

УДК 594.153:591.428.2+591.473.2

А. В. Корнюшин

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КТЕНИДИЕВ И СИФОНАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIODEA (MOLLUSCA, BIVALVIA)

Строение жабр и мантии неоднократно использовалось в систематике надсемейства Pisidiodea, особенно рода *Pisidium* s. lat. Еще Уднер (Odhner, 1921) отметил полную редукцию наружной полужабры и вентрального (вводного) отверстия мантии у ряда видов и выделил их в подрод *Neopisidium*. Кюйпер (Kuijper, 1962) использовал эти же два признака (наряду со строением лигамента) для ревизии всей системы рода. Строение жаберного аппарата и сифональной мускулатуры учитывалось при составлении родовых диагнозов в работе Я. И. Старобогатова и Э. А. Стрелецкой (1967). Однако упомянутые таксономические ревизии основываются на немногих поверхностных наблюдениях, и для получения более полной информации необходимо подробное изучение большего числа видов. Кроме того, остаются нерешенными несколько важных сугубо морфологических проблем. В частности, не выяснен общий план строения мантийной мускулатуры и происхождение мантийных мышц. Что касается жаберного аппарата, то известно, что его рост и дифференцировка продолжаются в течение всей жизни моллюска. В то же время онтогенез ктенидия изучен достаточно подробно только у *Sphaerium corneum* (L.) (Wasserloos, 1911). Данные по другим видам отрывочны и не позволяют восстановить даже приблизительную картину эволюции онтогенеза в пределах группы. Перечисленные выше задачи мы попытались решить в настоящей работе.

В исследовании были использованы собственные сборы автора из водоемов бассейна Днепра и материалы коллекции Зоологического Института АН СССР (Ленинград). Изучены представители 23 родов и подродов всех четырех семейств, выделяемых нами (Корнюшин, 1989) в пределах надсемейства Pisidiodea. Fauna Палеарктики охвачена более или менее полно (не изучен только подрод *Conventus*), из тропических областей мы располагаем лишь отдельными сборами.

Строение жабры, мантии и сифонов изучалось визуально непосредственно на вскрытых животных. Для подсчета числа филаментов в наружной и внутренней полужабрах и измерений изготавливались тотальные препараты изолированных ктенидия, окрашенные квасцовым кармином Гренахера, а для выяснения особенностей расположения мышечных пучков мантии — неокрашенные глицериновые препараты. Некоторые детали строения мускулатуры уточнялись по серийным срезам, окрашенным по Маллори. Пользуясь случаем, автор выражает благодарность сотруднику Института зоологии АН УССР Л. А. Животовской, изготовившей гистологические препараты.

При изучении онтогенеза ктенидия стадии его развития мы обозначали числом филаментов внутренней полужабры. Этот показатель связан положительной корреляцией с размером раковины (Meier-Brook, 1970) и может характеризовать развитие всего организма. В то же время он не зависит от условий фиксации материала. Для оценки степени редукции наружной полужабры мы применили другой количественный показатель — соотношение числа филаментов полужабр, впервые использованный в описаниях Н. Уднера (Odhner, 1929). Указанное соотношение подвержено незначительной внутривидовой изменчивости (варьирует на 1—2 филамента) и практически не меняется в ходе онтогенеза, по крайней мере, на ранних стадиях (у сферид — на эмбриональных), когда филаменты обеих полужабр закономерно располагаются друг над другом; у крупных особей правильность расположения филаментов нарушается вследствие деформации или неравномерного роста ктенидия. Высоту (длину филамента) наружной и внутренней полужабр мы измеряли на расстоянии от переднего края жабры, равном 1/3 ее длины.

© А. В. КОРНЮШИН, 1990

ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии. 1990. № 5.

