

УДК 564.14/17

Е. В. БАБАК

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РОДА DREISSENA (BIVALVIA)

Образование видов *Dreissena* происходило неоднократно в различное время и в различных частях Паратетиса (парафилия). Оно осуществлялось путем потери родового признака (апофизы) на ранних стадиях онтогенеза видов-предков *Congeria*.

В опресненных неогеновых бассейнах Паратетиса двустворчатые моллюски были представлены в основном солоноватоводными кардидами и дрейссенидами. Они проникали в экологические ниши, занятые ранее разнообразными в систематическом и экологическом отношении морскими видами, и, не встречая конкуренции, давали начало новым таксонам видового, родового и семейственного ранга. В этих условиях бурного видо- и формообразования наряду с обычным случаем монофилии отмечались и случаи образования родов и даже семейств парафилетическим путем, т. е. соответственно от разных видов одного и того же предкового рода и разных родов одного и того же семейства. Одним из таких примеров может служить род *Dreissena*, возникший несколькими параллельными ветвями от видов рода-предка *Congeria*.

Н. И. Андрусов (1893, 1897), подробно изучивший историю и филогению семейства *Dreissenidae*, пришел к выводу, что род *Dreissena* берет начало путем редукции апофизы по крайней мере от двух ветвей *Congeria*: дрейссены группы *rostriformes* (= *Pontodreissena* Logv. et Starob.) возникли от конгерий группы *modioliformes* (= *Andrusoviconsha* Starob.), а дрейссены группы *carinatae* (= *Dreissena* s. str.) — от конгерий группы *mytiliformes* (= *Mytilopsis* Conrad). Поэтому Андрусов отнес *Dreissena* к числу так называемых морфологических родов. Такого же мнения о «полифилетическом» происхождении *Dreissena* придерживался и Л. Ш. Давиташвили (1933), однако непосредственных переходов между *Congeria* и *Dreissena* этим исследователям наблюдать не удалось.

Первые переходные формы между видами этих двух родов были найдены в различных частях Паратетиса много позже. Так, в Паннонском бассейне А. Папп (Papp, 1950) нашел в верхнемiocеновых и нижнеплиоценовых отложениях формы, переходные между *Congeria scrobiculata* carinifera Lör. и *Dreissena turislavica* Jek. (нижнеконгериевая зона С) и формы, переходные между *C. gitneri* Brus. и *D. minima* Lör. (зоны Е и F).

Из верхнемэотических отложений Дакийского бассейна (район Бузэу) И. Панэ (Pană, 1962) были описаны переходные формы между двумя подвидами *Congeria amygdaloides* Dunker (= *C. novorossia* Sinz. по Панэ) и *Dreissena rostriformis* (Desh.) и *D. rimestiensis* Font. Позднее Панэ (1973), анализируя видовой состав, стратиграфическое распространение и морфологию конгерий и дрейссен из отложений верхнего мэотиса и нижнего понта, пришла к выводу, что в позднем мэотисе большинство видов килеватых конгерий дали начало видам дрейссен. Однако таксоно-

мическая самостоятельность большинства указанных Панэ «видов» конгерий вызывает сомнение. По-видимому, все они принадлежали к виду *Congerina neumayri* Andrus., от которого возникли, согласно Панэ, формы, отнесенные многими авторами к *Dreissena polymorpha*.

Переход от конгерий к дрейссенам был отмечен и в Эвксинском бассейне. Здесь, по данным Л. А. Невесской (1962, 1967, 1976), в позднем мэотисе имело место возникновение *Dreissena tenuissima* Sinz. (*D. polymorpha* Pall. по Невесской) от *Congerina panticapaea* Andrus. В среднепонтическое время в Эвксинском бассейне потеря апофизы произошла у *Congerina turgida* Brus., а в позднем понте — у *C. subcarinata* (Desh.) (Бабак, 1979), при этом образовались новые виды дрейссен. Несколько позднее, в киммерийское время, в Эвксинском бассейне в области Рионского залива потеря апофизы у *Congerina mirabilis* Senin. привела к возникновению *Dreissena dilatata* Andrus. и *D. suprangusta* David.

