.* Компаративный метод не предназначен для определения родовой принадлежности моллюсков. Однако если исследуются *Vivalvia* со сходной формой раковины, но принадлежащие к разным родам, то в отсутствие в силу каких-либо обстоятельств ключевых родových признаков (молодая раковина, отсутствие мягкого тела или макушечной скульптуры и т.д.) их родовую принадлежность легко спутать. Если же родовая принадлежность моллюсков установлена точно, то при утрате или отсутствии иных значимых видовых признаков видовую принадлежность раковин можно определить именно с помощью компара-



**Рис. 8.** Основные промеры раковин крупных двустворчатых моллюсков. а – вид сбоку, б – в позиции максимально выпуклого сечения.  $m$  – макушка,  $t$  – наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины,  $B$  – высота раковины у крыла,  $B_M$  – высота у макушки,  $D$  – длина раковины,  $B_N$  – выпуклость двух створок,  $mt$  – расстояние между макушкой и наиболее выступающей точкой боковой поверхности раковины,  $ЛМВК$  – линия максимально выпуклого контура/сечения на боковой поверхности створки,  $B_{MK}$  – высота максимально выпуклого контура.

торного метода. Хорошим примером в этом отношении может служить исследование видов из рода *Kunashiria*, обитающих на восточном склоне Сихотэ-Алиня. При первоначальном определении эти моллюски были отнесены к роду *Amurandonta* (Затравкин, Старобогатов, 1984), затем объединены в новый род *Arsenievinaia* (Затравкин, Богатов, 1987) и лишь позже переведены в род *Kunashiria* (Старобогатов и др., 2004). Применение компараторного метода и статистическая оценка основных промеров раковины позволили разобраться с синонимией видовых названий (Саенко и др., 2009).

**Миф 5: разные по кривизне контуры створок должны различаться по средним соотношениям выпуклости раковины к ее высоте.** Кафановым (1975) было показано, что логарифмическая спираль, по траектории которой происходит прирост края раковины некоего двустворчатого моллюска, может быть описана соотношением выпуклости створки ( $B$ ) к ее высоте ( $N$ ). Это действительно так, но данное утверждение имеет лишь частичное отношение к практике исследования крупных двустворчатых моллюсков. Дело в том, что в работе Кафанова речь идет о классических логарифмических спиральных, а под “соотношением выпуклости створки к ее высоте” следует понимать отношение ширины логарифмической спирали ( $S$ ) к ее высоте ( $H$ ) (рис. 16).

Как было отмечено выше, у многих видов моллюсков не все контуры максимально выпуклых сечений створок относятся к типу логарифмических спиралей. Более того, если кривая МВК створок даже и близка к логарифмической спирали, то боковая проекция данной спирали на раковину, как правило, находится под углом, иногда

значительным, к линии, по которой измеряется высота раковины (рис. 8а). При этом у разных особей, в том числе у разноразмерных раковин, такой угол может быть разным. Точное измерение высоты раковины может также осложняться изъеденностью створок, отсутствием или искривлением лигамента у сухих раковин, наличием у части особей вогнутого брюшного края (как, например, у *Margaritiferidae*), сломанного крыла или гребня и т.д. Следовательно, с помощью отношения выпуклости раковины (или отдельной створки) к ее высоте ( $B/N$ ) невозможно точно описать кривизну МВК или выделить раковины с близкими формами спиралей. Соотношение  $B/N$  позволяет различать лишь раковины, заметно отличающиеся по выпуклости створок.