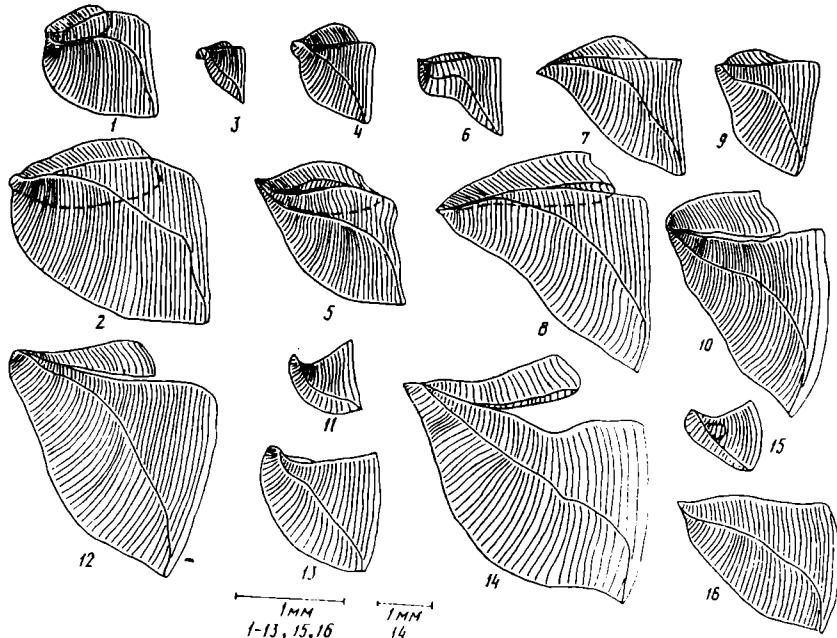


Рис. 1. Ктенидии моллюсков надсемейства Pisidoidea на разных стадиях онтогенеза (в скобках указано количество филаментов внутренней полужабры):

1 — *Eupera parasitica* (35); 2 — *E. parasitica* (54); 3 — *Musculium mucronulatum* (20); 4 — *Amesoda scaldiana* (25); 5 — *A. scaldiana* (50); 6 — *Lacustrina dilatata* (24); 7 — *L. dilatata* (31); 8 — *L. dilatata* (45); 9 — *Euglesa (Henslowiana) ostroumovi* (25); 10 — *E. (H.) ostroumovi* (45); 11 — *Pisidium amnicum* (20); 12 — *P. amnicum* (45); 13 — *P. amnicum* (27); 14 — *P. amnicum* (80); 15 — *Neopisidium molessierianum* (20); 16 — *Odhneripisidium behningi* (41).

Моллюски надсемейства Pisidoidea образуют почти непрерывный ряд редукции наружной полужабры, но с некоторой долей условности можно разделить их на 5 групп: 1) сем. Sphaeriidae — наружная полужабра короче внутренней на 3—5 филаментов (начинается, как правило, против пятого филамента внутренней полужабры); 2) *Lacustrina*, *Euglesa* из подродов *Hiberneuglesa*, *Henslowiana*, и ряда других — разница между полужабрами составляет 5—7 филаментов (наружная начинается у 6—8 филамента внутренней); 3) *Euglesa (Pseudeupera)*, *E. (Tetragonocyclas)*, *E. (Pulchelleuglesa)* — наружная полужабра короче на 8—9 филаментов; 4) большая часть *E. (Casertiana)* и *Pisidium* s. str.— на 9—14 филаментов и 5) *Neopisidium*, *Odhneripisidium*, *Afropisidium*, *Conventus* — наружная полужабра отсутствует.

У всех изученных представителей надсемейства общие закономерности роста наружной полужабры сходны (рис. 1, 2). Варьируют времена закладки последней, скорость ее развития (наклон начальной части криевой) и предельный относительный размер. По последнему показателю достоверно выделяется род *Musculium*, в то время как *Sphaerium*, *Amesoda* и *Shadinicyclas* составляют более или менее единую группу, что отчасти подтверждает наблюдения Я. И. Старобогатова и Э. А. Стрелецкой (1967). Род *Shadinicyclas* отличается более медленным ростом наружной полужабры. Следует отметить, что это различие в темпах роста имеет место только на эмбриональных стадиях сферид и сглаживается после перехода к самостоятельной жизни.

