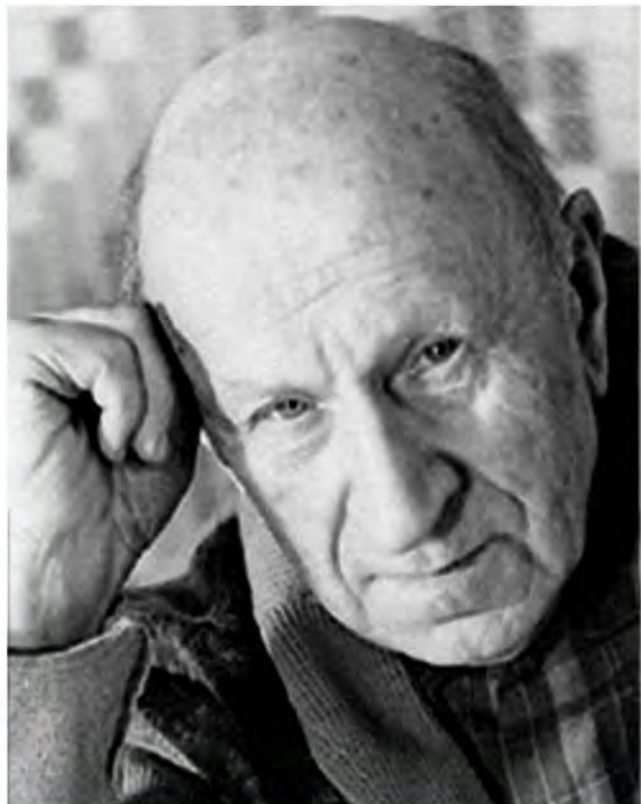


ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ



VI ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

2015

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ И ФОРМА РАКОВИНЫ У ПРЕСНОВОДНЫХ UNIONIDAE (BIVALVIA)

© 2015 В.В. Богатов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

TAXONOMIC PROBLEMS AND FORM OF A SHALL AT FRESH-WATER UNIONIDAE (BIVALVIA)

Victor V. Bogatov

Institute of Biology and Soil Sciences of the FEB RAS, Vladivostok

e-mail: vibogatov@mail.ru

Считается, что таксономия крупных пресноводных Unionidae крайне запутана. По мнению Графа [Graf, 2007], это вызвано наличием двух конкурирующих концепций, определяющих содержание понятия «вида»: биологической концепции вида (БКВ) и компараторного метода (КМ). Граф отмечал, что при использовании КМ виды различались по единственной характеристике: форме (кривизне) фронтального контура створки (такие виды стали называть «компараторными»), в то время как БКВ учитывала комплекс признаков. Кроме того, был сделан вывод, что выделенные компараторным методом «виды» не имеют эволюционной или биологической базы, а сама концепция КМ является типологической.

Здесь следует уточнить, что компараторный метод (термин введен Я.И. Старобогатовым в 1970-х годах) представляет собой лишь совокупность приемов для исследования и сопоставления внешних контуров раковин двустворчатых моллюсков, причем как фронтальных (в современном понимании – максимально выпуклых контуров), так и боковых контуров (виды сбоку или сверху). КМ не дает ответа на вопрос, являются ли выделенные с его помощью формы контуров доказательством самостоятельности видов или внутривидовой изменчивости. Однако этот метод при его корректном применении на сегодняшний день является единственным способом, позволяющим эффективно оценивать степень выпуклости (кривизны) створок даже у близких форм (в отличие, например, от подобной оценки с использованием соотношения выпуклости раковины к ее высоте или других соотношений основных промеров раковины).

Заметим, что форма контуров раковин и степень их выпуклости уже давно применяются в качестве таксономических признаков для определения не только «компараторных», но и «биологических» видов [Жадин, 1938, 1952; Богатов, 2014]. При этом следует иметь в виду, что форма спирали/кривой поперечного сечения створок – это один из многих морфологических признаков раковины, которые у отдельных видов могут быть существенными, а у других – не существенными. Интерпретация же полученных результатов, например, разделение видов по кривизне фронтального сечения створок, была основана не на КМ, а на концепции образования логарифмических спиралей у представителей животного мира Томпсона [Thompson, 1946]. Так что биологические основания для оценки таксономической значимости кривизны поперечных контуров створок были вполне оправданы.

