

**Морфология глохидиев беззубок  
рода *Colletopterum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae)  
из водоемов Хакасии и Читинской области**

***Е.М. Саенко***

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия*  
*e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru*

---

Изучены глохидии *Colletopterum anatinum* (L., 1758) и *C. piscinale* (Nilsson, 1822) из озер Читинской области (басс. оз. Байкал и р. Лена) и Хакасии (басс. р. Енисей). Получены сведения о конхологических признаках личиночных раковин (световая микроскопия), а также данные о микроструктуре наружной поверхности створок (сканирующая электронная микроскопия). Глохидиальные створки покрыты петлеобразными структурами, которые формируют параллельные, идущие в дорсо-вентральном направлении, ряды. Подобный рисунок наружной поверхности глохидиальных створок не встречается у изученных дальневосточных видов беззубок.

**Ключевые слова:** беззубки, *Colletopterum*, глохидии, морфология, Россия.

---

**Morphology of glochidia of the anodontine bivalves  
of the genus *Colletopterum* (Unionidae)  
inhabiting water basins  
of Khakasia Republic and Chitinskaya Territory**

***E.M. Sayenko***

*Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,  
Vladivostok 690022, Russia*  
*e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru*

---

Glochidial shells of *Colletopterum anatinum* (L., 1758) and *C. piscinale* (Nilsson, 1822) from lakes of Chitinskaya Territory (Lake Baikal and Lena River basins) and Khakasia Republic (Enisey River basin) are studied by light (to understand conchological features) and scanning electron (to analyze ultrastructural features) microscopes. Exterior valve sculpturing consists of raised loops restricted to bands that run parallel to dorso-ventral axis of valve. Such sculpturing was not registered for any studied Far Eastern anodontine species.

**Key words:** anodontines, *Colletopterum*, glochidia, morphology, Russia.

---

До 80-х гг. прошлого столетия европейские и сибирские беззубки подсемейства Anodontinae входили в состав рода *Anodonta* Lamarck, 1799 [Жадин, 1952; Старобогатов, 1977; Modell, 1945], однако позже их стали разделять на два рода – *Anodonta* и *Colletopterum* Bourguignat, 1880, при этом за основу при разделении были взяты, в частности, различия в макушечной скульптуре, структуре поверхности и размерах раковин взрослых моллюсков [Затравкин, 1983; Старобогатов,

Иззатулаев, 1984]. Имеются ли у представителей данных родов различия в строении личиночных раковин, на тот момент не было известно.

Если глохидии представителей рода *Anodonta* изучали не только на световом, но и на сканирующем электронном микроскопе [Giusti, 1973; Wood, 1974; Giusti et al., 1975; Wächtler et al., 2001; Lima et al., 2006; Başçınar, Düzgüneş, 2008; и др.], то данные по морфологии глохидиев *Colletopterum* были получены только на световом микроскопе [Антонова, 1986, 1987; Антонова, Старобогатов, 1988; Саенко, 2001, 2006].

Глохидии обитающих на территории России анодонтин по своим признакам можно разделить на группы, и эти группы соответствуют существующим внутри подсемейства Anodontinae трибам [Саенко, 2006]. Представители трибы Anodontini (куда, кроме распространенного в Сибири и Европе рода *Colletopterum* и обитающих в водоемах Европы представителей рода *Anodonta*, также входят дальневосточные моллюски из родов *Anemina* Haas, 1969, *Buldowskia* Moskvicheva, 1973 и *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973) имеют самые крупные и самые толстостенные среди беззубок глохидии. Внутри трибы Anodontini глохидии различаются пропорциями раковин: высота створки либо строго меньше длины, т.е. раковины вытянуты продольно (у дальневосточных *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta*), либо высота створки равна, немного больше или, чаще, немного меньше длины (у *Anodonta* и *Colletopterum*) [Саенко, 2006]. Очевидно, что одни размерные признаки не позволяют различить глохидии *Anodonta* и *Colletopterum*, поэтому необходимо привлекать данные по морфологическим признакам, в частности сведения о микроскульптуре личиночных раковин, полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Проводимые исследования по глохидиям европейских и североамериканских моллюсков показали, что наружная поверхность створок может иметь различную структуру, при этом были выделены шероховатый (rough), бисеровидный (beaded), розетковидный (rosette), свободно-петлевидный (loose looped), плотно-петлевидный (tight looped), петлевидный с рядами (ribbed loose looped) и вермикулярный (vermiculate) типы [Hoggarth, 1999]. При изучении моллюсков из Таиланда также были выделены разные типы микроскульптуры глохидиев: сетчатый (net), зернистый или гранулированный (granule), шероховатый (coarse) и сглаженный (smooth) [Panha, Eongprakornkeaw, 1995]. Начатые недавно работы по изучению микроскульптуры глохидиальных раковин дальневосточных видов дали первые сведения о разнообразии структур у разных групп моллюсков [Саенко, 2012а, 2012б, 2013].