Серьезные ограничения на применение в таксономии соотношений основных промеров раковины накладывает аллометрический рост многих видов двустворок. В связи с этим в определительных ключах такие соотношения характеризуют половозрелых моллюсков, имеющих, как правило, только средние размеры. Результаты промеров молодых и старых раковин в этом случае не учитываются либо специально оговариваются. Кроме того, принимается во внимание, что вариационная кривая, отражающая, например, изменение признака  $B/N$ , близка к нормальному распределению и имеет колоколообразный вид (Алимов, Богатов, 1975). Поэтому в определительных ключах приводятся не все полученные величины. Обычно указываются значения индексов от  $\pm 1$  до  $\pm 2$  стандартного отклонения, что охватывает соответственно от 68 до 95% выборки (исключение составляют ситуации, когда вид известен по единичным экземплярам).



Если формы МВК близки к логарифмическим спиральям, то, для того, чтобы различить раковины с разной кривизной контуров, можно применить отношение высоты МВК, которая находится по линии, проведенной между начальной точкой макушки и брюшным краем через точку створки, наиболее удаленную от комиссуральной плоскости, к выпуклости раковины (рис. 8). В отдельных случаях полезно оценить отношение расстояния между вершиной макушки и точкой, наиболее удаленной от комиссуральной плоскости, к выпуклости раковины (рис. 8б) (Богатов, 2007). В то же время и в данных ситуациях результаты могут оказаться приблизительными, если проекция МВК на комиссуральную плоскость отличается от прямой линии и имеет выгнутую форму (см., например, рис. 6б).

Таким образом, исследователи не имеют возможности четко различать створки с разными контурами по показателю  $B/N$ , что, например, было показано Сергеевой с соавт. (2008) при изучении европейских *Margaritifera*. Важно понимать, что отношение  $B/N$ , как наиболее простой и доступный способ диагностики, можно использовать только для предварительного определения моллюсков, контуры радиальных сечений которых близки к логарифмическим спиральям. При этом имеется в виду, что такие определения в дальнейшем будут проверены иными методами.

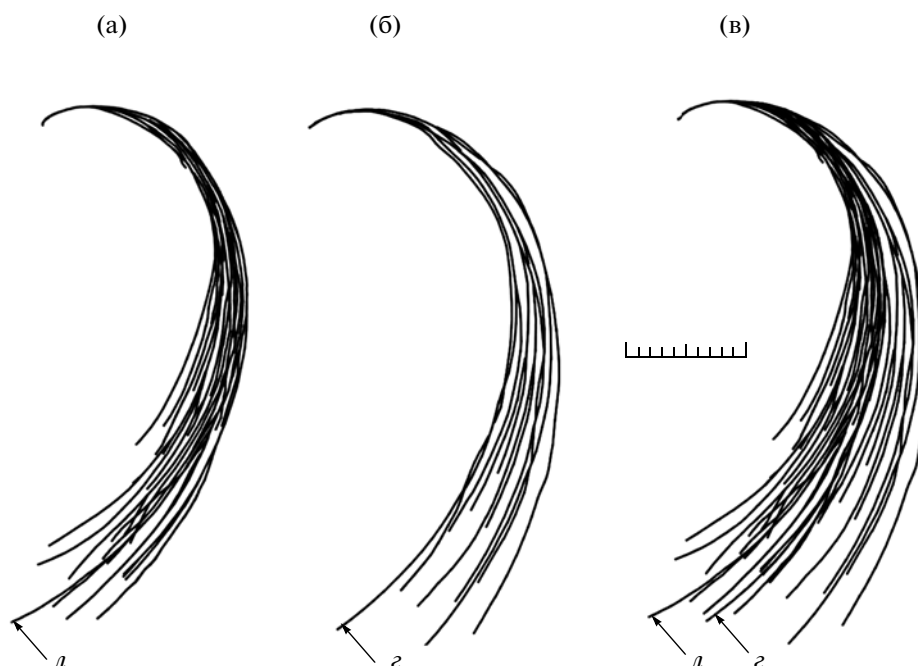
**Миф 6: каждому виду двустворчатых моллюсков свойственна определенная форма контура.** Компаративный метод с успехом используется для видовой идентификации некоторых брюхоногих моллюсков, например представителей родов *Cochlicopa* (наземные моллюски) или *Juga* (пресноводные моллюски). При этом в последнем случае видоспецифичность формы оборотов раковины подтверждена анатомически (Расщепкина, 2007). По-видимому, можно говорить о видоспецифичности поперечных сечений створок у некоторых мелких двустворчатых моллюсков семейств Euglesidae, Pisidiidae и Sphaeriidae (Алимов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1971; Корнюшин, 2002 и др.). Видоспецифичность контуров крупных *Bivalvia* в настоящее время не может быть однозначно принята, если, конечно, иметь в виду кривизну не фронтального, а максимально выпуклого сечения створок. При условии правильной установки раковины проблематичность данной ситуации определяется несколькими факторами.

