

ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. В.А. АМБАРЦУМЯН, акад. А.А. БАЕВ (главный редактор),
акад. Л.М. БРЕХОВСКИХ, акад. Ю.А. БУСЛАЕВ, акад. В.С. ВЛАДИМИРОВ,
акад. Л.В. КЕЛДЫШ, акад. В.В. МЕННЕР, акад. Ю.В. ПРОХОРОВ,
акад. Г.А. РАЗУВАЕВ, акад. Р.З. САГДЕЕВ, акад. М.А. САДОВСКИЙ,
акад. Л.И. СЕДОВ (зам. главного редактора), акад. В.И. СМИРНОВ,
акад. В.Е. СОКОЛОВ, акад. А.Н. ТИХОНОВ,
член-корр. АН СССР Т.М. ТУРПАЕВ, акад. М.Х. ЧАЙЛАХЯН,
Ю.А. ПАШКОВСКИЙ (ответственный секретарь)

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В 1933 ГОДУ
ВЫХОДИТ ТРИ РАЗА В МЕСЯЦ

1987

ТОМ 295 № 5

СОДЕРЖАНИЕ

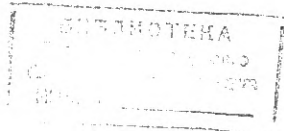
МАТЕМАТИКА

Алымкулов К. О рождении периодического решения из петли сепаратрисы седла в сингулярно возмущенных системах	1033
Белых В.Н. Алгоритмы без насыщения в осесимметричных краевых задачах	1037
Габов С.А., Оразов Б.Б., Свешиников А.Г. О нестационарных колебаниях вертикального столба стратифицированной жидкости и их стабилизации	1041
Гусаренко С.А. Об одном обобщении понятия вольтеррова оператора	1046
Казьмин Ю.А. Об интерполировании средними	1050
Мордухович Б.Ш. Методы аппроксимаций и условия экстремума в негладких системах управления	1053

ГИДРОМЕХАНИКА

Долина И.С., Пелиновский Е.Н. Рассеяние поверхностных гравитационных волн малыми подводными препятствиями	1058
---	------

© Издательство "Наука",
Доклады Академии наук СССР, 1987 г.



в целом [2]. Центр морфоэкологического многообразия таксона сосредоточен для рецентных иглокожих в группе астерозойных жизненных форм.

Предложенные в нашей системе жизненные формы, строго говоря, являются группами жизненных форм, в пределах каждой из них можно выделить более мелкие формы по габитуальным особенностям. Детализация системы имеет смысл для подробного анализа разнообразия морфоэкологических вариаций у иглокожих, но при этом общий вид системы жизненных форм типа существенно не изменяется.

Автор искренне благодарит В.А. Свешникова за помощь в работе, а также Н.М. Литвинову и Л.А. Бутузову за предоставленную возможность работать с коллекциями иглокожих из фондов ИО АН СССР и Зоологического музея АН УССР.

Институт эволюционной морфологии и
экологии животных им. А.Н. Северцова
Академии наук СССР, Москва

Поступило
20 V 1987

ЛИТЕРАТУРА

1. Алев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
2. Арендт Ю.А. — Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 9, с. 1301–1313.
3. Литвинова Н.М. — Там же, 1979, т. 58, вып. 10, с. 1501–1510.
4. Невис К.Н. Океанические головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. 285 с.
5. Свешников В.А. — ДАН, 1983, т. 270, № 6, с. 1509–1512.
6. Свешников В.А., Алашад-жиев М.М. — ДАН, 1986, т. 286, № 2, с. 482–486.
7. Свешников В.А., Контор Ю.И. — ДАН, 1985, т. 283, № 1, с. 235–239.
8. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981, 360 с.
9. Downey M.E. Revision of the Atlantic Brisingida (Echinodermata: Asteroidea), with Description of a New Genus and Family, Smithsonian Contribution to Zoology, 1986, № 435. 57 p.
10. Physiology of Echinodermata/Ed. by R. Booloottian. N.Y., L.; Sydney: Intersci. Publ., 1966. 822 p.
11. Pawson D.L. — Austral. Mus. Mem., 1982, vol. 16, p. 129–145.

УДК 595

ЗООЛОГИЯ

В.А. СВЕШНИКОВ, А.Б. СТАНКЯВИЧЮС

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ МОРСКИХ ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA)

(Представлено академиком В.Е. Соколовым 8 V 1987)

В экологической морфологии в последние годы интенсивно разрабатывается новое направление — учение о жизненных формах. Жизненная форма — это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы разнородных организмов на любой фазе жизненного цикла, возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под действием сходных факторов естественного отбора. В морской зоологии беспозвоночных уже созданы системы жизненных форм для нескольких крупных таксономических групп, в том числе для некоторых групп морских моллюсков [3–6]. Каждая из этих систем может служить либо для оценки экологической структуры какого-либо отдельного таксона, либо для оценки экологической структуры биоценозов, ландшафтов или фауны целых морских акваторий, а также в целях экологической инженерии.

