

ДИСКУССИИ

УДК 57.063.7:594.1

О ЗАТЯНУВШЕЙСЯ ДИСКУССИИ ПО ПОВОДУ СОСТАВА РОДА
Margaritifera Schum., 1915 (Mollusca, Bivalvia)

© 2013 г. В. В. Богатов

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

E-mail: vibogotov@mail.ru

Поступила в редакцию 09.04.2013 г.

Показана несостоятельность аргументов, приводимых в статье Болотова с соавт. (“Известия РАН. Серия биологическая”. 2013. № 2. С. 245–256), которые не учли особенности аллометрического роста моллюсков.

DOI: 10.7868/S0002332913050020

В 2003 г. в публикации Богатова с соавт. (Bogatov *et al.*, 2003) было показано, что в России род *Margaritifera* Schum., 1915 представлен тремя видами — *M. margaritifera* (L., 1758), *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871). Эти виды различаются между собой кривизной “фронтального”, или, в современном понимании, максимально выпуклого сечения створок, а также отношением ширины (выпуклости) раковины (B) к ее максимальной высоте (H_m). Для среднеразмерных раковин у *M. margaritifera* это отношение не выше 0.56, у *M. elongata* оно не меньше 0.58, но не больше 0.62 и у *M. borealis* не меньше 0.65. В статье Сергеевой с соавт. (2008) были приведены доводы в пользу объединения перечисленных трех видов жемчужниц в один вид *M. margaritifera*. Однако эти доводы оказались необоснованными (Богатов, 2009).

Недавно Болотов с соавт. (2013) повторили попытку доказать принадлежность европейских жемчужниц к одному виду. В новой работе были использованы две основные позиции: исследование соотношений основных промеров раковин, главным образом отношение B/H_m , и оценка кривизны фронтального сечения створок. Авторы провели биометрическое исследование 1711 разноразмерных раковин жемчужниц из 15 рек России и Латвии (бассейны Белого и Балтийского морей). Все выборки разделились на две морфологические группы: северную (эти раковины в среднем оказались уплощенными и были отнесены к форме *f. margaritifera*) и южную (более выпуклая форма — *f. elongata*). При анализе внутрипопуляционной изменчивости было выявлено, что в выборках присутствуют особи, по морфологии раковины соответствующие трем морфологическим формам: *f. margaritifera*, *f. elongata* и *f. borealis*. Отмечено, что хиатус между этими формами во всех выборках отсутствует, и с высокой часто-

той встречаются особи, относящиеся к двум промежуточным формам. Гипотеза о видовой специфичности фронтального сечения створки на основе исследования больших выборок раковин не подтвердилась. В результате был сделан вывод, что жемчужницы, заселяющие реки Северной Европы, принадлежат к единственному виду *M. margaritifera*. Кроме того, авторы статьи указали на ненаучность “компараторного” подхода и выразили надежду, что “в ближайшее время ситуация изменится и компараторный метод (вместе с его модификациями) займет подобающее место среди “научных мифов” XX в.” (с. 254).

В связи с вышеизложенным необходимо отметить следующее: уже почти 20 лет как доказано, что кривизну фронтальных сечений створок у крупных двустворчатых моллюсков нельзя использовать при их видовой идентификации. Очевидно, Болотов с соавт. посчитали, что разделение жемчужниц на три вида было проведено компараторным методом с применением поперечного (фронтального) сечения створок, проходящего через макушку перпендикулярно продольной оси раковины. На самом деле это не так. В статье Богатова с соавт. (Bogatov *et al.*, 2003) европейские жемчужницы были разделены модифицированным компараторным методом, когда сопоставляются так называемые максимально выпуклые контуры створок. В упомянутой статье действительно описывается “фронтальное сечение” раковины. Это связано с тем, что в 1990-х гг. еще не существовало понятия “максимально выпуклое сечение”, и любое поперечное сечение раковин называлось фронтальным. В результате в некоторых публикациях говорилось о фронтальном сечении, но с уточнением, как это сечение находилось. В более поздних работах подобные уточнения часто опускались, так как примерно с середины 1990-х гг. все крупные двустворки оце-

нивались по контурам максимально выпуклого сечения. Впервые термин “сечение максимальной выпуклости” был введен Старобогатовым с соавт. (2004). В последующие годы такое сечение стали называть максимально выпуклым сечением (МВС). В заметке (Богатов, 2009) о статье Сергеевой с соавт. (2008), а также в публикации об амурских жемчужницах (Богатов, 2012a) разъяснялся смысл словосочетания “фронтальное сечение”, которое было использовано ранее (Bogatov *et al.*, 2003). Жаль, что Болотов и его многочисленные соавторы этого не заметили, хотя на с. 253 выразили непонимание, в чем же модифицированный компараторный метод (МКМ) лучше прежнего. Сообщаю: МКМ позволяет оценить контур сечения, проходящего через точки, максимально удаленные в разные моменты образования раковины от комиссуральной плоскости, что позволяет у разноразмерных раковин сравнивать сопоставимые участки створок.

