

УДК 594.153

А. В. Корнюшин

МАТЕРИАЛЫ ПО ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМУ РАЗВИТИЮ ЗАМКА У СФЕРИИД (BIVALVIA, PISIDIOIDEA, SPHAERIIDAE) И ПРОБЛЕМА ИНДЕКСАЦИИ ЗУБОВ У ЭТИХ МОЛЛЮСКОВ

Помимо исследований механизмов формирования раковины в онто- и филогенезе, сведения о развитии замка необходимы для решения чисто методической проблемы — разработки наиболее рациональных принципов индексации зубов. В течение многих лет малакологи широко использовали при описании замка систему, предложенную Ф. Бернаром (Bernard, 1895). Совсем недавно О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатов (1986) подвергли эту систему основательной ревизии, по-иному интерпретировав накопленный фактический материал. Некоторые вопросы, возникающие при использовании новых обозначений зубов для замка сферид, обсуждаются в работе В. В. Анистратенко и Я. И. Старобогатова (1989). Следует отметить однако, что все перечисленные авторы опирались на данные, полученные с помощью оптического микроскопа при небольших увеличениях. Таким образом, проверка теоретических схем современными методами весьма актуальна.

Нами предпринято исследование эмбриональных раковин трех видов сферид — *Shadinicyclas rivicola* (Lam.), *Musculium mucronulatum* (Moquin-Tandon), *Sphaerium corneum* (L.) — на сканирующем электронном микроскопе. Методика приготовления препаратов была стандартной: раковины, очищенные от остатков мягких тканей раствором KOH и высушенные, напылялись золотом. Наблюдения проводились на микроскопе Stereoscan 2A.

Наиболее подробно удалось проследить развитие замка у *Shadinicyclas*. Здесь четко выделяются 3 стадии. На самой ранней замочная площадка плоская (длина раковины 0,45—0,50 мм) и зачатки зубов не выражены (рис. 1, 1, см. 3-ю с. обложки). У особи размером 0,90 мм уже хорошо заметны закладки в передней части замочной площадки (в правой створке — одна, в левой — две), которые соответствуют по локализации передним первичным пластинкам (Bernard, 1895). Две из них имеют вытянутую форму, а одна (дорсальная в левой створке) представляет собой бугорок или короткий гребень (рис. 1, 2, 3). Какую-либо очередность появления закладок на нашем материале проследить не удается.

Описанную картину мы наблюдали лишь на одной из нескольких десятков просмотренных нами раковин. Другие створки того же или несколько большего размера имели хорошо дифференцированные кардинальные зубы, образованные задними частями передних первичных пластинок (рис. 1, 4—6). При этом особенно массивен кардинальный зуб правой створки. Передние концы тех же пластинок представляют собой зачатки латеральных зубов. Они в каждой створке расположены вдоль вентрального края замочной площадки. Дорсальная закладка левой створки, по-видимому, не проходит стадии пластиинки и дает начало лишь кардинальному зубу. Задние первичные пластиинки и, соответственно, задние латеральные зубы развиваются синхронно с передними, но выражены менее отчетливо (рис. 1, 6). Таким образом, при длине раковины 0,90—0,95 мм у *Shadinicyclas* в правой створке наблюдаются закладки одного кардинального и пары латеральных зубов (переднего и заднего), в левой — двух кардинальных и также пары латеральных.