Во-первых, кривизна спирали может быть сходна у разных видов, в том числе принадлежащих к разным родам и подсемействам. Например, неразличимы по контурам створок два вида рода *Unio* — *U. pictorum* (L.) и *U. longirostris* (Rossm.), две пары видов рода *Dahurinaia* — *D. dahurica* (Midd.) и *D. suffunensis* Moskv., а также *D. komarovi* Bog.,

Proz. et Star. и *D. ussuriensis* Bog., Proz. et Star. Среди видов, принадлежащих к разным родам, одинаковые контуры профилей имеют, например, южно-приморский вид *Buldowskia flavotincta* (Martens) и голотипы представителей амурской малакофауны: *Amuranodonta pulchra* (Bog. et Star.) и *Anemina fuskoviridis* (Moskv.). Среди видов, принадлежащих к разным подсемействам, очень близкие контуры створок имеют, например, *U. pictorum* (подсем. Unioninae), *Nodularia schrenckii* (Westerlund) (подсем. Nodulariinae) и *Crassiana musiva* (Spengler) (подсем. Psilunioninae). Аналогичные ситуации встречаются и у мелких двустворчатых моллюсков (Корнюшин, 2002).

Во-вторых, у раковин с многочисленными деформациями контуры отдельных особей могут значительно отклоняться от некоторой средней формы. Наиболее заметный разброс кривых наблюдается у тонкостенных моллюсков с широкими макушками, например у беззубок родов *Sinanodonta*, *Anemina*, *Amuranodonta*. В частности, Москвичева (1973) под руководством Старобогатова среди амурских *Anemina*, несмотря на изначальное многообразие наблюдаемых форм контуров, выделила только три вида: *A. buldowskii* (Moskv.), *A. shadini* (Moskv.) и *A. fuskoviridis* (Moskv.), которые перечислены по мере уменьшения выпуклости раковин. Как показали недавние исследования автора статьи, формы МВК лектотипа *A. shadina* и голотипа *A. fuskoviridis* близки друг к другу, но отличаются от средних форм контуров особей данных видов, которые, впрочем, не имеют четких различий (рис. 9). Тем не менее пока нет оснований рассматривать названия этих видов в качестве синонимов, так как выделение *A. shadini* и *A. fuskoviridis* основывалось не только на форме контуров, но и на морфологии самих раковин. В частности, у первого вида это овальная раковина с высокой куполообразной примакушечной областью (молодые раковины могут быть удлинено-овальными, но куполообразная макушка сохраняется), а у второго — удлинено-овальная раковина с примакушечной областью в виде широкого несимметричного поднятия.

В-третьих, проблема видоспецифичности контуров крупных двустворчатых моллюсков может быть рассмотрена с трех основных позиций: кривые контуров двустворок (в том числе разных видов с ограниченным разбросом форм контуров вокруг некоторых средних положений) видоспецифичны; кривые контуров двустворок невидоспецифичны, т.е. все различия в формах контуров отражают внутривидовую изменчивость; могут быть виды как с видоспецифичными контурами (в том числе с одним или несколькими достоверно различимыми контурами), так и с широким диапазоном невидоспецифичных разнообразных контуров.



