Ruthenica (1992), 2(1): 1-25. © Ruthenica, 1992

Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia

YAROSLAV I. STAROBOGATOV

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Universitetskaya embankment, 1, St.Petersburg, RUSSIA.

The higher classification of Bivalvia worked out by the author together with O.A.Scarlato and others during 1970-1990 as well as phylogenetic hypotheses of origin of each order, suborder and infraorder are described. The classification and phylogenetic hypotheses are based on the studies of shell and hinge dentition of Recent and extinct forms, musculature of Recent forms and muscle scars of extinct ones, gill apparatus, stomach, and partially, the morphology of pelagic larvae. The trends of evolutionary transformation of dentition, gills, stomach and organization of larvae are elucidated which allow to construct the phylogenetic hypotheses and the classification. The class Bivalvia is divided into 3 superorders and 15 orders; 11 orders are divided into suborders and 4 also into infraorders. Analysis of changes of generic diversity during Phanerozoic geological time demonstrates that there was minimum diversity during Permian — Jurasic time, and this fact is not an artifact of the method of calculation. It is supposed that this minimum diversity may be explained by reconstruction of marine ecosystems at that time.

Морфологические основы филогении и системы Bivalvia

Я.И. СТАРОБОГАТОВ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Предлагаемая система класса Bivalvia, равно как и представления о филогенетических связях входящих в него групп строятся на основе анализа особенностей раковины и замка современных и вымерших форм, мускулатуры, применительно к вымершим формам реконструируемой по отпечаткам на раковине, жаберного аппарата и желудка, а также, частично, строения пелагических личинок.

Примитивные двустворчатые — Protobranchia имеют раковину со смещенными или не смещенными назад макушками, что связано у первых с добыванием пищи посредством ротовых лопастей, а у вторых с использованием для этой цели щупалец ротовых лопастей, выходящих у заднего конца створки. Замок этой группы относится к ктенодонтной группе замков (Рис. 1). Остальные двустворчатые моллюски добывают пищу с помощью жабр, и макушки у них смещены вперед, чтобы увеличить задний край, через который идет водообмен. Сдвинуты назад они лишь в тех случаях, когда ток воды поступает с переднего конца тела, или когда очень сильно развита нога. Замки у них относятся к прегетеродонтной или гетеродонтной группам (Рис. 1). Наконец, Septibranchia сохраняют смещенные вперед макушки (поскольку ток воды поступает сзади) и утрачивают замок. Связь прегетеродонтных замков с гетеродонтными выражается в том, что лиродесмоидный замок легко представить возникшим из фазеолоидного путем переноса закладки зубов на ранние стадии онтогенеза и тем самым фиксации числа радиальных зубов.

Жаберный аппарат Bivalvia можно разделить на 3 главных типа: протобранхный со свободными и относительно короткими листочками, направленными косо вниз у *Nucula, Nuculana* и близких родов, или вверх и вниз у *Solemya, Nucinella* и близких родов (Рис. 2); аутобранхный (= филибранхный + псевдоламеллибранхный + эуламеллибранхный) с удлиненными и подразделенными на нисходящее и восходящее колена филаментами, вместе представляющими собой фильтр-сито с размещенным на нем ресничным вододвижущим механизмом (большинство двустворчатых моллюсков) и, наконец, септибранхный, при котором раздельные филаменты сохраняются лишь у низших форм, и вся жабра работает как мембранный насос совмещенный со сравнительно грубым ситом (Рис. 2).

Желудки (Рис. 3) у Protobranchia характеризуются сохранением общих протоков долей печени. У Autobranchia эти протоки сохраняются как рудименты лишь у самых низших групп, а у большинства печеночные дивертикулы открываются в желудок независимо. У Septibranchia остаются всего два дивертикула и в желудке развивается мощная кутикулярная выстилка для перетирания крупных пищевых объектов.

У Protobranchia сохраняется ранняя пелагическая личинка эндолярвального типа — перикалимма, у Autobranchia она заменяется личинками трохофорного типа — анакалиммой и конхостомой.