Задача настоящей работы состояла в том, чтобы разработать иерархическую систему экологических групп и жизненных форм морских переднежаберных брюхо-

ногих моллюсков и выявить основные пути их экологической эволюции. Материал собирали в Южно-Китайском море во время экспедиций на научно-исследовательском судне АН СССР "Академик Александр Несмеянов" в 1984 и 1986 гг. Использовали коллекции морского музея и аквариума в Клайпеде и коллекции зоологических музеев Москвы и Ленинграда. Морфометрию раковин проводили общепринятым методом. Использовали крупные монографии, атласы и руководства [1, 2, 7 – 14]. В нашей системе жизненных форм переднежаберных моллюсков мы придерживались иерархического принципа, разработанного нами для подобных систем других морских беспозвоночных [4–6]. В иерархических системах высшие категории (экологические группы) определяют принадлежность животного к биотопу и ярусу обитания. Более низкие уровни системы определяют степень двигательной активности, характер питания и габитус (жизненную форму) животного.

Среди переднежаберных моллюсков различают две крупные экологические группы — либеробионты и симбионты. В свою очередь, либеробионты делятся на бентос, планктон и плейстон. Среди бентосных форм различают эпибионты и интрабионты.

Эпибионты по степени подвижности делятся на три секции — ограниченно подвижные, подвижные и неподвижные. Ограниченно подвижные приурочены к жестким грунтам и характеризуются тем, что ось их раковины расположена под прямым углом к плоскости подошвы ноги, и тем, что раковина не балансирует у них на спине [15]. Среди ограниченно подвижных переднежаберных мы выделяем три основные жизненные формы. Уховидная форма имеет низкий завиток и большое округлое устье. Отношение высоты раковины к наибольшему диаметру равно $0,25 \pm 0,02$ (указывается репрезентативная ошибка). Уховидная форма встречается у представителей семейства Haliotidae и у некоторых Thaididae (Concholepas), Neritidae (Nerita) Calyptraeidae (Crepidula). Вторая форма ограниченно подвижных эпибионтов имеет вид колпачка. Отношение высоты раковины к наибольшему диаметру равно $0,43 \pm 0,04$. Эту форму имеют представители семейств Fissurelidae, Patellidae, Astmaeidae. Наконец, третья форма — коническая; для нее характерно то, что вершина раковины моллюска совпадает с геометрической вершиной конуса, а устье раковины лежит в плоскости основания конуса. Отношение высоты раковины к наибольшему диаметру равно $0,75 \pm 0,05$. Конусовидную форму имеют Tectus (Trochidae), Xenophora (Xenophoridae), Astraea (Turbinidae). Все три формы ограниченно подвижных эпибионтов имеют индекс отношения высоты раковины к ее наибольшему диаметру всегда меньше единицы.

Группа активно подвижных переднежаберных наиболее богата жизненными формами. Подвижные гастроподы характеризуются тем, что главная ось их раковины находится под некоторым небольшим углом к плоскости подошвы в момент активного движения. Во время движения раковина моллюска балансирует у него на спине. Наиболее распространены у подвижных переднежаберных следующие шесть жизненных форм. Башенковидная форма характеризуется высоким завитком, высоким, округлым или продолговатым устьем. Сифональный вырост у них короткий или совсем отсутствует. Отношение высоты раковины к максимальному диаметру (строительная высота раковины) равно $1,8 \pm 0,1$. Башенковидная форма раковины встречается у представителей многих семейств переднежаберных: Cantharidus (Trochidae), Turbo (Turbinidae), Phasianella (Phasianellidae), Littorina scabra (Littorinidae), Epitonium (Epitonidae), Struthiolaria (Struthiolariidae), Phalium granulatum (Cassidae), Charonia tritonis (Cymatiidae), Trophon ambigua (Muricidae), Neptunea (Buccinidae), Nassarius clathratus (Nassariidae), Turbinella laevigata (Vasidae), Aphera spengleriana (Cancellariidae), Thatcheria mirabilis (Turridae).

Веретеновидная форма характеризуется высоким завитком, остроконечной вершиной раковины, длинным сифональным выростом. Стройность раковины у

веретеновидных форм выражается индексом $3,5 \pm 0,3$. Эта форма распространена реже, чем башенковидная, и встречается у *Tibia* (Strombidae), *Penion maxima* (Buccinidae), *Fusinus colus* (Fasciolaridae), *Afer cumingii* (Vasidae), *Lophiotoma* (Turridae).