Нет необходимости описывать здесь МКМ, поскольку это сделано в нескольких вполне доступных публикациях (Богатов и др., 2005; Богатов, 2007, 2012a и б и др.). Обратим внимание лишь на важное обстоятельство: при сопоставлении “классических” контуров фронтальных сечений разноразмерных раковин исследователи всегда имели дело с разными участками створок, т.е. с бесконечным многообразием форм спиралей/кривых. Это связано с тем, что по мере роста крупных двустворчатых моллюсков задняя часть их створок отодвигается от комиссуральной плоскости с большей скоростью, по сравнению с передней частью раковины. Болотов с соавт. (2013, рис. 4) получили то, что и должно было получиться, — веерообразное распределение кривых. Понятно, что соотношение V/H_m в подобных ситуациях также не информативно.

При оценке максимально выпуклых сечений створок следует иметь в виду, что у большинства крупных *Bivalvia* такие сечения располагаются под разными, иногда значительными углами к продольной оси раковины (у жемчужниц отклонение МВС от вертикали в среднем близко к 40°). Очевидно, что по отношению к МВС параметр V/H_m может быть полезен только при сопоставлении одноразмерных моллюсков, у которых углы МВС к продольной оси раковины примерно одинаковы. При этом кривизну МВС у разноразмерных жемчужниц невозможно точно описать не только параметром V/H_m , но и соотношением выпуклости раковины (или створки) к длине МВС. Это связано с тем, что с увеличением размеров моллюсков угол между касательной к внешнему контуру МВС и полярным радиусом изменяется (пояснения терминов см., например, в работах Алимова (1967), Кафанова (1975) и др.). Иными словами, траектории, по которым растут створки жемчужниц, не являются логарифмическими. Следовательно, предположение Кафанова

о том, что отношение выпуклости створки к ее высоте определяет постоянный угол логарифмической спирали, в случаях с жемчужницами не может быть использовано. В то же время Болотов с соавт. (2013) использовали соотношение V/H_m в качестве основного довода в пользу объединения перечисленных трех видов жемчужниц в один вид. Эти авторы вновь не учли, что соотношение V/H_m изменяется с увеличением размеров моллюсков, и провели оценку и статистическую обработку соотношений основных промеров раковин из выборок, где разница между максимальными и минимальными размерами створок превышала один порядок. При подобном подходе количественные значения V/H_m в большей степени будут зависеть не от особенностей кривизны одного из двух сечений (фронтального или максимально выпуклого), а от размерного состава выборок, что, кстати, и было установлено для северных и южных сообществ жемчужниц. Полученная Болотовым и его коллегами разница между северными и южными особями свидетельствует лишь о том, что южные раковины в изученных выборках в среднем оказались не более выпуклыми, а более крупными, чем северные.

В заключительной части статьи Болотов с соавт. (2013) дополнительно рассмотрели возражения против своих предыдущих “наработок” (Сергеева и др., 2008). В частности, им не понравилась следующая фраза из заметки Богатова (2009, с. 498): “Специалистам известно, что если в определительных ключах все-таки используются соотношения основных промеров раковин, то такие соотношения характеризуют исключительно половозрелых моллюсков, имеющих, как правило, средние размеры. Результаты промеров молодых и старых раковин в этом случае не учитываются”. Приведенный текст вроде бы понятен, но Болотов с соавт. истолковали его с неожиданной стороны. Они почему-то решили, что авторы работы 2003 г. (Bogatov *et al.*, 2003, с. 253) всех жемчужниц с длиной раковины свыше 11 см отнесли к неполовозрелым особям (ведь расчеты V/H_m нами проводились для среднеразмерных раковин длиной 7–11 см). Болотовым и др. (2013) было указано, что “в отношении жемчужниц это утверждение совершенно неверно”. Затем следовало краткое опровержение “утверждения” и заключение: “...жемчужниц более 11 см длиной нельзя считать неполовозрелыми” (с. 253). Как-то не очень удобно спорить с такого рода высказываниями. Тем не менее вынужден напомнить, что термин “неполовозрелый” применяется к молодым особям, еще не достигшим репродуктивного возраста. В этом случае процитированную выше фразу необходимо понимать следующим образом: у двустворок с аллометрическим ростом в ключах принято (т.е. не нами это придумано) использовать соотношения, которые рассчитаны для половозрелых раковин средних размеров, т.е. не всех половозре-

