

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (БПИ ДВО РАН)

Совет молодых ученых БПИ ДВО РАН

Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ)

Школа естественных наук

***I ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ
КОНФЕРЕНЦИЯ***

***«Современные исследования
в биологии»***

25 - 27 сентября 2012 г.

г. Владивосток

**МОРФОГЕНЕЗ ДРЕВНЕЙШИХ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ
НАДСЕМЕЙСТВА VIVIPAROIDEA (GASTROPODA: ARCHITAENIOGLOSSA)**

Л.А. ПРОЗОРОВА¹, В.В. АНИСТРАТЕНКО²

¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

lprozorova@mail.ru

²Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

anistrat@izan.kiev.ua

Представлен краткий обзор по фауне, таксономии, палеонтологии и эволюции пресноводных яйцеживородящих моллюсков Viviparoidea. Рассмотрены основные тенденции морфогенеза живородок. Выявлены многочисленные случаи параллелизма или гомеоморфии у видов разного возраста из разных родов и семейств.

**MORPHOGENESIS OF ANCIENT FRESHWATER SNAILS OF SUPERFAMILY
VIVIPAROIDEA (GASTROPODA: ARCHITAENIOGLOSSA)**

L.A. PROZOROVA¹, V.V. ANISTRATENKO²

¹ Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok, Russia

² I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of NAS Ukraine, Kiev, Ukraine

lprozorova@mail.ru

A review of the fauna, taxonomy, paleontology and evolution of freshwater ovoviviparous snails Viviparoidea is presented. The main trends of morphogenesis are examined. Numerous facts of homeomorphy of species of different ages in different genera and families are revealed.

Пресноводные брюхоногие моллюски надсемейства Viviparoidea широко распространены на всех континентах кроме Южной Америки и Антарктиды. Эти древние крупные гребнежаберные яйцеживородящие улитки (живородки) обитают в большинстве речных и озерных систем от экваториальной до умеренной географических зон, зачастую являясь важным компонентом пресноводных сообществ. Вероятно, именно вынашивание яиц внутри тела способствовало успешной инвазии древних живородок в пресные воды и широкому распространению как ископаемых, так и современных форм.

Рецентная мировая фауна этой группы насчитывает более 500 видов, относящихся в разных системах после 2000 г. к 22 – 26 (по нашим подсчетам, к 33) таксонам группы рода и 3-4 таксонам группы семейства. С учетом палеонтологических данных разнообразие Viviparoidea как минимум удваивается, поскольку к настоящему времени описано не менее 26 вымерших родов и подродов живородок [3, 5, 12].

Живородки - наиболее старая (палеолимническая) из современных групп пресноводных моллюсков, перешедшая к жизни в континентальных водоемах в начале мезозоя (триас). Вследствие столь длительного филогенеза и хорошей сохранности в ископаемом состоянии крупных прочных раковин вивипароидей известно немало их месторождений различного возраста в разных точках планеты. Самые ранние из наиболее близких рецентным формам находки живородок датируются поздним мелом.

Древность данной группы подтверждается не только датировкой и разнообразием ископаемых находок, но также и целым рядом примитивных черт в организации современных представителей надсемейства [4]. В связи с этими особенностями Viviparoidea принято включать в состав неформальной группы Architaenioglossa [12], которой ранее придавался различный ранг вплоть до отряда [2].

Несмотря на длительную историю изучения Viviparoidea, данные по морфологии и филогении большинства его представителей крайне разрозненны или недостаточны, поэтому до сих пор не выработано единого непротиворечивого взгляда на систематику и генезис живородок. В современных таксономических системах рецентных Viviparoidea относят к трем подсемействам семейства Viviparidae – Viviparinae s. str., Lioplacinae (=Campelominae),

Bellamyinae [12], либо к 3-4 отдельным семействам – Viviparidae, Lioplacidae, Bellamyidae, Amuropaludinidae [4, 6].