У эуглезид и пизидий степень редукции наружной полужабры коррелирует со временем ее закладки: чем позже наружная полужабра формируется в онтогенезе, тем меньше в ней филаментов (по сравнению с внутренней) и тем более она смешена к заднему концу ктенидия. У *E. (Henslowiana)* (группа 2) образование филаментов наружной полу-

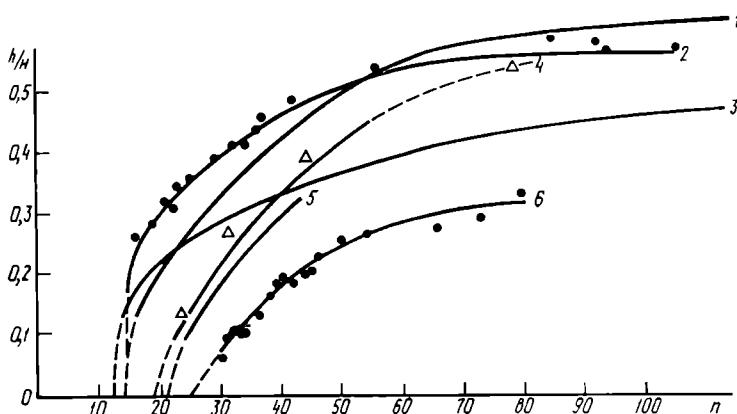


Рис. 2. Зависимость относительной высоты наружной полужабры (h/H) от числа фильтров внутренней полужабры (n) у различных пизидиоидей (кривые сглажены методом взвешенной скользящей средней):

1 — *Shadinicyclas* spp.; 2 — *Sphaerium* spp.; 3 — *Musculium* spp.; 4 — *Euglesa* из группы 2 (см. в тексте); 5 — *Euglesa* из группы 3; 6 — *Euglesa (Casertiana)* spp. и *Pisidium amnicum* (группа 4); знаком Δ обозначены данные для *Lacustrina dilatata*.

жабры начинается на стадии 18—19 фильтров, у *E. (Pseudeupera)* (группа 3) — 22, *E. (Casertiana)* (группа 4) — 23—26, у *Pisidium* (также группа 4) — 26. Несколько обособлена в своей группе *E. (Hiberneunglesa)*, у которой развитие наружной полужабры начинается не позднее стадии 17 фильтров. Для сравнения отметим, что у *Sphaerium*, *Ametesoda* и *Shadinicyclas* наружная полужабра закладывается на стадии 15 фильтров, а у *Musculium* — 12—13.

Со временем закладки связана, вероятно, и степень дифференциации наружной полужабры. У взрослых сферид каждая полужабра состоит из восходящей и нисходящей ламелл, причем еще Wasserloos (1911) показал, что во внутренней вначале образуется нисходящая ламелла, а в наружной — восходящая. По нашим данным, процесс образования второй ламеллы в наружной полужабре разных видов и родов качественно не различается. Временные параметры подвержены значительной индивидуальной изменчивости, но удается проследить также закономерные отличия между таксонами родового ранга. У всех сферид нисходящая ламелла появляется на стадии 25—35 фильтров, но у *Sphaerium*, *Ametesoda* и *Musculium* к стадии 50 фильтров она полностью оформляется, достигая 0,65—0,80 высоты восходящей ламеллы, а у *Shadinicyclas* эти значения достигаются позднее, иногда на стадиях более 60 фильтров. У *Lacustrina* начальная стадия развития нисходящей ламеллы — 30—40 фильтров. Отметим, что у *Euglesa*, которые по размерам наружной полужабры сходны с *Lacustrina*, общее число жаберных фильтров может достигать 50, но никакого зачатка нисходящей ламеллы не наблюдается. Интересно, что такой зачаток иногда заметен у наиболее крупных особей *Pisidium*, ктенидий которых состоит из 75—80 фильтров (рис. 1).

Как известно (Кирег, 1962), у *Neopisidium*, *Odhneripisidium* и *Afropisidium* наружная полужабра не закладывается вовсе. Между тем число фильтров ктенидия у крупных представителей двух последних подродов может достигать 40 (рис. 1).