Булавовидная форма характеризуется низким завитком, тупокопечной вершиной раковины, оборотами, покрытыми шипами, и длинным сифональным выростом. Стройность раковины определяется индексом $2,5 \pm 0,2$. Булавовидная форма раковин встречается в ограниченном числе семейств: *Murex* (Muricidae), *Busyson* (Melongenidae), *Tudicula* (Vasidae).

Овальная форма определяется низким завитком, часто с вершиной, скрытой в оборотах раковины; сифональный вырост или очень мал, или не выражен. Индекс стройности раковины равен $1,7 \pm 0,1$. Овальная форма наиболее определенно выражена в четырех семействах: *Ovula* (Ovulidae), *Cypraea* (Cypraeidae), *Persicula* (Marginellidae), *Oliva* (Olividae).

Шлемовидная форма имеет низкий завиток, маленький сифональный вырост, щелевидное, складчатое устье и его дисковидное расширение в виде плоского козырька; раковина вздута в виде шлема. Индекс стройности раковины равен $1,3 \pm 0,1$. Шлемовидная форма встречается у *Cassis* (Cassidae), *Vasum* (Vasidae).

Наконец, коническая форма, которая у подвижных эпибионтов биологически отличается от конической формы ограниченно подвижных. У активно подвижных *Conidae* острый сифональный конец раковины соответствует геометрической вершине конуса. Мало приподнята, уплощенная вершина раковины *Conidae* соответствует основанию геометрической фигуры конуса. Щелевидное устье представителей семейства *Conidae* располагается как бы вдоль боковой стороны геометрической фигуры конуса. Таким образом, конические формы активно подвижных и ограниченно подвижных эпибионтов как жизненные формы заметно различаются. Коническая форма активно подвижных эпибионтов весьма широко распространена среди представителей семейства *Conidae*, а также встречается у *Strombus decorus* (Strombidae). Отношение высоты раковины к максимальному диаметру у них равно $1,9 \pm 0,1$.

Таким образом, по нашей системе имеется 6 разнообразных жизненных форм среди активно подвижных эпибионтов и этим они превосходят другие экологические группы. Индекс стройности раковин у подвижных эпибионтов весьма вариабелен. Однако он всегда больше единицы, но не превышает значения $3,5 \pm 0,3$.

Неподвижные эпибионты приурочены к жестким грунтам и характеризуются тем, что обороты раковины соприкасаются между собой только у вершины, а в средней части развернуты и не касаются друг друга. Обычно неподвижные переднежаберные образуют массивные конгрегаты или колонии. Отношение высоты раковины к максимальному диаметру, как правило, около 5. К неподвижным переднежаберным относятся представители семейств *Vermetidae* и *Siliquaridae*, имеющие червеобразную форму раковинки. Таковы наиболее характерные формы эпибионтов.

Интрабионты включают несколько жизненных форм, но не все они постоянно живут в толще грунта. Некоторые зарываются на ночь, а днем выходят охотиться на поверхность. Другие, наоборот, охотятся ночью, а днем зарываются в грунт. Интрабионты приурочены к мягким грунтам. Наиболее характерна для настоящих интрабионтов форма буравчика. Индекс стройности у них достигает наибольших значений среди всех переднежаберных. Среднее значение индекса стройности здесь равно $4,8 \pm 0,3$. Форма буравчика наиболее ярко выражена у представителей семейства *Turritellidae* и *Terebridae*. К факультативным интрабионтам относятся представители семейства *Conidae* с конической формой, а также *Naticidae* с шаровидной формой раковины. Таковы основные жизненные формы переднежаберных моллюсков — интрабионтов.

Пелагические формы переднежаберных — это обитатели открытых частей океана. Они удерживаются в толще воды благодаря тому, что имеют удельную массу,

близкую к удельной массе воды. Пелагические формы представлены тремя семействами — *Atlantidae*, *Carinariidae* и *Pterotracheidae*. Все они медленно движутся при помощи взмахов складок тела, подобных плавникам. Атлантиды имеют маленькую тонкую, плоскостральную раковинку с гребнем вдоль последнего оборота. Каринариды снабжены прозрачной раковинкой в форме колпачка. Птеротрахеиды лишены раковины, а тело их имеет рыбообразную форму.

Плейстонные организмы обитают на пленке натяжения. Среди брюхоногих к этой экологической группе относятся представители только одного семейства *Janthinidae*. Они удерживаются у пленки натяжения благодаря воздушному поплавку, который сами формируют. Отношение высоты к наибольшему диаметру их тонкостенной спиральной раковины определяется индексом $1,0 \pm 0,1$. Таковы планктонные и плейстонные формы.