**Рис. 9.** Максимально выпуклые контуры раковин видов рода *Anemina*: а — раковины, хранящиеся в Зоологическом институте РАН под названием *Anemina shadini* (л — лектотип); б — голотип (з) и паратипы *A. fuskoviridis*; в — *A. shadini* и *A. fuskoviridis* в совмещенном варианте.

Очевидно, что проблема признания видоспецифичности или невидоспецифичности контуров относится в основном к моллюскам, физиономически близким по форме раковины и отличающимся друг от друга лишь кривизной МВК и признаками, которые определяются этой кривизной (например, отношением выпуклости раковины к ее высоте). В пользу косвенного подтверждения самостоятельности подобных видов (их малакологи еще называют “компараторными видами”) могут служить наблюдения о пространственной изоляции некоторых из данных форм. Например, среди видов южно-приморского рода *Buldowskia*, наиболее плоский “компараторный вид” *B. koreana* Vog. et Star. обитает на самом юге Приморского края (бассейн р. Рязановки и южнее), в то время как наиболее выпуклый — *B. suifunica* (Lindholm) — много севернее (в бассейнах рек Раздольной и Кневичанки).

Нельзя исключать возможность, при которой отдельные “хорошие” виды могли бы состоять из нескольких вариаций с достоверно различимыми контурами створок. Если допустить, что подобные многоконтурные виды существуют, то в рамках каждого из них вряд ли следует ожидать большого числа форм. Исследования автора позволяют утверждать, что в рамках физиономически сходных групп моллюсков имеется весьма ограниченное число форм (в современном представлении видов)

со специфической кривизной створок — от максимально выпуклой до наиболее плоской. Подобных достоверно различимых форм в большинстве случаев оказалось не более четырех. До тех пор пока не будут выявлены механизмы формообразования спиралей раковин, трудно определить универсальность данного “правила”.

Необходимо обратить внимание на особенности размножения двустворчатых моллюсков, когда оплодотворение яиц и развитие глосидий происходит в полости самки. При высокой плотности разных видов двустворок высока вероятность образования в природе многочисленных гибридных форм раковин с разной кривизной створок.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Компараторный метод не может быть панацеей в решении таксономических проблем двустворчатых моллюсков. Форма спирали/кривой контура это лишь один из многих морфологических признаков раковины, которые у одних видов могут быть существенными, а у других — несущественными.

Ранее все более-менее заметные различия контуров фронтальных сечений створок интерпретировались как видовые. Недостаточная проработка первых версий метода привела к неоправданному описанию новых видов. Предложена новая

модификация компараторного метода, основанная на исследовании формы максимально выпуклого контура поперечного сечения створки. Это сечение проходит от макушки через точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссуральной плоскости. Максимально выпуклый контур раковины не изменяется с увеличением размеров моллюсков, что дает возможность исправить таксономические ошибки, допущенные на начальных этапах применения компараторного метода. Очевидно, что нет необходимости искать разницу или ее отсутствие между “компараторными видами” иными современными дорогостоящими методами (например, молекулярно-генетическим), если с позиций модифицированного метода объекты изучения представляют собой одно и то же. Тем не менее валидность “видов”, выделенных новым методом, должна быть поддержана, либо не поддержана другими подходами и методами.

При исследовании роста двустворчатых моллюсков невозможно обойти вниманием феномен образования разных форм контуров. Компараторный метод не дает ответа на вопрос, являются ли выделенные с его помощью формы контуров доказательством самостоятельности видов или внутривидовой изменчивости. Однако компараторный метод (при его корректном применении) на сегодня является единственным способом, позволяющим эффективно оценивать степень выпуклости створок даже у близких форм (в отличие, например, от подобной оценки с использованием соотношения  $V/N$ ). Если форма спиралей/кривых будет востребована для решения определенных научных проблем (это не обязательно должны быть таксономические проблемы), будет востребован и компараторный метод, обогащенный, в частности, иными подходами и возможностями, позволяющими видимое в микроскоп изображение контура створки оценивать не только с помощью рисовального аппарата, но и с помощью соответствующих компьютерных технологий и программ.