Наиболее продвинутой и процветающей группой считается семейство Bellamyidae, широко представленное в Африке, Восточной Азии, Австралии и интродуцированное к настоящему времени также в Европу и Северную Америку. При этом в Африке и Индостане (кроме низовий Ганга) обитают преимущественно представители *Bellamyia*, тогда как севернее и восточнее родовое разнообразие вивипароидей значительно больше. Близкое к Bellamyidae семейство Amuropaludinidae, описанное как эндемичное для Амура, вероятно, распространено также в бассейнах Янцзы и Меконга, где представлено другими родами. По сравнению с Bellamyidae гораздо менее широки ареалы Viviparidae (Европа и Северная Америка) и особенно Lioplacidae (восток Северной Америки), характеризующихся в целом более архаичной внешней и внутренней морфологией.

Первые представители вивипароидей обнаружены в триасовых отложениях востока Северной Америки [9]. В Европе настоящие Viviparidae появились не ранее мелового времени. Принадлежность к роду *Viviparus* находок из карбоновых отложений Англии (*V. carbonarius*) сомнительна. Многие исследователи полагают, что эти недостаточно крупные для живородок раковины (до 14 мм) принадлежат Bithyniidae [5, 11].

Не ясно также не только время, но и место происхождения Viviparoidea, главным образом, из-за неполноты палеонтологических данных. Нет сомнений (и с этим соглашается большинство исследователей), что становление Viviparoidea происходило в полупресноводных озерных водоемах. В Северной Америке, где найдены самые древние живородки, таким водоемом мог быть солонатоводный Ларамийский бассейн. Прашад [11] считал, что первые Viviparoidea возникли в Северной Америке, мигрировали в Азию через Берингийский пролив и расселились по Старому Свету. В то же время он не исключал, что вселение живородковых могло параллельно происходить в Азии, где располагается центр биоразнообразия надсемейства.

Что касается морских и солонатоводных предков, то еще в прошлом столетии живородок связывали с Trochidae и Turbinidae [11] вследствие сходства морфологии раковины живородок и силурийских родов *Turbonides* и *Trochides*. Однако, ни у трохид, ни у турбинид не были известны эстуарные формы, без которых невозможно представить переход предков Viviparoidea от обитания в морской среде к пресноводной. Это противоречие было преодолено А. Адамсом [1], описавшим род *Larina* из Turbinidae, включающий эстуарные виды с трохоидной раковиной. В дальнейшем близость живородок турбинидам была подтверждена в строении радулы и мягкого тела [4] и на этом основании предположено, что Viviparoidea отщепились от общего ствола, давшего начало также Trochoidea и Turbinoidea в ранней юре [2].

Об облике и организации солонатоводного предка живородок можно судить не только по ископаемым находкам, но и на основании наиболее примитивных черт, сохранившихся у Viviparidae и Lioplacidae. У этого гипотетического предка раковина была трохоидной формы подобно некоторым Viviparidae, крышечка имела спиральное ядро как у *Lioplax*, или даже была полностью спиральная, у самцов не было ни простаты как у Viviparidae, ни эйкуляторной камеры как у нынешних Lioplacidae [5].

В связи с достаточным палеонтологическим материалом эволюция живородок может быть рассмотрена на основании преобразований формы раковины. Однако здесь необходимо четко разделять общие эволюционные тенденции группы в пресноводных экосистемах и видообразование в древних озерах – крупных изолированных пресноводных водоемах с длительной геологической историей и эндемичной фауной.

Видообразование в древних озерах, имеющих непрерывную геологическую летопись, ярко иллюстрируется эволюционными рядами Неймайра, составленными раковинами разных видов с последовательным изменением формы. Наиболее известны ряды живородок *Viviparus* из «палюдиновых» слоев плиоценовых отложений Восточной Славонии [10], где в третичное время существовали гигантские опресненные водоемы. В самых нижних слоях

здесь встречаются формы с гладкой раковиной, не отличающиеся от современных речных *Viviparus* (*V. achatinoides* и производная от нее *V. neumayri*), а выше они замещаются все более скульптурированными, приобретающими резко выраженный периферический киль.