Что касается внутренней полужабры, то у большинства изученных видов темпы ее роста и дифференцировки сходны (рис. 1). К стадии 23—25 фильтров размерные отношения двух ламелл стабилизируются. Исключение составляет, возможно, лишь род *Conventus*, у которого согласно данным Уднера (Odhner, 1923) на этой стадии восходящая ламелла пребывает в зачаточном состоянии. У *Neopisidium moitessierianum*

(*Paladilhe*) на стадиях 17—20 филаментов мы наблюдали значительную изменчивость размеров восходящей ламеллы внутренней полужабры.

Изложенные факты убеждают нас в том, что механизм редукции жаберного аппарата состоит в задержке развития отдельных его элементов. Общая последовательность стадий онтогенеза и, вероятно, основные онтогенетические механизмы остаются при этом неизменными, но наиболее поздние стадии могут полностью выпадать. Можно наметить следующие этапы этого процесса: 1) задержка развития наружной полужабры в целом и связанное с этим уменьшение ее относительных размеров (*Lacustrina*); 2) задержка развития нисходящей ламеллы наружной полужабры, ведущая к сильной редукции (*Pisidium*) или полному исчезновению последней (*Euglesa*); 3) полное исчезновение наружной полужабры (*Neopisidium*, *Odhneripisidium*, *Afropisidium*); 4) задержка развития и редукция восходящей ламеллы внутренней полужабры (*Conventus*). Перечисленные этапы определяют, по нашему мнению, магистральный путь эволюции жаберного аппарата в надсемействе. Особенности онтогенеза ктенидия, отмеченные у *Musculium* и *Shadihicyclas*, представляют собой частные перестройки, характеризующие боковые эволюционные ветви.

Представленная здесь схема несколько отличается от традиционной (Meier-Brook, 1970). Принято считать, что недоразвитие жаберного аппарата у ряда пизидиоидей прямо связано с уменьшением размеров животных и объясняется более ранним половым созреванием (фетализацией). Но в таком случае временные (стадии, на которых образуются закладки) и пространственные (взаимное расположение филаментов) отношения в развитии отдельных частей ктенидия не должны нарушаться, что противоречит нашим данным. Кроме того, некоторые относительно крупные виды: *Pisidium amnicum*, (Мюлл.), *Euglesa (Casertiana) obliquata* (Clessin), *Afropisidium pirothi*, *Odhneripisidium behningi* (Izzatullaev et Star.), обнаруживают более глубокую редукцию ктенидиев, чем мелкие представители надсемейства — *Euglesa (Hibern-euglesa)* spp., *E. (Cyclocalyx)* spp. и др.

Следует отметить, что задержка развития — относительно простая онтогенетическая перестройка, и она вполне может происходить независимо в нескольких филогенетических линиях, приводя к очень сходным морфологическим изменениям. В изученной нами группе такой параллелизм наблюдается, например, у *Euglesa (Casertiana)* и *Pisidium*, которые принципиально различаются по строению выводковых сумок и филогенетически весьма далеки друг от друга (Корнюшин, 1989).

К сожалению, мы пока не располагаем достаточно полными данными по онтогенезу жаберного аппарата эуперида. По-видимому, эта группа занимает обособленное положение в надсемействе. Наружная полужабра короче внутренней на 9—11 филаментов и сильно смешена назад, однако даже у наиболее молодых особей *Eupera parasitica* (Boüngg.), вскрытых нами на стадии 35 филаментов, она имеет две нормально развитые ламеллы. Внутренняя полужабра отличается сильным развитием восходящей ламеллы (рис. 1).