Вероятно, в настоящее время известны не все случаи образования представителей рода *Dreissena* непосредственно от видов *Congerina*. Предполагать это позволяет наличие большого морфологического сходства между некоторыми конгериями и дрейссенами западной части Паратетиса.

Вполне возможно, что потеря апофизы имела место и в более раннее, чем поздний мэотис, время. Так, Л. А. Невесская (1976) указывает, что среди молодых сарматских *Congerina moldavica* Sim. et Barb. были найдены две раковины, которые при размерах, когда все другие экземпляры этого вида уже имели апофизу, были ее лишены.

Кроме того, следует иметь в виду, что возникновение нового вида *Dreissena* от вида-предка *Congerina* могло осуществляться в различных частях связанных между собой бассейнов Паратетиса (т. е. в пределах разных популяций). Так, в позднем мэотисе у *Congerina amygdaloides novorossica* Sinz. в Дакийском бассейне произошла потеря апофизы (Pană, 1962), а в Эвксинском бассейне в это же время у многих экземпляров данного вида наблюдалась заметная редукция этого элемента, хотя полной потери апофизы здесь не произошло (Невесская, 1976).

Как уже говорилось выше, образование разных видов нового рода *Dreissena* происходило путем редукции апофизы. При этом у взрослых особей вида-предка конгерий всегда наблюдалась сильная изменчивость размеров и местоположения этого элемента: от нормально развитой апофизы до очень сильно редуцированной и наконец до полной потери апофизы, что характерно уже для рода *Dreissena*. К сожалению, не всегда возможно наблюдать изменение апофизы в процессе онтогенеза, поэтому в большинстве случаев редукция апофизы констатировалась на морфологических рядах уже вполне взрослых форм.

Редукция апофизы происходила различными путями в зависимости от характера этого элемента. У некилеватых конгерий подрода *Andrusoviconcha*, имевших апофизу, расположенную в одной плоскости с септой, апофиза постепенно сокращалась до полного исчезновения (*Congerina amygdaloides novorossica*; Pană, 1962, Панэ, 1973). У конгерий подрода *Mytilopsis* и некоторых видов подрода *Andrusoviconcha* с апофизой, расположенной с нижней стороны септы под углом к ней, редукция апофизы происходила двумя путями. Либо апофиза передвигалась к краю септы, так что оказывалась в одной с ней плоскости, и далее процесс редукции протекал, как в первом случае (*Congerina scrobiculata carinifera*; Rapp, 1950), либо апофиза выдвигалась вперед и приближалась к спинному краю створки, постепенно уменьшаясь в размерах и превращаясь из ложкообразного выроста в маленький бугорок с незначительным углублением на его выступающем конце в месте прикрепления переднего педального мускула. Наконец и этот бугорок исчезал, и мускульный отпечаток оказывался прямо на боковой стороне септы [*Congerina amygdaloides navicula* = *C. novorossica pseudorostriformis* (Pană, 1962, Панэ,

1973), *C. turgida* и *C. subcarinata*]. У *Congeria mirabilis* редукция шла обоими вышеуказанными путями.