По-видимому, таксономические проблемы, возникшие в связи с внедрением компараторного метода, будут решаться в рамках будущих исследований. Очевидна необходимость дальнейшего изучения закономерностей формообразования раковин *Bivalvia*, а также применимости спиралей или иных форм контуров створок для того, чтобы различать виды, основываясь на количественных исследованиях закономерностей роста моллюсков.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН (грант 12-1-П30-01).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* Особенности жизненного цикла и роста пресноводного моллюска *Sphaerium corneum* (L.) // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 2. С. 192–199.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В.* Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 1. С. 27–31.
- Богатов В.В.* Беззубки рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 2007. Т. 80. № 2. С. 147–153.
- Богатов В.В.* Как правильно применять компараторный метод при диагностике крупных двустворчатых моллюсков // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: Тез. докл. междунар. науч. конф. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. С. 244.
- Богатов В.В.* Перловицы Амура подсемейства *Nodulariinae* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 4. С. 393–404.
- Богатов В.В., Колпаков Е.В.* Новые сведения о фауне крупных двустворчатых моллюсков внутренних водоемов северо-восточного Приморья // Бюл. Дальневост. малаколог. о-ва. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 7. С. 94–98.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А.* Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Жадин В.И.* Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В.* Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: Определитель. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 152 с.
- Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И.* Новые виды подсемейства *Unionoidea* (Bivalvia, Unioniformes) Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 12. С. 1785–1791.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И.* Род *Melanopsis* (Gastropoda Pulmonata) и его представители, обитающие в водоемах СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 10. С. 1471–1483.
- Кафанов А.И.* 1975. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 10. С. 1457–1467.
- Кафанов А.И.* К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: КМК, 2007. С. 5–16.
- Корнюшин А.В.* О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестн. зоол. 2002. Т. 36. № 1. С. 9–23.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И.* Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1971. № 5. С. 7–11.
- Москвичева И.М.* Моллюски подсемейства *Anodontinae* (Bivalvia, Unionidae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 6. С. 822–834.

- Расценкина А.В.* Строение палиального овидукта моллюсков семейства Pleuroceridae (Gastropoda, Cerithioidea) с юга Дальнего Востока России // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 3. С. 279–285.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В.* О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 11. С. 1–13.
- Сергеева И.С., Болотов И.Н., Беспалая Ю.В. и др.* Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 1. С. 119–122.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И.* Морфология раковины и микроанатомия // Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1990. С. 4–31.
- Старобогатов Я.И., Толстикова Н.В.* Моллюски // История озер СССР. Л.: Наука, 1986. С. 156–164.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М.* Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски; полихеты; немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 9–491.
- Graf D.L.* Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proc. ANSP. 2007. V. 156. P. 71–88.
- Owen G.* Shell-form in the Lamellibranchia // Nature (L.). 1952. V. 170. P. 148–149.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N.* The comparative method of taxonomic studies of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malakol. Abh. Mus. Tierkund. Dresden. 1991. Bd 15. S. 149–159.
- Thompson A.W.* Groth and Form. Cambridge; New York: Univ. Press, 1946. 1116 p.
- Wilbur K.M., Owen G.* Growth // Physiology of Mollusca. New York; London: Acad. Press, 1964. V. 1. P. 211–242.

## Does the comparator method has a future in diagnosing large bivalves (Bivalvia: Unionida)?

V. V. Bogatov

*Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,  
pr. Stoletiya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia  
e-mail: vibogatov@mail.ru*

It is shown that the contours of the frontal sections of valves in shells of different size of the same species run through different parts of the valve. A new modification of the comparator method is proposed, which allows studying the shape of the maximum convex contour of the cross-section of the shell.