лых раковин. Это делается для того, чтобы значения признаков, изменяющихся в процессе роста, в определительных ключах не перекрывались. Вот и все. В то же время и подобная практика также не понравилась нашим оппонентам. Они отметили, что размеры типовых экземпляров *M. margaritifera*, *M. elongata* и *M. borealis* выходят за рамки среднеразмерных особей, т.е. по длине несколько превышают 11 см. А далее коллеги сформулировали вывод: “Таким образом, если следовать рекомендациям Богатова (2009), мы должны исключить из рассмотрения типовые экземпляры, по которым были описаны виды, т.е. нарушить основополагающие принципы систематики” (Болотов и др., 2013, с. 253).

Разумеется, в определительных таблицах можно, а иногда и нужно использовать соотношения и для более крупных моллюсков (конечно же, половозрелых), например, размером 12 см и выше. Но данную ситуацию надо оговаривать, так как числовые выражения этих соотношений будут другими. При этом оценку V/H_m , полученную, например, для более крупных двустворок, нужно сопоставлять с таковой у раковин соответствующих крупных размеров. Иначе можно оказаться в ситуации Клишко (2008), которая при исследовании дальневосточных жемчужниц соотнесла индексы V/H_m , рассчитанные для очень крупных раковин, с аналогичными показателями, но рассчитанными для среднеразмерных моллюсков. В результате ею был описан новый вид, который впоследствии пришлось “закрывать”, кстати, с помощью МКМ (Богатов, 2012а). Таким образом, в работе 2003 г. (Bogatov *et al.*, 2003) при составлении определительной таблицы никто из ее авторов, включая Я.И. Старобогатова, не собирался покушаться на “основополагающие принципы систематики”. Просто в данной конкретной ситуации были учтены размерные особенности коллекционного материала и аллометрический рост моллюсков. Болотов с соавт. (2013) как раз и не обратили внимания на аллометрический рост европейских жемчужниц. При этом они попытались обнаружить “криминал” в следующей фразе: “...в определительных ключах отражаются не все полученные для средневозрастных раковин величины. Обычно значения индексов указываются в диапазоне от ± 1 до ± 2 стандартного отклонения, что охватывает соответственно от 68 до 95% выборки (исключение составляют ситуации, когда вид известен по единичным экземплярам)” (Богатов, 2009, с. 497–498). Поскольку мои оппоненты не смогли найти подтверждения “подобным правилам” “ни в одном руководстве по систематике” (с. 253), попытаюсь пояснить сказанное более доступным языком. Во-первых, все измерения раковин желательно проводить у моллюсков с некорродированными створками, а также целым и недеформированным лигаментом (последнее обстоятельство важно учитывать при работе с

сухим материалом). Если раковины корродированы в небольшой степени, то при измерениях их высоты принимается во внимание степень коррозии макушек и лигамента, вплоть до реконструкции корродированного участка раковины (не имеет смысла говорить о наличии или отсутствии хиатуса у разных форм жемчужниц по показателю V/H_m , если сопоставляются как корродированные, так и некорродированные створки). Кроме того, при измерениях высоты створок учитывается вогнутость брюшного края, если таковая имеется. Во-вторых, при подготовке ключей не принимаются во внимание промеры аномальных, сильно изъеденных, деформированных или уродливых раковин. В отдельных случаях подобные раковины могут составлять значительную долю в выборках.

Следует констатировать, что Болотову с соавт. (2013) ничего не удалось доказать, а жаль. Автором этой заметки уже давно выдвигается концепция существования “многоконтурных” видов, т.е. видов с достоверно различимыми контурами максимально выпуклых сечений раковин. Еще в 1995 г. эта концепция мной обсуждалась с профессором Дж. Бёчем в Мичиганском университете (США). Обсуждалась она и с Я.И. Старобогатым. При этом если американский коллега к данной идее отнесся вполне благосклонно, то Я.И. Старобогатов приводил веские доводы в пользу видовой самостоятельности таких форм. Несколько раз идея о “многоконтурных” видах мной озвучивалась на конференциях, в том числе на X Международном конгрессе по медицинской и прикладной малакологии в Пусане (Корея, 2009). Не исключено, что *M. margaritifera* как раз и относится к подобному “многоконтурному” виду. Однако доказать это сложно. На мой взгляд, “команда” Болотова выбрала тупиковый путь доказательств.