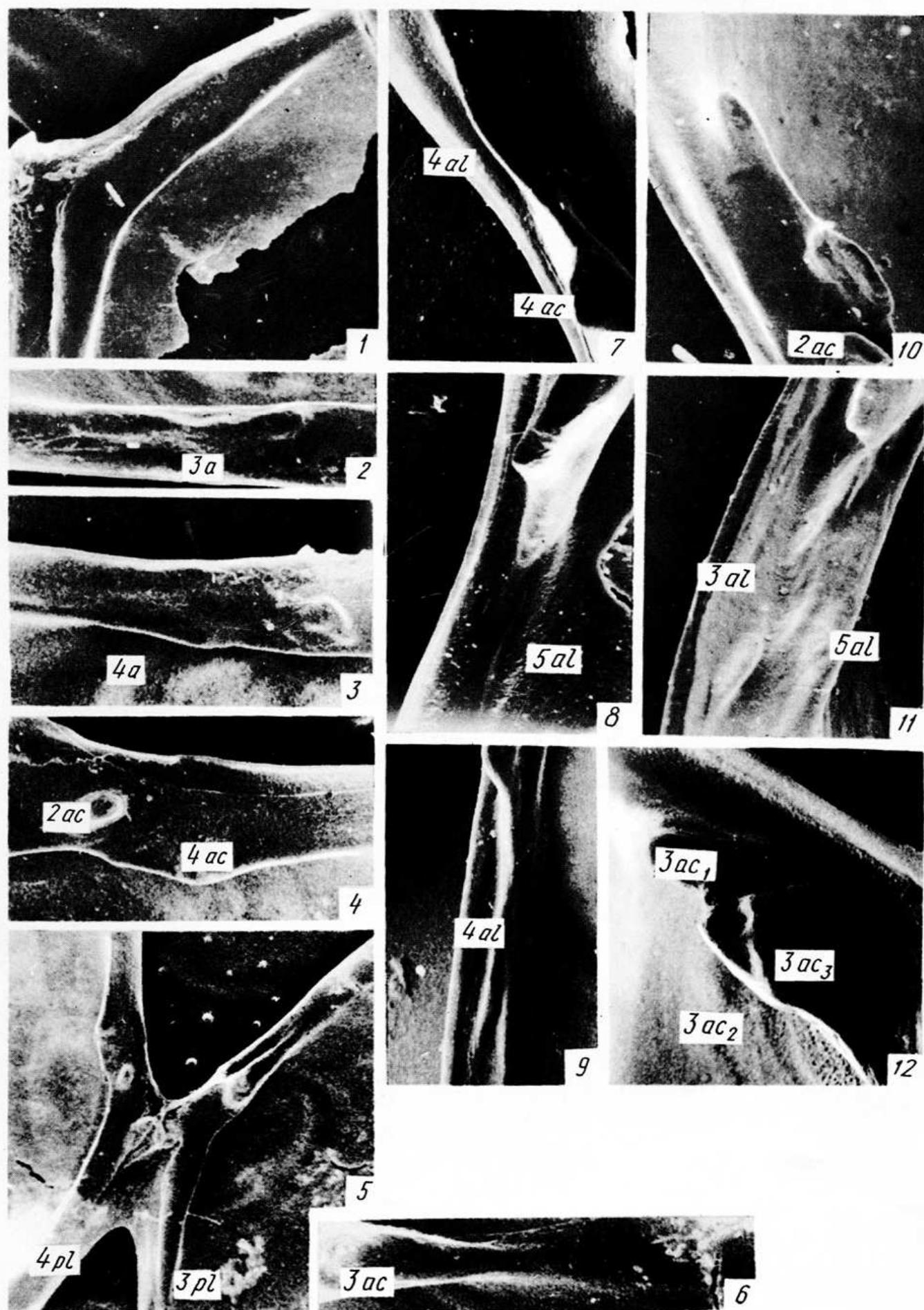


Рис. 1. Различные стадии развития замка у *Shadinicyclas rivicola* (1—9, 12) и *Musculium mucronulatum* (10—11). Индексация зубов по О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатову (1986), с изменениями, объяснения в тексте. Увеличение: 1—4, 6—8, 10—12 — 250 \times ; 5, 9 — 100 \times .

На следующей стадии, при длине раковины 1,1—1,2 мм, в правой створке вентрально от уже имеющейся пары латеральных зубов закладывается еще одна (рис. 1, 8). У *Shadinicyclas* эти новые закладки смешены также к переднему и заднему краям раковины. Одновременно начинают обособляться вершины латеральных зубов, особенно в левой створке (рис. 1, 7). Однако связь между кардинальным и передним наружным латеральным зубом в правой створке, а также между внутренним кардинальным и единственным передним латеральным в левой сохраняется. Она заметна даже на сравнительно крупных (более 2 мм) створках (рис. 1, 9).

Наблюдаемый у *Shadinicyclas* ход онтогенеза замка заставляет внести существенные корректизы в последние схемы индексации зубов у сферид (Скарлато, Старобогатов, 1986; Анистратенко, Старобогатов, 1989). Они сводятся к следующему. Наружный (дорсальный) латеральный зуб правой створки развивается из той же первичной пластинки, что и кардинальный зуб, и, следовательно, должен обозначаться тем же номером. Ближе всего к дорсальному краю раковины находится наружный кардинальный зуб левой створки, который должен иметь наименьший номер. Если исходить из того, что первая пластинка гетеродонтного замка закладывается в правой створке (тогда все пластинки этой створки имеют нечетные номера), то следует признать, что у сферид она полностью редуцировалась, и никаких следов ее в онтогенезе не наблюдается. В этом случае зубы замка получают индексы, обозначенные на рис. 1 и 2.