Тем не менее, критика КМ во многом оказалась справедливой по отношению к способу сопоставления раковин на основе контуров фронтальных сечений. В частности, начиная с 70-х годов прошлого столетия, все более-менее заметные различия контуров фронтальных сечений створок многими отечественными малакологами воспринимались как видовые, что привело к неоправданному описанию новых видов. Дело в том, что при просмотре «классических» контуров фронтальных сечений разноразмер-

ных раковин, исследователи всегда имели дело с разными участками створок, т.е. с бесконечным многообразием форм спиралей/кривых, поскольку в период роста моллюсков задняя часть их створок с большей скоростью отодвигается от комиссуральной плоскости, по сравнению с передней частью раковины.

При исследовании роста двустворчатых моллюсков и выявлении таксономически значимых морфологических признаков их раковин невозможно обойти вниманием феномен образования разных форм контуров. В связи с этим, была разработана новая модификация компараторного метода, основанная на исследовании формы максимально выпуклого контура (МВК) поперечного сечения створки [Богатов, 2014]. Это сечение проходит от макушки через точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссуральной плоскости. Таким образом, МВК представляет собой максимально выпуклую траекторию, по которой происходит нарастание раковин. МВК не изменяется с увеличением размеров моллюсков, что дает возможность сопоставлять разноразмерные раковины.

Новая модификация КМ позволила в пределах некоторых европейских и дальневосточных родов выделить группы особей, четко различающиеся по кривизне МВК створок: от максимально выпуклых до наиболее плоских. Интересно, что число таких групп, как правило, не превышало 4-х. В отдельных случаях выделение групп оказалось невозможным из-за наличия переходных форм (например, у представителей рода *Anemina*). Все выделенные по кривизне МВК моллюски считались разными видами, хотя нельзя исключить наличия в природе и так называемых «многоконтурных» видов. Решению этого вопроса могли бы помочь молекулярно-генетические исследования. Однако первые попытки подобной оценки, предпринятые на примере европейских и дальневосточных жемчужниц (*Margaritifera* и *Dahurinaia*, соответственно), оказались неудачными [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Клишко, 2014]. Дело в том, что компараторные виды исследователи определяли по соотношению основных промеров раковины, что не позволяет проводить достоверную идентификацию моллюсков (отношение ширины раковины к её высоте может быть применено только к логарифмическим спиральям, в то время как кривизна МВК жемчужниц не соответствует этому правилу). Кроме того, в работе Клишко был явный перебор по числу исследованных внутривидовых форм. Их оказалось 5: *prozorovae*, *dahurica*, *ussuriensis*, *tiunovae* и *transbaicalica*. Причем последняя форма ранее была описана как новый вид (Клишко, 2008), название которого в дальнейшем при помощи модифицированного КМ было сведено в синоним с *D. ussuriensis* Bog. et Star. [Богатов, 2012a]. Клишко с новой синонимией не согласилась, указав, что «...f. *transbaicalica* легко отличалась от f. *ussuriensis*, f. *tiunovae* и других по форме кардинального зуба правой створки» [Клишко, 2014, с. 482]. В частности, ею было отмечено, что «проведенное Богатовым [2012] сравнение и сделанный вывод в отношении замкового аппарата голотипов *D. ussuriensis* и *D. transbaicalica* не корректны. Явное отличие зуба правой створки этих голотипов показано в данной работе» [Клишко, 2014, с. 486]. Итак, замечу, что зубы у двустворчатых моллюсков – это единое образование. Не могут зубы в одной створке характеризовать одну форму/вид, а в другой створке – другую. В качестве доказательства своего тезиса Клишко привела фотографии зубов голотипов (рис. 1). По этому поводу можно лишь пояснить, что на приведенных фото зубы у моллюсков не имеют принципиальных различий, характеризуются конической формой, но заметно различаются размерами, на что указывают пропорции мускульных отпечатков. Исключительно поэтому зуб в более крупной раковине оказался более разросшимся и заостренным (на фото зубы почему-то были приведены к одному размеру), причем, полезно помнить, что степень разрастания и деформации старых зубов может быть разной. И еще одно

замечание: из бассейна Верхнего Амура достоверно известно 2 вида жемчужниц – *D. dahurica* Midd. и *D. ussuriensis*, при доминировании *D. ussuriensis*. По-видимому, доминирующий вид и был «проанализирован» Клишко.