Сказанное позволяет наметить три первичных подразделения класса Bivalvia: надотряды Nuculiformii (=Protobranchia), Mytiliformii (=Autobranchia) и Conocardiiformii (=Septibranchia). Эти высшие подразделения класса следует считать именно надотрядами, а не подклассами поскольку в пределах класса не проявляется сколь-нибудь существенных различий в плане строения.

Надотряд Nuculiformii по перечисленным выше особенностям четко разделяется на отряды и подотряды (сравни Рис. 1, 2, 3): отряд Nuculiformes с подотрядами Nuculoidei и Radiidentoidei и отряд Solemyiformes с подотрядами Nucinelloidei и Solemyoidei.

Надотряд Mytiliformii, представленный большинством видов класса, разделяется на 8 отрядов, прежде всего, по особенностям замка и строению желудка (Рис. 1 и 3). По раковине резче всего выделяется отряд Mytiliformes, у представителей которого полностью редуцирована передняя часть спинного края (в связи с чем замок, когда он имеется, состоит только из подмакушечных и задних прикраевых зубов), причем иногда (например, у аркоидов) макушки сдвигаются назад и располагаются под серединой задней части спинного края или даже позади нее. При обсуждении замков представителей этого надотряда важно подчеркнуть, что, во-первых, разграничить прегетеродонтную и гетеродонтную группы замков не так уж просто, а во-вторых, гетеродонтные замки могли возникать независимо несколько раз. Так, вовсе не существует доказательств, что пахидонтный замок произошел от какого-либо гетеродонтного. Напротив, вероятнее всего, этот замок следует относить к прегетеродонтным. В равной степени круры у *Laternula* проще всего выводить из зубов примитивного лиродесмоидного замка.

По особенностям раковины, замка и желудка 7 из этих 8 отрядов делятся на подотряды, а 4 из них еще и на инфраотряды. Приведена система отрядов, подотрядов и инфраотрядов надотряда Mytiliformii.

Четыре ныне живущих отряда надотряда Conocardiiformii четко разделяются по строению септы и облику раковины. Исходным для всего надотряда является отряд Verticordiiformes, где еще сохраняются жаберные филаменты, а у более архаичного подотряда Fordilloidei даже обе пары полужабр. Тем не менее строение желудка и жабр четко свидетельствует о принадлежности этого отряда к группе септибранхных моллюсков т.е. к надотряду Conocardiiformii. Септы представителей трех других современных отрядов не выводимы друг из друга и могут быть выведены лишь из септы представителей подотряда Verticordioidei. Кроме этих 4 отрядов в состав надотряда включен и обширный вымерший отряд Conocardiiformes. Эту группу моллюсков нередко выделяют в самостоятельный класс Rostroconchia, считая, что створки этих моллюсков соединены неподвижно. Это, однако, полностью опровергается возможностью аппроксимации фронтального сечения створки отрезком логарифмической спирали и наличием у *Eopteria* и некоторых других форм отпечатков аддукторов. Кроме того, у того же рода и у некоторых других имеются мускульные отпечатки, легко интерпретируемые, как отпечатки септальных мускулов. "Непарный дорсальный мускульный отпечаток" со следами роста, скорее всего является погруженным ниже оси поворота створок ламеллярным слоем лигамента; в этом случае лигамент не раскрывает створки, а смыкает их. В то же время для ламеллярного слоя лигамента весьма характерны следы роста, похожие на таковые мускульных отпечатков. Значительное разнообразие раковин представителей отряда Conocardiiformes заставляет делить этот отряд на 3 подотряда Eopterioidei, Ribeirioidei и Conocardioidei, причем первый из них ввиду наличия аддукторов и сходства раковин с представителями отряда Verticordiiformes следует считать наиболее примитивным в пределах отряда.

Филогенетические отношения отрядов и подотрядов изображены на Рис. 4. Ширина полос на этом рисунке отражает количество родов в каждый отрезок времени, рассчитанное с помощью поправок (Табл. 1), разработанных для морских раковинных моллюсков А.Н.Голиковым и Я.И.Старобогатовым [1989].