В литературе уже неоднократно отмечалась корреляция между строением ктенидиев и мантии, особенно сифонального аппарата пизидиоидей (Odhner, 1921 и др.). Имеющие по две пары нормально развитых полужабр сфериды и эупериды характеризуются наличием двух сифонов: анального (верхнего) и бранхиального (нижнего). Редукция нисходящей ламеллы наружной полужабры сопровождается исчезновением нижнего сифона — остается лишь простое бранхиальное отверстие, ограниченное снизу субсифональной мантийной спайкой, и сильной редукцией верхнего. Такая картина наблюдается у *Lacustrina*, *Pisidium* и *Euglesa*. У видов с одной парой полужабр мантийная спайка также исчезает и остается лишь сильно редуцированный анальный сифон. Характерно, что последовательность редукции сифонов обратно последовательности

их закладки в онтогенезе (Wasserloos, 1911), и механизм этой редукции, видимо, сходен с механизмом редукции жаберного аппарата, хотя непосредственной онтогенетической связи между этими органами, по-видимому, нет. Если у сферидиев закладка наружной полужабры и образование субсифональной спайки происходит примерно на одной стадии, то у *Euglesa* первая образуется позднее второй. Молодых *Euglesa* с одной парой полужабр можно отличить от *Neopisidium* именно по наличию бранхиального отверстия мантии.

Сифональная мускулатура наиболее сложно устроена у форм с двумя сифонами — эуперид и сферидиев. Принципиальных отличий между этими двумя семействами нет. Продольные волокна верхнего сифона образуют пару ретракторов, отпечатки которых на раковине сливаются с отпечатками задних аддукторов. Кроме того, выше сифона, в области мантийного истмуса, иногда заметны два слабых пучка, образованных концентрическими волокнами мантии. Нижний сифон снабжен двумя парами ретракторов. Верхние (задние) перекрывают мускулы верхнего сифона и прикрепляются к раковине вблизи верхнего угла заднего аддуктора (рис. 3, б). В зависимости от длины мышц их отпечатки либо соединяются с отпечатками аддукторов, либо отделены от них (Старобогатов, Стрелецкая, 1967). Нижние (передние) ретракторы кроме части продольных волокон нижнего сифона включают также мускулатуру субсифональной спайки. Их отпечатки находятся вблизи мантийной линии.

У *Eupera* левая и правая мантия срастаются на значительном протяжении, в длинной субсифональной спайке развита поперечная мускулатура, а радиальные волокна не входят в нижний сифональный мускул, как у сферидиев, а образуют несколько самостоятельных пучков (рис. 3, а).

Описанная картина расположения волокон сифональных мышц приблизительна, для уточнения деталей необходимы специальные гистологические исследования. Однако можно сказать с уверенностью, что продольная мускулатура сифонов образована тремя, а не двумя парами ретракторов, причем обе пары, описанные ранее (Старобогатов, Стрелецкая, 1967), относятся к нижнему сифону.

Редукция нижнего сифона у *Pisidium*, *Lacustrina* и *Euglesa* сопровождается полным исчезновением верхней пары его мускулов. У этих моллюсков остается лишь по одной паре мышц на каждое сифональное отверстие, причем мускулатура анального сифона более мощная (рис. 3, в). Волокна нижних пучков, как и у сферидиев, подходят не только к краю бранхиального отверстия, но и к субсифональной спайке, и даже к прилегающей части свободного края мантии. Концентрические волокна в области спайки перекрещиваются, переходя с одной стороны тела на другую. Поперечные волокна здесь, как правило, не заметны, за исключением *Euglesa* (*Tetragonocyclas*) spp., у которых мантия срастается сильнее всего.

У видов из родов *Conventus*, *Neopisidium*, *Odhneripisidium* и *Afropisidium*, у которых бранхиального отверстия нет, соответствующий ему мускул сохраняется (рис. 3, г). Это убедительно свидетельствует о вторичном характере потери нижнего сифона в перечисленных таксонах.