Целью работы стало изучение глохидиев *Colletopterum* из трех водных бассейнов, принадлежащих озеру Байкал, рекам Лена и Енисей, а именно из Ивано-Арахлейской системы озер (Читинская область) и ряда озер Республики Хакасия.

Ивано-Арахлейские озера (также называемые Беклемишевскими или Читинскими) расположены в Забайкальском крае на высоте 945–965 м в котловине между Осиновым и Яблоновым хребтами к западу от г. Чита. Это система, состоящая из шести крупных озер (Арахлей, Шакшинское, Иргень, Иван, Тасей и Большой Ундугун) с водной поверхностью более 10 км<sup>2</sup> и примерно двадцати мелких водоемов площадью менее 1 км<sup>2</sup>. Интересно, что связанные между собой озера принадлежат двум разным водным бассейнам. Арахлей – самое большое озеро Ивано-Арахлейской системы, входит в бассейн р. Хилок, правый приток р. Селенга (бассейн озера Байкал). Кроме озера Арахлей к бассейну Байкала относятся озера Шакшинское (второе по величине в Ивано-Арахлейской системе озер), а также Большой Ундугун и Иргень. Озера Тасей (самое северное в Ивано-Арахлейской системе) и Иван относятся к бассейну р. Витим, правого притока Лены.

Пресные озера Хакасии сравнительно небольшие по размерам, овальной или округлой формы, обычно сточные или проточные, с ровными, чистыми, песчаными или местами заболоченными берегами. Дно чаще пологое, спокойное, глубина, как правило, небольшая – не превышает двадцати метров. Именно таким является расположенное между городами Абакан и Саяногорск оз. Новомихайловское. Кроме естественных пресных озер в связи с ирригационным строительством в республике появились искусственные водоемы. Так, расположенное в Койбальской степи в Бейском районе Хакасии оз. Красное создано при строительстве Абаканской оросительной системы на заболоченном месте и заполнено водами Абаканского канала. Оба озера, Красное и Новомихайловское, относятся к бассейну Енисея.

## Материал и методы

Материалом для работы послужили сборы:

- *Colletopterum anatinum* (L., 1758) из оз. Арахлей (Читинская область), сб. О.К. Клишко, лето 2000 г.; оз. Красное (Хакасия), сб. И.А. Родионов, 21.08.2000 г.;
- *C. piscinale* (Nilsson, 1822) из озер Шакшинское, Иван и Тасей (Читинская область), сб. О.К. Клишко, весна 2001 г. и февраль 2002 г.; оз. Новомихайловское (Хакасия), сб. И.А. Родионов, 22.08.2000 г.

Жабры с глохидиями были зафиксированы 75% этанолом. Следующим этапом стала очистка глохидиев в 5%-ном КОН. Для этого часть глохидиев из каждой пробы снова отмывали несколько раз в дистилляте и затем добавляли раствор КОН, в котором личиночные раковины очищались 1.5–2 ч. Каждые 15–20 мин пробирки активно встряхивались. Степень очистки раковин от мягких тканей периодически проверялась под биноклем. В завершение каждую пробу снова промывали не менее 10 раз дистиллированной водой и фиксировали 75% этанолом. Полученные пробы были готовы для работы на световом микроскопе.