В. В. Анистратенко и Я. И. Старобогатов (1989) подняли также вопрос о происхождении кардинального зуба правой створки (Зас). Высказано предположение, что он представляет собой результат слияния двух зубов. Действительно, как у взрослых, так и у молодых особей *Shadinicyclas* spp. и ряда видов других родов он часто имеет 2 ясно выраженных гребня, один из которых изогнут под углом, близким к 90°. Однако насколько удается проследить на эмбриональном материале, зуб Зас образуется из единой закладки. Второй гребень появляется уже на сравнительно поздних стадиях, когда зуб становится более массивным. Но и тогда основание зуба остается цельным (рис. 1, 12). Таким образом, онтогенетических свидетельств составного происхождения зуба Зас мы не видим, и описанные выше особенности его строения объясняем расщеплением первоначально единого зуба вследствие его усиленного роста.

У *Musculium mucronulatum*, онтогенез замка которых прослежен не столь подробно, как у *Shadinicyclas rivicola*, топографическую связь между кардинальными и передними латеральными зубами мы наблюдали только в левой створке (рис. 1, 10). В соответствующей по размерам правой створке кардинальный и наружный переднелатеральный зубы сближены и, более того, лежат на одной оси (рис. 1, 11). Поскольку размеры наружных и внутренних латеральных зубов у этих эмбрионов близки, и лишь позднее внутренние (вентральные) обгоняют в росте наружные (дорсальные), можно предположить, что здесь, как и у *Shadinicyclas*, внутренние зубы закладываются позднее наружных на вентральном крае замочной площадки.

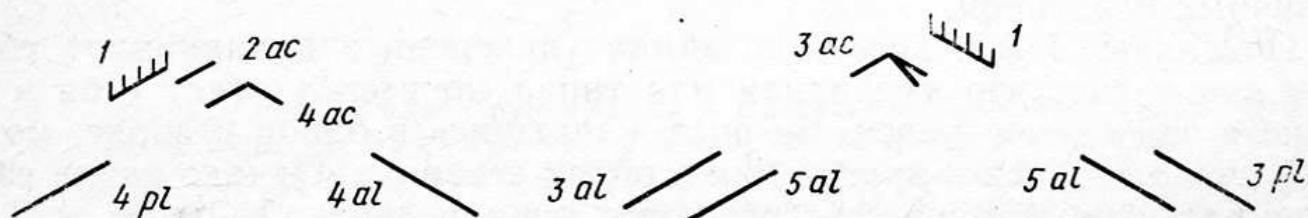


Рис. 2. Уточненная схема индексации зубов замка у сферид: 1 — лигамент.

У *Sphierium cornutum* развитие латеральных зубов правой створки проследить не удалось. Однако развитие замка в левой створке практически не отличается от описанного выше. Следует отметить также, что связь между кардиальными и наружным переднелатеральным зубами хорошо заметна в правой створке *S. cornutum*, изображенной Ф. Бернаром (1895).

В целом процесс развития замка у сферид оказался сходным и с таковым у других изученных названным выше автором двустворчатых моллюсков с люциноидным замком, в частности, *Lucina neglecta*. Отличия заключаются в раннем появлении зуба 2ас и задержке развития второй первичной пластинки в правой створке.

Для выяснения механизмов развития замка у двустворчатых моллюсков, кроме результатов прямых наблюдений, большое значение имеет также исследование различных аномалий, прежде всего инверсий: перестроек замка, при которых зубы, в норме закладывающиеся в левой створке, перемещаются в правую и наоборот. Можно предположить, что онтогенетическая связь между кардиальными и переднелатеральными зубами, наблюданная при нормальном развитии, должна сохраняться и при инверсиях закладок. Иными словами, зубы, развивающиеся из одной первичной пластинки, не должны находиться в разных створках. Тем не менее в литературе к настоящему времени отмечены все теоретически возможные комбинации инверсий, в общей сложности — 7 (Анистратенко, 1987; Heard, 1969). Среди них описаны случаи, когда кардиальные и переднелатеральные зубы изменяют свое положение независимо друг от друга. Однако по частоте встречаемости инверсии разных типов явно неравноценны. Большинство авторов, писавших об этом явлении (цит. по Heard, 1969), находили лишь три типа: инверсию задних латеральных зубов, кардиальных зубов в сочетании с переднелатеральными и полную. Все они удовлетворяют сформулированному выше условию.

Более широкий спектр приводился лишь теми авторами, которые целенаправленно просматривали выборки в несколько сот или тысяч экземпляров (Heard, 1969; Анистратенко, 1987). Но в исследованных популяциях только три перечисленные выше инверсии могут встречаться у 1—6 % особей (Heard, 1969). Частоты всех остальных на порядок ниже. Среди последних выделяется инверсия передних латеральных зубов.