Для выяснения путей эволюции пизидиоидей большое значение имеет вопрос о происхождении сифональной мускулатуры. Несомненно, она сформировалась в результате усиления и специализации мускулатуры края мантии, которая у двустворчатых моллюсков представлена продольными (концентрическими) и радиальными волокнами. Последние образуют две системы: одна приводит в движение наружную и отчасти среднюю лопасти мантии, другая — внутреннюю (Грапс, 1960, наши данные). У пизидиоидей эти системы четко разграничены. Наружные радиальные волокна расположены в виде сплошной ленты. След их прикрепления к раковине образует мантийную линию. Более длинные и мощные внутренние радиальные волокна сгруппированы в пучки. Места

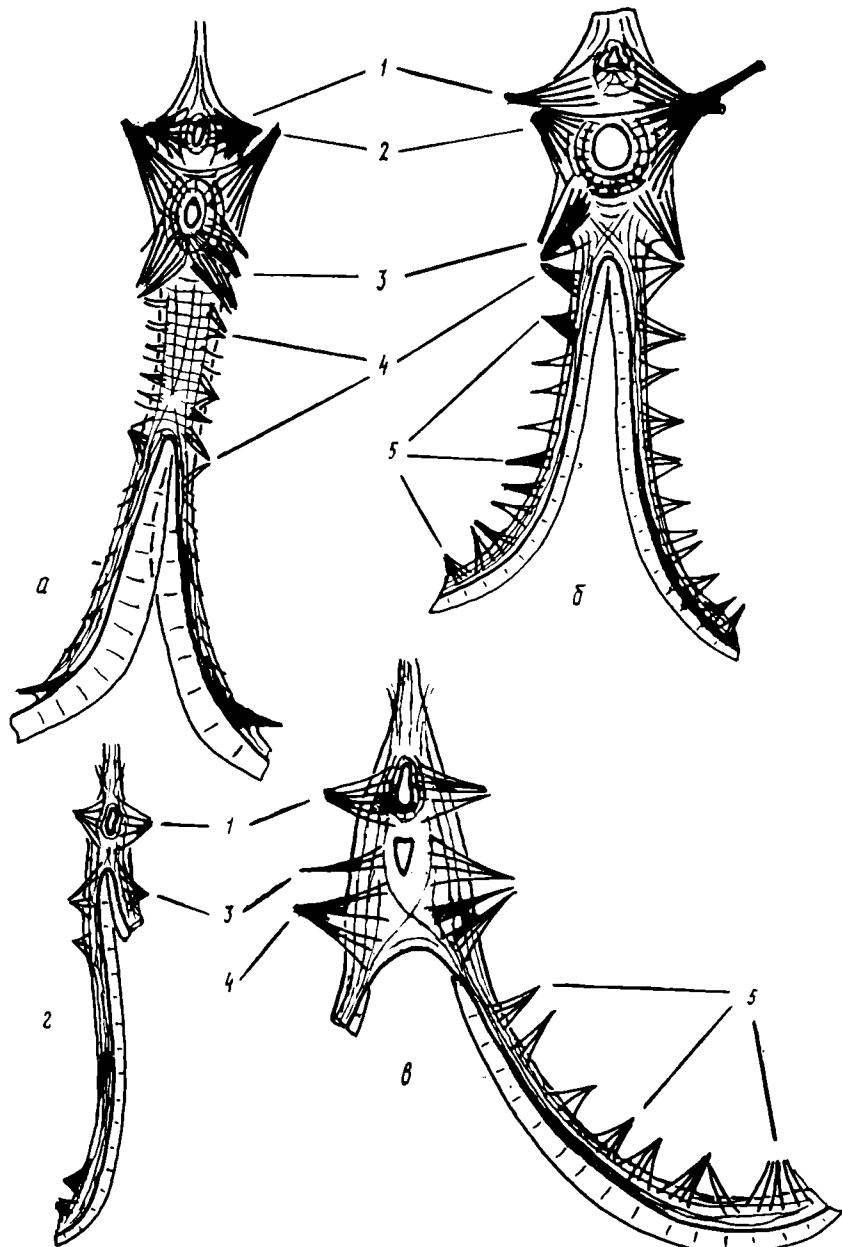


Рис. 3. Схема расположения мантийных мускулов у *Eupera* (а), *Sphaeriidae* (б), *Pisidium* (в) и *Odhneripisidium* (е):

1 — верхние сифональные ретракторы; 2 — средние; 3 — нижние; 4 — мускулатура субсифональной складки; 5 — внутренние радиальные мышцы мантии.