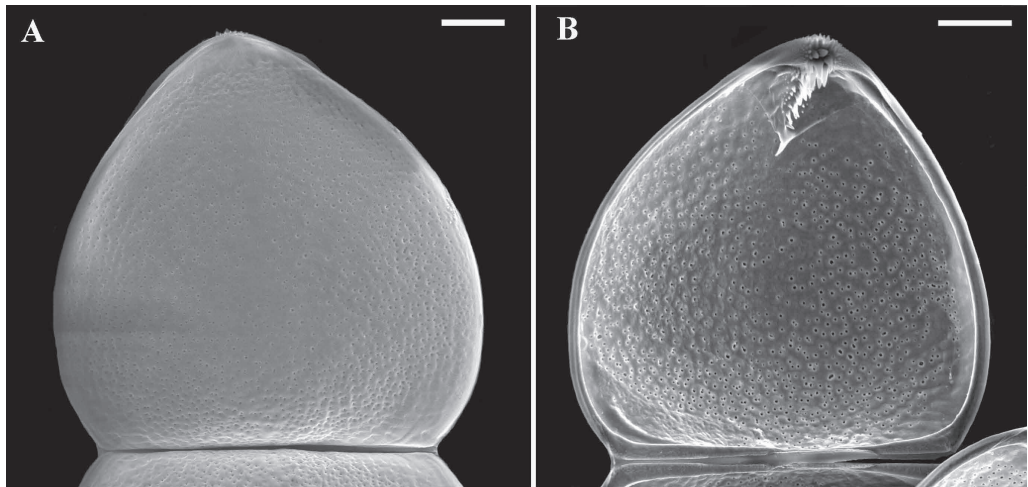
Для подготовки к работе на сканирующем электронном микроскопе очищенные ранее в растворе КОН и зафиксированные в 75% этаноле раковины проводили через серию спиртов (80%, 90%, 96%), после чего раковины крепили на столик с помощью специального двухстороннего скотча; напыление производили сразу же после подсушивания пробы на столике.

В работе используются следующие характеристики: длина глохидия ( $L$ ), высота глохидия ( $H$ ), длина крючка (*hook*), длина лигамента (*lig*) [Саенко, 2006]. Под микрошипами в работе понимаем шипики размером менее 1 мкм длиной, а под макрошипами – шипики более 1 мкм длиной [Hoggarth, 1999].

Измерения проводили с помощью светового микроскопа Nikon, в соответствии со стандартными методиками [Саенко, 2006]. В зависимости от того, как ложилась раковина глохидия в препарате, нередко для одной личинки измеряли не все приведенные признаки, а только некоторые. Фотографии получены на сканирующем микроскопе Zeiss EVO 40.