Л. А. Невесской (1962, 1967, 1976) было изучено онтогенетическое развитие позднемэотических представителей рода *Congeria* [*C. panticapaea* Andrus. и *C. moldavica* Andrus.—подрод *Mytilopsis* и *C. amygdaloidea novorossica* Sinz.—подрод *Andrusoviconcha*] и позднечетвертичных *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Dreissena s. str.*). Оказалось, что на ранних стадиях онтогенеза (до размеров 1,1—1,2 мм) раковины *Dreissena* и *Congeria* имеют идентичное строение и септа последних не несет апофизу. При дальнейшем росте у конгерий происходит разделение септы и образование апофизы, а у дрейссен апофиза не возникает. И признак, характерный для ранних стадий развития конгерий (цельная септа), становится признаком взрослых дрейссен. Это позволило Невесской сделать предположение о происхождении рода *Dreissena* от *Congeria* путем сохранения признаков молодых стадий вида-предка у взрослых стадий вида-потомка (фетализация). Интересно, что последовательные стадии формирования апофизы, наблюдаемые в онтогенезе конгерий, в обратной последовательности отмечаются при редукции апофизы при переходе от конгерий к дрейсседам.

Таким образом, в настоящее время имеется ряд фактов, говорящих о том, что в позднем миоцене и плиоцене в различных бассейнах Паратетиса (Паннонском, Дакийском и Эвксинском) в различное время, хотя в каждом случае и в сравнительно узком интервале, виды конгерий теряли апофизу, давая начало видам дрейссен. Переход, как и предполагал Андрусов, происходил между килеватыми конгериями и килеватыми дрейсседами и бескилевыми конгериями и бескилевыми дрейсседами, а именно: виды дрейссен возникли от двух (из шести) подродов конгерий — *Dreissena s. str.* от различных филогенетических ветвей подрода *Mytilopsis*, а *Pontodreissena* — от видов подрода *Andrusoviconcha*. Образование видов дрейссен непосредственно от конгерий осуществлялось путем фетализации, а именно путем потери родового признака (апофизы) на ранних стадиях онтогенеза.

Опираясь на изложенные выше факты при изучении вопроса о происхождении рода *Dreissena*, некоторые исследователи-палеонтологи высказали сомнение в его таксономической самостоятельности, поскольку дрейссены возникли несколькими стволами от рода *Congeria* (Андрусов, 1897; Давиташвили, 1933; Тактакишвили, 1973). Однако в своих работах далее этих сомнений никто не пошел, и по-прежнему оба эти рода считаются самостоятельными и никем не дробятся.

При построении системы семейства *Dreissenidae* возможны три варианта:

1) разделить роды *Congeria* и *Dreissena* на более дробные монофилетические таксоны родового ранга (понимая под монофилией происхождение рода от одного-единственного вида-предка);

2) соединить *Congeria* и *Dreissena* в один род, не придавая наличию или отсутствию апофизы значения даже подродового признака;

3) признать таксономическую самостоятельность вышеуказанных родов.

Рекомендация разделить таксон в случае его полифилетического происхождения на более дробные таксоны того же ранга (Давиташвили, 1969) встречает большие затруднения в том случае, если таксон родового и более высокого ранга происходит несколькими параллельными ветвями от близкородственных представителей предкового таксона. Чем более близки генетически друг к другу предки параллельно возникших групп, тем искусственнее разделение этих групп по таксонам высшего ранга. В подобном случае параллельного развития отличия монофилии и полифилии являются скорее количественными, а не качественными (Татаринов, 1976). Поэтому при параллельном возникновении таксонов

от близкородственных форм следует применять вслед за В. Хеннигом (Hennig, 1950), Л. П. Татариновым (1976) и другими термин «парафилия» (происхождение таксона надвидового уровня параллельно от близкородственных видов, т. е. видов, принадлежащих к одному таксону более низкого или того же самого систематического ранга, что и таксон-потомок). Естественно, что между парафилией и полифилией (происхождение от разных далеко разошедшихся в процессе эволюции видов, относящихся к разным родам, семействам и т. д.) существует полная серия переходов, и разделение этих двух понятий иногда может быть крайне трудным.