Симбионты имеют размеры много меньше, чем либеробионты. Габитус у симбионтов весьма разнообразен. Симбионты делятся на комменсалов и паразитов. Комменсалы ведут или неподвижный, или ограниченно подвижный образ жизни. К неподвижным относятся некоторые представители семейства *Vermetidae*, которые цементируют свои развернутые спиральные раковины в известковой толще кораллов. Ограниченно подвижные комменсалы представлены семействами *Lamellaridae* и *Capulidae*. И те, и другие имеют колпачковидную раковинку, отношение высоты к наибольшему диаметру которой выражается индексом, равным $0,55 \pm 0,03$. Существование некоторых ламелларид связано с асцидиями. Капулиды живут на раковинах двусторонних моллюсков или около устья других гастропод.

Паразитические переднежаберные питаются тканями других беспозвоночных. Эта группа делится на эктопаразитов и эндопаразитов [2].

Эктопаразиты сохраняют раковину и подвижность. Некоторые представители семейства *Capulidae* (*Thusa*) с колпачковидной раковиной питаются тканями морских звезд. Под элитарном полихет из Карибского моря паразитирует переднежаберный моллюск *Cochliolepis parasitica* (Tornidae) с формой раковины, близкой к диску. Некоторые представители семейства *Epitoniidae* (*Opalia*) со спиральной раковиной паразитируют на актиниях. *Stiliferidae*, обитающие на поверхности тела иглокожих, имеют спиральную раковину с высоким завитком (индекс стройности равен $2,3 \pm 0,3$), погружают длинный хобот под кожу хозяина и сосут его ткани. Эндопаразиты представлены семейством *Entosconchidae*, они полностью погружены в полость тела иглокожих, утратили раковину и приобрели мешковидную форму. Хорошо развит хобот, который они погружают в кровеносный сосуд хозяина, чтобы питаться его кровью. Такова группа паразитов.

Итак, в результате исследования представителей 44 семейств переднежаберных брюхоногих моллюсков впервые предложена иерархическая система жизненных форм этого таксона. Выявлена 21 жизненная форма. Система жизненных форм отражает основные направления экологической эволюции переднежаберных. Генеральное направление развивается по линии приспособлений к обитанию на поверхности морского дна (эпибионты). Среди эпибионтов обнаружено 10 жизненных форм. Эпибионты представляют центр морфоэкологического многообразия переднежаберных. Здесь встречаются как наиболее примитивные, так и наиболее эволюционно продвинутые формы. От эпибионтов прослеживаются и другие линии экологической специализации переднежаберных: к пелагическим и плейстонным формам в толще воды, а также отдельно к интрабионтам и симбионтам — в бентосе.

Для эпибионтов и интрабионтов индекс стройности раковины в ряде случаев коррелирует с обитанием на грунте определенного типа. Жизненные формы с индексом стройности меньше единицы обычно приурочены к жестким грунтам. Жизненные формы с индексом стройности от 1,0 до 3,5 чаще встречаются на поверхности пес-

чанных и илистых грунтов. Жизненные формы с индексом стройности больше 4 относятся к постоянным интрабионтам.

Практическая сущность систем жизненных форм состоит в том, что многотысячное множество видовых названий крупного таксона сводится к малому числу названий жизненных форм, которыми проще манипулировать в целях выявления основных направлений экологической эволюции таксона, а также в целях решения задач биологической индикации среды и экологической инженерии.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных имени А.Н. Северцова
Академии наук СССР
Москва

Поступило
12 V 1987

ЛИТЕРАТУРА

1. Голиков А.Н. Моллюски Buccinidae Мирового океана. Сер. Фауна СССР. Нов. сер. Моллюски. Л.: Наука, 1980, т. 5, вып. 2. 508 с.
2. Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.
3. Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. 286 с.
4. Свешиников В.А. — ДАН, 1982, т. 264, № 1, с. 253—256.
5. Свешиников В.А., Алигаджиев М.М. — ДАН, 1986, т. 286, № 2, с. 482—486.
6. Свешиников В.А., Кантор Ю.И. — ДАН, 1985, т. 283, № 1, с. 235—239.
7. Abbot R.T. American seashells. 2 Ed. N.Y., 1960. 541 p.
8. Abbot R.T., Dance P.S. Compendium of seashells. 2 Ed. Dutton, 1983. 411 p.
9. Fretter V., Graham A. British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. L., 1962. 755 p.
10. Golikov A.N., Starobogatov Y.I. — Malacologia, 1975, vol. 15 (1) p. 185—232.
11. Grasse P.P. Traite de Zoologie. Mollusques Gastropodes et Scaphopodes. Paris, 1968, vol. 5, fasc. 3. 1083 p.
12. Habe T. Shells of the Western Pacific in color (2). Hoikusha, 1968. 233 p.
13. Kira T. Shells of the Western Pacific in color (1). Hoikusha, 1965. 224 p.
14. Lindner G. Field Guide to Seashells of the World. N.Y., 1979, 271 p.
15. Linsley R.M., Yochelson E.L., Rohr D.M. — Lethaia, Oslo, 1978, vol. 11, p. 105—112.