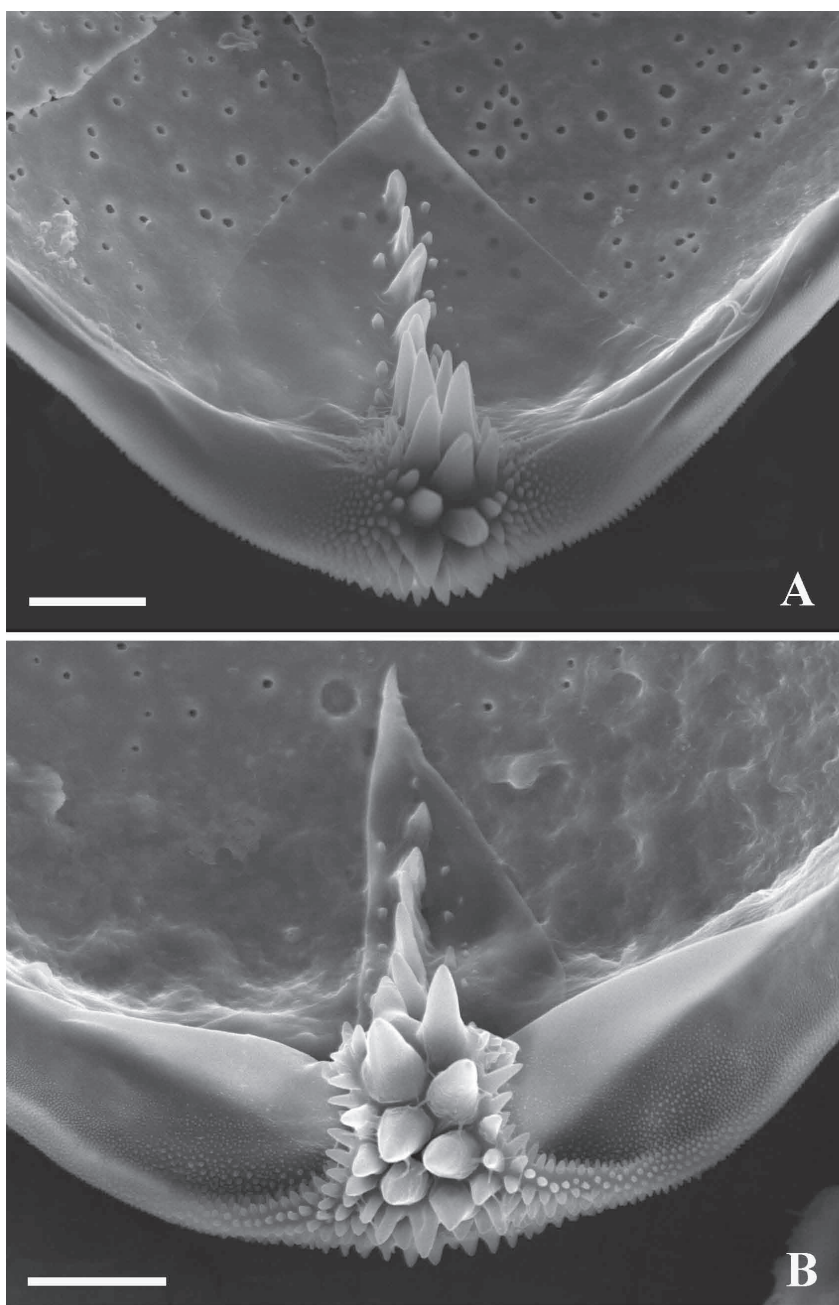
## Результаты и обсуждение

Относящиеся к подсемейству Anodontinae моллюски рода *Colletopterum* имеют глохидии анодонтонидного типа: округло-треугольные раковины с прямым лигаментом и дуговидными передним и задним краями створок, сходящимися под углом на вентральной стороне створки (рис. 1). Прикрепительный аппарат в виде крупного крючка с несколькими рядами макрошипов и многочисленными микрошипиками (рис. 2).



**Рис. 1.** Створки глохидиев *Colletopterum piscinale*: **A** – вид снаружи, оз. Шакшинское; **B** – вид изнутри, оз. Новомихайловское. Масштабные линейки 50 мкм.

**Fig. 1.** Valves of glochidia of *Colletopterum piscinale*: **A** – exterior view, Lake Shakshinskoye; **B** – interior view, Lake Novomikhailovskoye. Scale bars –50  $\mu$ m.



**Рис. 2.** Крючки глохидиев *Colletopterum anatinum*: **A** – оз. Красное; **B** – оз. Арахлей. Масштабные линейки 20 мкм.

**Fig. 2.** Hooks of glochidia of *Colletopterum anatinum*: **A** – Lake Krasnoye; **B** – Lake Arakhley. Scale bars – 20  $\mu$ m.



Исследования глохидиев разных представителей подсем. Anodontinae (*Anemina*, *Buldowskia*, *Amuranodonta*, *Kunashiria*, *Arsenievinaia*) с применением математических методов показали, что размерные признаки (как абсолютные, так и относительные, т.е. индексы) не позволяют различить глохидии между видами внутри рода [Саенко, Шедько, 2005; Саенко и др., 2009], более того размерные характеристики нередко не позволяют различать глохидии внутри трибы [Саенко, 2006]. В связи с этим статистический анализ мерных признаков коллетоптерумов не проводился. Сравнение абсолютных мерных признаков показывает, что у обитающих в водоемах Хакасии моллюсков зрелые глохидии мельче, чем у двустворок из Читинской области (320–370 и 330–410 мкм, соответственно), при этом различий между глохидиями беззубок из бассейнов Лены и Байкала не выявлено. При сравнении относительных мерных признаков (индексов) нет различий ни между бассейнами, ни между видами (см. таблицу).

Крючки крупные, составляют от 30 до 45% от высоты створки глохидия. Макрошипов на крючке не менее 10, максимальный размер макрошипов от 14.6 мкм (*C. anatinum* из оз. Красное) до 19.5 мкм (*C. anatinum* из оз. Арахлей).

Раковины глохидиев состоят из двух слоев. Внутренняя поверхность створок у всех изученных анодонтин одинакова. Это тонкие пластины без выраженной скульптуры и пронизанные порами (рис. 3). Тонкий наружный слой имеет особую структуру, которая у изученных видов *Colletopterum* образует сетчатый (петлевидный) рисунок, при этом петлеобразные структуры на поверхности глохидиальных створок формируют параллельные ряды, идущие в дорсо-вентральном направлении. Имеются единичные гранулы (рис. 3). Средняя толщина линий составила 0.08–0.12 мкм.