Автора данной публикации в некоторых статьях и интернетных высказываниях относят к сторонникам положения безусловной видоспецифичности кривизны контуров двустворок, пропагандируемого ранее Старобогатым. Эти взгляды Я.И. Старобогатова, конечно же, не были антинаучными, а тем более не были “теологическим учением”, как утверждают Болотов с соавт. на с. 254 (нельзя же так буквально понимать образную фразу профессора А.А. Шилейко). Разумеется, эти взгляды основывались не на слепой вере, а на вполне научных теоретических положениях Томпсона (Thompson, 1946) и его предшественников. Эта книга выдержала несколько изданий, и ее желательно знать зоологам, пытающимся рассуждать о компараторном методе как теологическом учении. Хочу также отметить, что я был не только учеником и другом Я.И. Старобогатова, но и “жарко” спорил с ним. Дискуссии с этим выдающимся зоологом были потрясающе интересны и интеллигентны. Ярослав Игоревич

никогда не вешал ярлыки на своих оппонентов и при удачной с их стороны аргументации всегда искренне восхищался коллегами. Работая с Я.И. Старобогатовым, я никогда не считал, что особенности кривизны контуров максимально выпуклых сечений (а тем более фронтальных сечений) створок являются безоговорочным доказательством видовой самостоятельности моллюсков. На мой взгляд, это всего лишь один из морфологических признаков, который в одних случаях может быть существенным, а в других — несущественным. При овладении тонкостями компараторного метода, я больше интересовался не описанием новых видов, как таковых, а закономерностями формообразования раковин моллюсков, что, кстати, и позволило обнаружить серьезные недостатки первоначальной модификации компараторного метода.

И еще одно замечание. Может быть и можно было бы найти компараторному методу “подобное место среди “научных мифов” XX в.”, если бы не одно обстоятельство: многие “хорошие” виды крупных двустворчатых моллюсков, т.е. общепризнанные виды, выделенные ранее без использования компараторного метода, очень хорошо различаются между собой как раз кривизной контуров максимально выпуклых сечений створок. Кроме того, нравится это кому-либо или нет, но двустворчатые моллюски растут в разных плоскостях по определенным спиралям/кривым. Эти кривые образуются в процессе роста. Выявить законы роста и формообразования двустворчатых моллюсков, взаимосвязь и взаимозависимость таких законов невозможно без компараторного метода. Так что извините, но “подобное место среди “научных мифов” XX в.” для разумных модификаций компараторного метода имеет смысл все-таки оставить вакантным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Особенности жизненного цикла и роста пресноводного моллюска *Sphaerium corneum* (L.) // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 2. С. 192–199.
- Богатов В.В. Беззубки рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 2007. Т. 80. № 2. С. 147–153.
- Богатов В.В. Принадлежат ли европейские жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia) к одному виду // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 4. С. 497–499.
- Богатов В.В. Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, Dahurinaia) бассейна Амура // Зоол. журн. 2012a. Т. 91. № 3. С. 273–276.
- Богатов В.В. Перловицы Амура подсемейства *Nodulariinae* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012b. Т. 91. № 4. С. 393–404.
- 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.
- 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.
- Кафанов А.И. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 10. С. 1457–1467.
- Клишко О.К. *Dahurinaia transbaicalica* sp.n. (Bivalvia, Margaritiferidae) — новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд // Вестн. зоол. 2008. Т. 42. Вып. 4. С. 291–302.
- 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.
- 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.
- Bogotov V.V., Prozorova L.A., Starobogotov Y.I. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia // *Ruthenica*. 2003. V. 13. № 1. P. 41–52.
- Thompson A.W. On growth and form. Cambridge: Univ. Press; N.Y.: Macmillan Company, 1946. 1116 p.

A Lengthy Discussion Concerning the Composition of the Genus *Margaritifera* Schum., 1915 (Mollusca, Bivalvia)

V. V. Bogatov

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia
e-mail: vibogatov@mail.ru

The arguments given by Bolotov et al. (*Izv. Ross. Akad. Nauk, Ser. Biol.*, 2013, no. 2, pp. 245–256) were shown to be invalid because the allometric growth of mollusks was not taken into account.