Введение этих поправок позволяет оценить изменение родового разнообразия двустворчатых моллюсков во времени (Рис. 5). При этом для всех надотрядов, как и для низших подклассов брюхоногих, можно констатировать значительное снижение разнообразия в перми-юре. О том, что это не артефакт, связанный с поправками, свидетельствует отсутствие такого снижения среди пресноводных Bivalvia. Остается предположить, что это снижение связано с глобальной перестройкой морских экосистем.

INTRODUCTION

The present article is the final result of the work for a construction of the bivalvian higher classification based on a complex of various characters i.e. the features of the structure of as many systems of organs as possible. It is a continuation of previous works of the author with co-authors [Scarlato, Starobogatov, 1970, 1975, 1978a, 1978b, 1979a, 1979b, 1983, 1984; Nevesskaja et al., 1971; Starobogatov, 1977]. Our starting point is that the aim of the taxonomy is the construction of a classification with maximum prognostic properties in the other words, a classification which would allow us to predict maximum of characteristics of an organism using its taxonomic position. It requires to use maximum number of characters of organisms, if possible all results of study of them by all branches of biology. Practically the more complete data are provided by the morphology of Recent animals and fossil remains of the organisms of past epochs. However, all the store of characters should be used with maximum completeness in spite of its poverty.

It is important to remember during the construction of a classification that each taxon has three characteristics: 1) unity of origin, 2) borders, and 3) rank. Neither of these characteristics can be regarded as preferable, nor can be omitted. One should use the following three principles for finding these characteristics [Starobogatov, 1989]. The unity of origin is determined by the **principle of excluding of polyphyly** (often named **principle of monophyly** but its reverse formulation is used in practice). The borders are determined by the **principle of optimal diagnostics**. Finally, the taxonomic rank is determined by the **principle of unity of level of differences and integrity of the taxa of equal rank**. It should be underlined that all above said is true for supraspecific taxa only, because the **biological species concept** requires other ways for evaluation of demarcations and rank of species.

The proposed classification of the class Bivalvia is constructed basing on features of sceletal-locomotory system (shell, ligament, hinge, musculature), respiratory-filtrational system (gill apparatus), alimentary system (stomach), partially circulatory, excretory and reproductive systems (heart and coelomic formations), nervous system (more precisely its central division) and characters of structure and development of larvae.

MAIN TRENDS OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION IN BIVALVIA

1. **Shell and ligament.** The shell of Bivalvia is regarded traditionally as consisting of two valves connected by a ligament. However viewing the ligament consists of the same three layers as the valve but calcified otherwise and weakly [Yonge, 1978] we may regard the shell as spatially curved plate folded in two at least at the earlier stages of development[1]. The comparison with the remaining molluscan classes proves that the primary position of this plate is dorsal. The shell is inevitably (by the mechanical reasons) bent along a straight line in the sagittal plane. Respectively ancestral Bivalvia were able to have straight-linear dorsal margin of the shell and lacked umbones. Such a shell (prodissoconch-I) is found in bivalvian larvae at the rotiger (=veliger) stage or at the corresponding embryonic stage of bivalves with the direct development. Transition from such shell to a typical for Bivalvia shll with umbones is realized by marginal growth. As a result, the rectilinear part of the dorsal margin of the valve becomes many times less than the dimension of the valve and it can be regarded as initial point of growth but not as a segment of straight line. The valves grow not only in length and height during the marginal growth but also move farther from each other (in connection with growth of the body volume). This leads to the situation in which the frontal section of the valve may be approximated by a segment of logarithmic spiral with sufficient compliance [Thompson, 1959]. Such compliance cannot be observed when the growth of valves is realized by its

1 Waller [1978, 1990] proposed another homology of ligament layers. Not discussing his concept I may mention that both valves of larval (rotiger) shell are connected by periostracum along the straight dorsal border. On the other hand, in spite of different interpretations of the origin of layers, he did not deny that the function of both resilient layers of ligament is the opening of valves which determined their position in relation of the axis of valves turning.