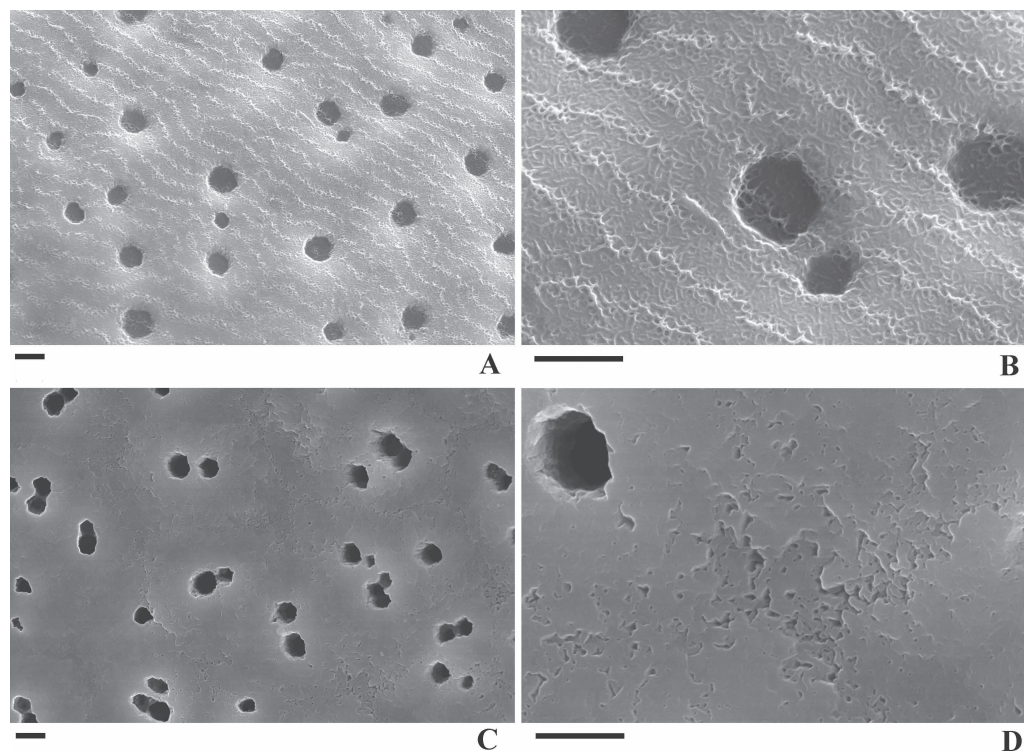
Сетчатая структура, образующая параллельные ряды на наружной поверхности створок, отмечена у глохидиев *C. piscinale* из басс. р. Рейн (Германия), однако автор относит данный вид к роду *Anodonta*, называя его *A. piscinalis* [Nagel, 1985]. Ряд европейских исследователей определили моллюски как виды рода *Anodonta*, но микроскульптура соответствует описанной для видов рода *Colletopterum*. Так, у обитающих в Италии в озерах Лаго-Маджоре (регион Ломбардия) и Тразимено (регион Умбрия) [Giusti, 1973; Giusti et al., 1975] моллюсков, отнесенных к виду *Anodonta cygnea* (L., 1767), а также у беззубок из Бельгии, отнесенных к виду *Anodonta anatina* (L., 1758) [Hoggarth, 1999], микроскульптура глохидиев состояла из петель, формирующих дорсо-вентральные ряды.

В ряде случаев глохидии *Anodonta* имеют совершенно другой тип микроскульптуры наружной поверхности створок: это сетчатый рисунок из выпуклых петлеобразных линий, не формирующих параллельные ряды, а гранулы многочисленны. Такая скульптура отмечена у глохидиев *A. cygnea* из Португалии [Lima et al., 2006], а также у *A. cygnea* из Польши [Саенко, 2014].

Мерыные признаки исследованных глохидиев *Colletopterum* (в мкм)  
 Measurements of the studied glochidia of *Colletopterum* (in  $\mu\text{m}$ )