В случае происхождения рода *Dreissena* от *Congeria* речь идет именно о случае парафилетического происхождения таксона (рода), и дробление этих родов на основании соблюдения принципа строгой монофилии, на наш взгляд, не оправдано. В этом случае оба рода должны были бы быть разделены более чем на 10 самостоятельных родов каждый, причем многие из них содержали бы по одному виду. К тому же попытка провести такое разделение не привела к каким-либо результатам, так как нельзя найти критерии, по которым можно было бы различить эти строго монофилетические «роды». Иначе говоря, для проведения такого дробного деления исходных родов нет ни теоретических предпосылок, ни практических методов.

Второй крайний случай — соединение дрейссен и конгерий в один род даже без выделения подродов — также вызывает много сомнений. Факты в пользу таксономической самостоятельности конгерий и дрейссен были приведены еще в конце прошлого столетия (Oppenheim, 1891; Андрусов, 1897). Они сводятся к следующему: 1) четкое различие в морфологии раковины (наличие апофизы у конгерий), связанное с различием в строении педалных мускулов; 2) различие в стратиграфическом распространении (род *Congeria* более древний, максимум его развития приходился на конец миоцена, когда род *Dreissena* еще только зарождался; в начале плиоцена оба рода встречались вместе и часто, а в позднем плиоцене, плейстоцене и ныне господствующим стал род *Dreissena*); 3) географическая разобщенность современных представителей *Congeria* и *Dreissena*.

Изложенное выше, с одной стороны, не позволяет механически соединить роды *Congeria* и *Dreissena*, с другой — разделить их на ряд самостоятельных родов, а говорит в пользу третьего и, на наш взгляд, единственно правильного решения о выделении в семействе *Dreissenidae* таксономически самостоятельных родов *Congeria* и *Dreissena*. В пользу этого решения говорит и тот факт, что неонтологи никогда не пытались объединить *Congeria* и *Dreissena* в один род, считая их самостоятельными. Кроме того, никто из неонтологов не относит к разным родам современных дрейссен, возникших от разных подродов конгерий.

Для изучения проблемы парафилетического происхождения таксонов высокого ранга важно также рассмотрение истории третьего рода семейства *Dreissenidae* — *Dreissenomya*, так как это позволяет видеть причину, которая привела к параллельным изменениям и появлению части признаков нового рода (*Dreissenomya*) у разных видов конгерий, хотя границу между родами перешел только один вид и говорить о парафилии мы не можем. Род *Dreissenomya* возник в Паннонском бассейне в позднем миоцене, по-видимому, от *Congeria nucleolus* Rzehak путем перехода к зарывающемуся образу жизни, развития в связи с этим сифонов и приобретения синуса мантийной линии, заднего зияния и т. п. Интересно, что представители *Congeria amygdaloides novorossica* Sinz. из позднемэотических и понтических отложений Эвксинского бассейна обнаруживают некоторые черты, характерные для рода *Dreissenomya* (развитие переднего края, спрямление мантийной линии и др.). Поэтому Андрусов (1890) первоначально ошибочно считал, что род *Dreissenomya* воз-

ник именно от этого вида. Он изменил свое мнение после того как было доказано, что первые *Dreissenomya* появились раньше, а вид *Congeria amygdaloides* вымер, так и не дав начала настоящим *Dreissenomya*.

Не следует думать, что только представители семейства *Dreissenidae* обладали тенденцией к парафилетическому образованию новых родов. Другим примером может служить семейство *Lymnocardiidae*, представители которого также возникали неоднократно путем одинаковых изменений у представителей предкового рода *Cerastoderma* (Попов, 1977).