В Азии в качестве сходного примера можно привести плиоценовых *Bellamyidae* рода *Sinotaia* из кызылгирской свиты Чуйской впадины Горного Алтая, где в среднем миоцене-позднем плиоцене существовал древний водоем [3]. Живородки (наряду с другими группами моллюсков) поздне-плиоценового возраста образуют здесь прямые и разветвленные филогенетические ряды с основным направлением в сторону формирования резко-килеватых форм от *Sinotaia* s.str. до *Sibirotia* [3].

Исходно гладкораковинные формы, переходящие к обитанию в озерных условиях, обычно обретают скульптурированную раковину. Этот процесс неоднократно описан у живородок и других групп пресноводных моллюсков, обитавших в долгоживущих озерах разных регионов и в разные геологические эпохи. В некоторых случаях появлялись отклоняющиеся от типичного облика надсемейства резкоугловатые (Чуйское озеро) или чрезвычайно скульптурированные (Словения, пробайкальские водоемы восточной Сибири) виды. Такие сверхспециализированные формы являются результатом процесса, обозначенного Майерсом термином “supralimital specialization”.

Переходя к магистральному направлению морфогенеза живородок, отметим, что наиболее древние ископаемые формы мезозойского возраста отличались крупными размерами и развитой макроскульптурой. Палеогеновые формы семейства *Viviparidae* (*Paludina aspersus*, *P. novigentianus*, *P. lentus*, *P. orbicularis*) по большей части сохранили скульптурированность мезозойских предков, однако с конца олигоцена уже появляются гладкораковинные формы современного облика, отдаленно напоминающие европейские виды групп *achatinoides*, *subconcinus*. Эти морфологические преобразования обусловлены переходом живородок от обитания в крупных водоемах озерного типа к жизни в реках, что соответствует общей тенденции развития пресноводной биоты с середины мела до раннего палеогена.

В процессе эволюционной адаптации к речным условиям, независимо в разных семействах, исходная для вивипароидей трохоидная форма раковины постепенно преобразуются в «палюдиноидную», ребра и киль сглаживаются, сохраняясь в явном виде лишь на протоконхах. Это можно проиллюстрировать рядами вымерших европейских родов *Paludotrochus-Trochopaludina-Viviparoides* и *Paludotrochus-Leopaludina* [5], а также на примере восточно-азиатских современных родов: *Sinotaia-Idiopoma-Mekongia-Amuropaludina*, *Siamopaludina-Cipangopaludina* и *Trochotaia-Eyriesia*. Увеличение выпуклости оборотов прослеживается в рядах *Balkanipaludina-Viviparus* s.str.-*Sculptopaludina-Contectiana* и *Leopaludina-Callinina* у вивипарид [5] и *Sinotaia* s. str.-*Globotaia*, *Sinotaia-Idiopoma-Mekongia* у белламиид. В отдельных группах появляются бугорки на киях, что видно в рядах *Paludotrochus-Tulotoms-Tulotoma*, *Viviparus* s. str.-*Protulotoma*, *Sinotaia* s. str.-*Margarya*. Возможно, это преобразование связано с переходом к обитанию на каменистом грунте.