их прикрепления к раковине, как правило, заметны: отпечатки расположены над мантийной линией, иногда соединяясь с ней перетяжками. Концентрическая мускулатура также наиболее развита во внутренней лопасти мантии. Исходным для таксона, по-видимому, было большое число (не менее 6) пучков, примерно равной мощности. Такая ситуация встречается во многих группах, не состоящих в непосредственном родстве: у сферид, *Pisidium*, *Lacustrina*, *Euglesa* s. str., *E. (Casertiana)*. В некоторых таксонах родовой группы пучки внутренних радиальных волокон могут подвергаться редукции: у *E. (Henslowiana)*, *Neopsisidium*.

У *Eupera*, а также у многих *Euglesa* наблюдаются различные перестройки расположения пучков в связи с удлинением субсинональной спайки и сокращением свободного края мантии.

Поскольку сифоны пизидиоидей образованы внутренними лопастями мантии, можно предположить, что мускулатура сифонов развилась из мускулатуры этих лопастей. При этом ретракторы сифонов образованы внутренними радиальными волокнами, а кольцевые мускулы — концентрическими. Это предположение отчасти подтверждается расположением волокон на срезах мантии: кольцевая мускулатура сифонов, как и большая часть концентрических волокон мантии, располагаются книзу от продольных и, соответственно, внутренних радиальных мышц. Верхние и нижние сиофональные ретракторы, особенно у эуглезид и пизидиид, напоминают радиальные пучки также и по форме. Происхождение средней пары ретракторов сферид не вполне ясно; не исключено, что они являются составным образованием, объединяющим как радиальные, так и концентрические волокна.

Исследования анатомии моллюсков надсемейства Pisidioidea демонстрируют многочисленные примеры параллельной эволюции. Редукция жаберного и сиофонального аппаратов в линиях *Euglesa* — *Conventus* и *Pisidium*—*Neopisidium*, выделенных на основании строения выводковых сумок (Корнюшин, 1989), шла независимо. Практически полное морфологическое сходство изученных органов у параллельно эволюционировавших групп объясняется, по нашему мнению, простотой онтогенетических перестроек, сопровождавших филогенез.

Следует отметить также глубокое своеобразие эуперида. Они характеризуются сильным срастанием левой и правой мантии, некоторыми отличиями в строении сиофональной и мантийной мускулатуры, и, вероятно, несколько иной динамикой развития жаберного аппарата. Более подробное изучение этой группы может пролить свет на проблему происхождения и эволюции надсемейства в целом.

Корнюшин А. В. Значение сравнительной морфологии выводковых сумок для систематики моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) // Зоол. журн.— 1985.— 89, № 11.— С. 17—23.

Старобогатов Я. И., Стрелецкая Э. А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун.— Л., 1967.— С. 221—258.— (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 42).

Franc A. Classe de Bivalves // Traité de zoologie.— Paris, 1960.— Vol. 5, fascs. 2.— Р. 1845—2166.

Kuiper J. G. J. Note sur la systématique des pisidies // J. Conch. Paris.— 1962.— 102.— Р. 53—57.

Meier-Brook C. Untersuchungen zur Biologie einiger Pisidium — Arten // Arch. Hydrobiol. Suppl.— 1970.— 38.— S. 73—150.

Odhner N. H. On some species of Pisidium in the Swedish State Museum // J. Conch. London.— 1921.— 16.— Р. 218—233.

Odhner N. H. On the anatomical characteristics of some British Pisidia // Proc. Malacol. Soc. London.— 1923.— 15, N 4.— Р. 155—161.

Odhner N. H. Die Molluskenfauna des Takern // Sjön Takerns Fauna och Flora.— 1929.— 8.— S. 1—129.

Wasserloos E. Die Entwicklung der Kieme bei Cydas cornea und anderen Acephalen des süßen Wassers (Ein Beitrag zur Organogenese und Phylogenie der Lamellibranchiaten // Zool. Jahrb. Abt. Anat.— 1911.— 31.— S. 171—228.

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Получено 22.03.89