У сферид встречаются также особи, у которых в каждой створке располагаются по два передне- или заднелатеральных зуба. В. Херд (Heard, 1969), впервые отметивший эти аномалии, считает, что их причиной является дупликация закладки одного или обоих латеральных зубов левой створки. При этом у молодых раковин зубы двух створок расположены почти симметрично. У более крупных особей в левой (иногда — в правой) створке они сближаются верхушками и функционируют как один зуб (Анистратенко, 1987). Взаимное расположение, соотношение размеров и судьба дуплицированных зубов в онтогенезе, на наш взгляд, свидетельствуют, что в обеих створках симметрично закладываются одни и те же латеральные зубы: 3 а1 и 5 а1 или 3р1 и 5р1. В первом случае нарушаются нормальные соотношения между кардиальными и переднелатеральными зубами, т. е. целостность передних первичных пластинок.

Описанные выше аномалии замка (инверсии и дупликации) убеждают нас в том, что первичная пластинка не всегда ведет себя в онтогенезе как единое целое. Ее рост, начавшийся в одной створке, может затем продолжаться в другой или в обеих створках. Однако такие нарушения развития в природе встречаются очень редко.

В заключение следует сказать несколько слов о двух особых типах инверсий (только кардиальных зубов или обеих групп латеральных), изменяющих общее соотношение числа зубов в правой и левой створках.

В. В. Анистратенко (1987) считает такие инверсии «запрещенными». Тем не менее в литературе они отмечались (Heard, 1969), причем для кардинальных зубов — у четырех особей разных видов. С другой стороны, «разрешенная» инверсия кардинальных и заднелатеральных зубов В. Хердом обнаружена не была, а в материалах В. В. Анистратенко содержится всего 3 створки. Таким образом, частоты «запрещенных» и некоторых редких «разрешенных» инверсий оказались вполне сопоставимыми. По нашему мнению, нет оснований для противопоставления двух упомянутых выше типов инверсий всем остальным. Принципиальная разница имеется лишь между инверсиями, сохраняющими онтогенетическую целостность первичных пластинок и нарушающими таковую. Первые действительно встречаются значительно чаще, чем вторые.

Автор выражает благодарность В. В. Анистратенко, предоставившему свой материал по аномалиям замка.

- Анистратенко В. В. Инверсии зубов замка у моллюсков семейства Sphaeriidae // Зоол. журн.— 1987.— 66, вып. 1.— С. 133—135.*
- Анистратенко В. В., Старобогатов Я. И. Новая система индексации, инверсии, состав и топография зубов замка шаровок и горошин (Mollusca, Bivalvia, Pisidioidea) // Вестн. зоологии.— 1989.— № 6.— С. 11—14.*
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Опыт новой системы индексации зубов замка двустворчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1986.— 148.— С. 33—38.*
- Bernard F. Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches // Bull. Soc. Geol. France.— 1895.— 23.— Р. 104—154.*
- Heard W. H. Hinge tooth reversals in Sphaeriid clams // Nautilus.— 1969.— 82.— Р. 137—144.*

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 29.07.90

Матеріали з онтогенетичного розвитку замка у сферіїд (Bivalvia, Pisidioidea, Sphaeriidae) і проблема індексації зубів у цих молюсків. Корнюшин О. В.— Вестн. зоол., 1992, № 1.— На основі власних даних про онтогенез замка у *Shadinicyclas rivicola*, *Musculium mucronulatum* і *Sphaerium corneum*, одержаних за допомогою скануючого електронного мікроскопа, уточнено запропоновані в літературі схеми індексації зубів. Обговорюються також літературні відомості щодо частоти різних типів інверсій зубів, які підтверджують припущення про онтогенетичний зв'язок між кардинальними та передньолатеральними зубами.

Materials to the Hinge Development in Sphaeriidae (Bivalvia, Pisidioidea) and the Problem of Hinge Teeth Indexation in the Family. Korniushin A. V.— Vestn. zool., 1992, N 1.— Hinge teeth development in *Shadinicyclas rivicola*, *Musculium mucronulatum* and *Sphaerium corneum* have been studied with the aid of scanning electron microscopy. Original and literary tooth reversal K-frequencies data confirm F. Bernard's observations on ontogenetic correlations between cardinal and anterior-lateral teeth. A new scheme of hinge teeth indexes is proposed for Sphaeriids. Like earlier schemes, it is based upon Scarlato and Starobogatov indexation principles, but certain misinterpretations of ontogenetic data are emended.

ЗАМЕТКИ

Находки редких видов рукокрылых в Каневском заповеднике.— *Barbastella barbastellus* Schreiber—2 ♀ обнаружены на чердаке ветхого строения и под деревянной рамой дверей старой теплицы 15.07.1988 и 6.11.1990. *Vespertilio murinus* L.—труп самца обнаружен на территории усадьбы заповедника 26.03.1991.— Н. С. Ружиленко, А. Н. Цвелых (Каневский заповедник Киевского университета).