Некоторые тенденции филогенетических преобразований раковин могут быть выявлены путем сравнения телеоконха и протоконха. Нами проанализирована морфология эмбриональных раковин 14 родов и подродов живородок по литературным (11 родов) и оригинальным данным (7 родов и подродов). Как и в случае телеоконха к примитивным чертам отнесены различные скульптурные образования по степени их развитости (кили, ребра, щетинки), вытянутая трохоидная форма, а также высокая численность эмбрионов при мелких размерах. Отдельное рассмотрение протоконхов живородок с гладкими раковинами (*Cipangopaludina*, *Mekongia*, *Viviparus*, *Contectiana*, *Amuropaludina*) показало, что скульптурированность, утраченная у взрослых особей, сохраняется у эмбрионов в виде спиральных ребрышек и линий, снабженных периостракальными щетинками, или только спиральных линий. Очевидно, что при сходном строении телеоконха более продвинутому следует считать таксон с менее выраженной скульптурой протоконха. В этом смысле у

гладких азиатских живородок прослеживается ряды, повторяющие последовательности преобразований телеоконха: *Siamopaludina-Cipangopaludina*, *Idiopoma-Mekongia-Amuropaludina*.

Помимо формы и скульптуры следует также учитывать эволюционные преобразования в строении радулы и раковинной стенки. В отличие от последнего признака филогенез радулярного аппарата, довольно однотипного у современных живородок, не может быть изучен с использованием ископаемого материала. Представляется перспективным рассмотреть онтогенетические преобразования радул у эмбрионов различных возрастов, поскольку в ходе развития *Viviparus* и *Contectiana* уже отмечалось сокращение числа зубцов на всех 7 зубах поперечного ряда и уменьшение общего числа рядов радулы [8], что может быть связано с переходом современных таксонов от детритофагии к фильтрации пищи с помощью жабры.

Рассмотрение морфогенеза живородок показало многочисленные случаи параллелизма или гомеоморфии [1], т.е. сходства раковин у видов, не связанных непосредственным родством. Нередко такое сходство проявляют виды, существовавшие в разное время и в значительно удаленных друг от друга местах. Распространение гомеоморфии свидетельствуют о наличии целого ряда проблем и дискуссионных вопросов пространственной эволюции вивипароидей. Решение этих и прочих затронутых проблем требует комплексной ревизии ключевых представителей современных и ископаемых групп, начало которой положено в данной работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, гранты № 08-04-12 (НАНУ) и № 12-04-90408-Укр_а (РФФИ), а также проекта ОБН РАН №. 12-1-П30-01.

Литература

1. Анистратенко В.В. 1998. Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков) // Вестник зоологии, 32 (1-2): 98 -107.
2. Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1989. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР, 187: 4-77.
3. Попова С.М., Девяткин Е.В., Старобогатов Я.И. 1970. Моллюски кызылгирской свиты Горного Алтая. М.: Наука. 95 с.
4. Ситникова Т. Я., Старобогатов Я.И. 1982. Объем и систематический статус группы *Architaenioglossa* (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Зоол. журн., 61(6): 831 – 842.
5. Старобогатов Я. И. 1985. Родовой состав семейства *Viviparoidae* (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 135: 26-32.
6. Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Ч. 1. СПб.: Наука. С. 9-492.
7. Adams A., Angas G. 1864. Description of new species of shells, chiefly from Australia, in the collection of Mr. Angas // Proc. Sci. Meetings Zool. Soc. London, p. 35 – 40.
8. Falniowski A., Mazan K., Szarowska M. 1996. Tracing the viviparid evolution: radular characters (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae) // Malac. Abh. Mus. Tierkd, Dresden, 18(4): 43-52.
9. Henderson J.B. 1935. Fossil non Marine Mollusca of North America // Special paper Geol. Soc. Amer, .3. 313 p.
10. Neumayr M. 1872. Die geologische Stellung der slavonischen Paludinenthone // V.G.R. Bd. A. S. 305 – 348.
11. Prashad B. 1928. Resent and fossil Viviparidae // Mem. Indian Mus, 8: 153 – 251.
12. Taxonomy of the Gastropoda (Bouchet & Rocroi, 2005). 2011.Wikipedia. [http://en.wikipedia.org/wiki/Taxonomy_of_the_Gastropoda_\(Bouchet_%26_Rocroi,_2005\)](http://en.wikipedia.org/wiki/Taxonomy_of_the_Gastropoda_(Bouchet_%26_Rocroi,_2005)).