При обсуждении происхождения дрейссен все еще остается невыясненным вопрос: почему в онтогенезе данной группы произошла потеря апофизы и возник новый род? В случае с *Dreissenomya* совершенно ясно, что к образованию рода привели заселение новой экологической ниши и изменение в образе жизни моллюсков. Но, к сожалению, мы не можем и, по-видимому, никогда не сможем точно ответить на вопрос, почему возник род *Dreissena*. Во-первых, по всем имеющимся данным потеря апофизы не была связана с изменением в образе жизни моллюсков. Во-вторых, переходы осуществлялись в разное время и в разных, хотя и связанных между собой, бассейнах. Поэтому говорить об определенном сходно повлиявшем на конгерий факторе внешней среды не приходится. Для таких видов как *Congeria mirabilis*, *C. turgida* и *C. subcarinata* толчком к потере апофизы могло послужить переселение в условия соседнего бассейна (из Дакийского в Эвксинский). В других случаях (*Congeria ranticapraea*, *C. amygdaloides*, *C. neumayri* и пр. из позднего мезотиса) причина потери апофизы могла заключаться в изменении гидрологического режима бассейнов, в которых они обитали. Возможно, одной из причин было прогрессирующее опреснение Паратетиса. Можно только констатировать как факт, что во всех известных случаях виды дрейссен произошли от наиболее многочисленных, наиболее широко распространенных и наиболее изменчивых видов конгерий. У таких видов конгерий, по-видимому, начинал реализоваться определенный скрытый запас изменчивости и происходила неотеническая задержка в развитии апофизы. То, что у разных видов конгерий произошли сходные изменения, объясняется, по-видимому, тем, что «филогенетические параллелизмы основаны не только на сходстве внешних условий существования, ортоселекции и эпигенетических структур, но и на ограниченном и сходном для каждой группы организмов резерве генотипической изменчивости» (Татаринов, 1976, стр. 192).

Факт потери апофизы явился, по-видимому, каким-то образом более энергетически выгодным для моллюсков, так что большинство возникших видов рода *Dreissena* не только широко расселились по всем плиоценовым морям Паратетиса, но и постепенно вытеснили своих предков конгерий.

В заключение следует подчеркнуть, что, конечно, роды, возникшие путем строгой монофилии, генетически отличаются от родов, возникших парафилетически и тем более в редких случаях полифилии (гибридизация). Поэтому можно было бы ввести определенные термины для обозначения родов, возникших разными путями, например «монороды», «парароды» и «полироды», и даже отразить это в написании названия таксона, но вряд ли это нужно на данном этапе изучения организмов, когда филогения большинства групп не изучена в достаточной степени на видовом и родовом уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов П. И. 1890. Зап. СПб. миперал. о-ва, сер. 2, ч. 26, стр. 193—345.
Андрусов П. И. 1893. Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт., т. 18, вып. 1, стр. 69—94.
Андрусов П. И. 1897. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии. Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Отд. геол. и минерал., т. 25, стр. 1—683.
Бабак Е. В. 1979. В сб.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Автореф. докл., № 6. Л., «Наука», стр. 55—57.

- Давиташвили Л. Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. Госпаучтехиздат, стр. 3—168.
- Давиташвили Л. Ш. 1969. Причины вымирания организмов. М., «Наука», стр. 5—440.
- Невесская Л. А. 1962. Палеонтол. ж., № 2, стр. 49—71.
- Невесская Л. А. 1967. Палеонтол. ж., № 4, стр. 17—34.
- Невесская Л. А. 1976. В сб: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Л., «Наука», стр. 48—52.
- Панэ И. 1973. Bul. VIe Congr. Assoc. Géol. Carpatho-Balkanique, vol. 1, № 2, p. 219—223.
- Попов С. В. 1977. Микроструктура раковины и систематика кардий. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 153, стр. 5—122.
- Тактакишвили И. Г. 1973. Плиоценовые Dreissenidae Западной Грузии. Тбилиси, «Мецниереба», стр. 5—150.
- Татаринков Л. П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., «Наука», стр. 5—256.
- Hennig W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, Dtsch. Zentralver., S. 3—232.
- Oppenheim P. 1891. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd 43, S. 923—966.
- Pană J. 1962. Anal. Univ. Bucuresti. Ser. stiint. nat., geol.-geogr., № 31, an. 11, p. 105—119.
- Papp A. 1950. Ann. Nat. Mus. Wien, Bd 57, S. 148—156.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
21 VI 1979