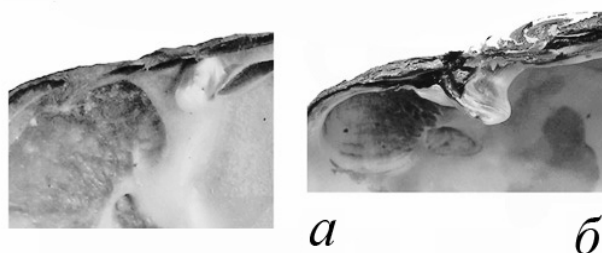


Рис. 1. Кардинальные зубы у голотипов *D. ussuriensis* (а) и *D. transbaicalica* (б) (по: Клишко, 2014, рис. 6 в-г.).

Исследование формы раковины у видов, выделенных модифицированным КМ, показало их крайне высокую изменчивость по иным параметрам. Было установлено, что при определенных условиях приподнятая над грунтом задняя часть раковины может замедлять или (реже) ускорять свой рост, в то время, как погруженная в грунт передняя часть раковины обычно сохраняет свои пропорции (рис. 2). Выявленные изменения скоростей роста, по-видимому, связаны с воздействием на край мантии, отвечающей за секреторную деятельность, метаболитов сообщества перифитона, развивающегося на открытых участках створок и состоящего, в основном, из водорослей, бактерий и грибов. В результате общая форма створок может заметно искажаться. Очевидно, что подобные искажения формы моллюсков не имеют таксономического значения.

При исследовании боковых контуров створок унионид, в том числе по линиям нарастания (в этом случае раковину для просмотра устанавливали перпендикулярно соответствующей комиссуральной плоскости, определяемой по линиям роста) было обнаружено, что линии роста наиболее раннего времени образования у экземпляров с искаженной формой, как правило, близки к «стандартной» форме раковины (рис. 3). Вероятно это связано с тем, что молодые раковины практически полностью погружены в грунт, при этом удельная скорость роста их раковины максимальна. В результате в первые годы жизни моллюсков перифитонное сообщество на заднем крае раковины не развивается.

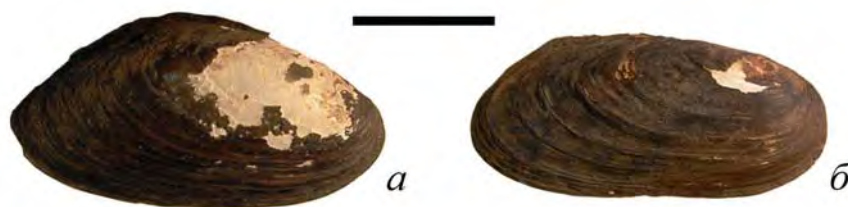


Рис. 2. *Pseudanodonta elongate* (Holl.): а – экз. с неразвитым задним краем, басс. р. Медведица, Саратовская обл. (коллекция ЗИН); б – форма с разросшимся задним краем, р. Днепр (ЗИН); масштаб 3 см.



Рис. 3. Раковины перловицы *Crassiana crassa* (Philip. In Retz.):
а – стандартная форма (р. Ока у Калуги, коллекция ЗИН);
б – форма с разросшимся задним краем (из коллекции Вестерлюнда, ЗИН);
в – та же раковина: часть створки с линиями роста раннего времени образования;
масштаб 1 см.

Было установлено, что изменения формы моллюсков, связанные с задержкой или ускорением роста задней части раковины, часто принимались за таксономические признаки, в том числе для выделения «биологических» видов и иных таксонов. В качестве примера можно привести дальневосточный вид *Buldowskia suifunica* (Lindholm), голотип которого имеет макушками, расположенные близ середины раковины из-за её короткой задней части (т.е. округло-овальную форму) (рис. 4а). Учитывая перечисленные признаки, Жадин [1938] первоначально отнес данный экземпляр к особому варианту *Anodonta arcaiformis* var. *suifunica* Lindholm, а затем [Жадин, 1952], не выделяя варианта, и к *A. arcaiformis* Heude, поскольку настоящий «*arcaiformis*» имеет сходное положение макушек. В то же время, на рис. 4б хорошо видно, что линии роста первого и второго годов жизни моллюска образуют удлиненно-овальные контуры с положением макушки, заметно сдвинутой к переднему краю створок (рис. 4б). Такая форма раковины оказалась типичной для приморских *Buldowskia* (см., например, *B. suifunensis* (Shadin), рис. 4в)



Рис. 4. Раковины *Buldowskia*: голотип *B. suifunica* (а – лев. створка, вид сбоку;
б – та же створка, вид сверху); паралектотип *B. suifunensis* (коллекция ЗИН);
масштаб 3 см.



Рис. 5. *Unio tumidus*: а, б – левая створка, масштаб 3 см;
в – та же створка с линиями роста раннего времени образования
(Германия, коллекция ЗИН), масштаб 2 см;
г – *U. protractus* (р. Ивица, Тверская обл.; коллекция БПИ), масштаб 3 см.

Еще один пример связан с европейским видом *Unio tumidus* Phil. in Retz., 1788, отличительным признаком которого считается клиновидно-заостренная форма раковины (рис. 5а). Однако на рисунке 5б видно, что контуры линий роста первого и второго года жизни у *U. tumidus* имеют типичную для представителей рода *Unio* эллиптическую форму (см., например, *U. protractus* Lindholm, рис. 5в). Образование же «клина» происходит в результате последующего замедления роста задней части спинного и верхней части заднего краев раковины. Полученные результаты ставят под сомнение правомерность выделения не только «биологического» вида *U. tumidus*, но и подрода *Tumidiana* в целом.

Ранее [Алимов, Богатов, 1975] на примере беззубки *Anodonta piscinalis* Nilsson было показано, что замедление роста задней части раковины (в то время это связывалось с особыми трофическими условиями) происходит с увеличением глубины местообитания. При этом моллюски на глубинах вне фотической зоны были представлены исключительно укороченными формами. Кроме того, раковины разных видов с укороченным задним краем чаще всего отмечались на загрязненных участках водоемов. Наряду с этим, в биотопах с загрязненным анаэробными бактериями грунтом, замедление роста раковины могло наблюдаться и на переднем крае стророк.

В некоторых случаях замедление роста заднего края раковины могло носить временный характер, что, например, было отмечено у голотипа *Nodularia lebedevi* (Zatr. et Star.). В результате раковина приобрела овальную форму. Это обстоятельство явилось основанием для описания не только нового вида, но и нового подрода *Amurunio* (Zatr. et Star.). Полезно отметить, что при описании вышеперечисленных таксонов кривизна поперечного сечения створки не принималась во внимание. Впоследствии *N. lebedevi* был переопределен как *N. schrencki* (West.) [Богатов, 2012б].

Крупные двустворчатые моллюски действительно очень изменчивы и их таксономия запутана. Ситуация осложняется еще и тем, что при высокой плотности разных видов унионид высока вероятность образования в природе гибридных особей. На это обстоятельство указывал еще Жадин [1952]. Гибриды встречаются единично, но не так уж и редко. Учитывая все вышесказанное, важно подчеркнуть необходимость более интенсивного изучения двустворок с применением комплекса традиционных и современных методов, в том числе молекулярно-генетических. Очевидно и другое: решение таксономических проблем Unionidae не может быть достигнуто в простом отрицании КМ. Не вызывает сомнения актуальность дальнейшего изучения формообразования раковин Bivalvia, основанного, главным образом, на понимании количественных закономерностей роста моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

- 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.** Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, Dahurinaia) бассейна Амура // Зоол. журн. 2012а. Т. 91, № 3. С. 273-276.
- Богатов В.В.** Перловицы Амура подсемейства Nodulariinae (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012б. Т. 91, № 4. С. 393-404.
- Богатов В.В.** Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionida)? // Изв. РАН, сер. биол. 2014. № 3. С. 309-320.
- Болотов И.Н., Махров А.А., Беспалая Ю.В. и др.** Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Изв. РАН, сер. биол. 2013. № 2. С. 245-256.

- Жадин В.И.** Моллюски. Семейство Unionidae. М.; Л.: АН СССР. 1938. Фауна СССР. Т. IV. Вып. 1. 170 с.
- Жадин В.И.** Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 376 с.
- Клишко О.К.** *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд // Вестн. зоологии. 2008. Т. 42, № 4. С. 291-302.
- Клишко О.К.** Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifers dahurica* Middendorff, 1850 // Изв. РАН, сер. биол. 2014. № 5. С. 481-491.
- 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.
- Graf D.L.** Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proc. Acad. Natl Sci. Philadelphia. 2007. V. 156. P. 71-88.
- Thompson A.W.** Growth and Form. Cambridge; N. Y.: Univ. Press, 1946. 1116 p.