Вид и место сбора	H	L	lig	hook	H/L	lig/L	hook/H
<i>Colletopterum piscinale</i> Хакасия, оз. Новомихайловское Басс. р. Енисей	328–364 <b>341.3</b> ±9.65	328–371 <b>349.3</b> ±12.36	250–272 <b>268.0</b> ±7.3	121–150 <b>132.8</b> ±9.8	0.95–1.01 <b>0.98</b> ±0.02	0.73–0.81 <b>0.78</b> ±0.03	0.36–0.45 <b>0.39</b> ±0.03
<i>Colletopterum anatinum</i> Хакасия, оз. Красное Басс. р. Енисей	321–350 <b>337.3</b> ±7.09	328–350 <b>340.5</b> ±6.56	257–272 <b>264.0</b> ±6.24	121–150 <b>135.1</b> ±7.56	0.96–1.02 <b>0.99</b> ±0.02	0.75–0.81 <b>0.78</b> ±0.02	0.35–0.44 <b>0.40</b> ±0.02
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Иван Басс. р. Лена	350–386 <b>366.7</b> ±11.61	371–387 <b>374.9</b> ±6.62	279–286 <b>283.8</b> ±3.29	129–157 <b>147.0</b> ±11.57	0.95–1.0 <b>0.98</b> ±0.02	0.74–0.77 <b>0.76</b> ±0.02	0.34–0.45 <b>0.40</b> ±0.04
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Тассей Басс. р. Лена	355–400 <b>367.7</b> ±14.62	360–390 <b>373.6</b> ±10.51	280–290 <b>285.6</b> ±5.27	113–137.5 <b>129.0</b> ±8.57	0.95–1.0 <b>0.98</b> ±0.02	0.74–0.80 <b>0.77</b> ±0.02	0.31–0.39 <b>0.36</b> ±0.02
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Шакинское Басс. оз. Байкал	328–386 <b>359.5</b> ±12.4	357–379 <b>364.5</b> ±10.47	257–286 <b>278.5</b> ±10.53	122–157 <b>137.3</b> ±11.85	0.95–1.0 <b>0.98</b> ±0.02	0.71–0.80 <b>0.77</b> ±0.02	0.33–0.41 <b>0.38</b> ±0.03
<i>Colletopterum anatinum</i> Читинская обл., оз. Арахлей Басс. оз. Байкал	343–389 <b>373.0</b> ±8.54	364–407 <b>385.4</b> ±10.55	271–304 <b>291.0</b> ±9.34	114–150 <b>128.5</b> ±10.46	0.94–1.02 <b>0.97</b> ±0.02	0.72–0.79 <b>0.76</b> ±0.01	0.31–0.43 <b>0.34</b> ±0.03

Примечание. Верхняя строка (над чертой) – пределы изменчивости (min–max) каждого признака; нижняя строка (под чертой) – среднее арифметическое (жирный шрифт) со стандартным отклонением. Обозначения промеров даны в тексте.  
 Note. Above the line – limit of variation (min–max) of every character; under the line – mean arithmetic value (bold type) with standard deviation. Explanations for measurements are given in the text.



**Рис. 3.** Микроскульптура наружной (А, В) и внутренней (С, D) поверхностей глохидиальных створок *Colletopterum piscinale*, оз. Шакшинское. Масштабные линейки 2 мкм.

**Fig. 3.** Microsculpture of the outer (A, B) and inner (C, D) surfaces of glochidial valves of *Colletopterum piscinale*, Lake Shakshinskoye. Scale bars – 2  $\mu\text{m}$ .

Очевидно, что среди моллюсков, относимых к родам *Anodonta* и *Colletopterum*, встречаются два разных типа скульптуры наружной поверхности глохидиев, однако для установления статуса данных групп (видовой или родовой) необходимо привлекать дополнительные методы исследования, в том числе генетические.

### Благодарности

Часть работы выполнена в Центре коллективного пользования «Биология и генетическая инженерия» БПИ ДВО РАН; работа поддержана грантом № 12-И-ПЗ0-01 «Современное состояние и динамика биологического разнообразия пресноводных и солоноватоводных экосистем Дальнего Востока России» (руководитель чл.-корр., д.б.н. Богатов В.В.).



## Литература

- Антонова Л.А. 1986. Возможности определения зрелых глохидиев массовых европейских видов Unioninae и Anodontinae (Bivalvia Unionidae) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 148. С. 46–51. (Морфологические и экологические основы систематики моллюсков. Л.: Наука).
- Антонова Л.А. 1987. Морфологические различия глохидиев массовых видов подсемейства Anodontinae (Bivalvia) европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 66, вып. 12. С. 1897–1901.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия глохидиев наяд (Bivalvia Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 129–154. (Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: Наука).
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. С. 1–376.
- Затравкин М.Н. 1983. Unionoidea фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сборник 7. Л.: Наука. С. 40–44.
- Саенко Е.М. 2001. Новые данные по морфологии глохидиев моллюсков рода *Colletopterum* (Bivalvia, Unionidae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 126–130.
- Саенко Е.М. 2006. Морфология глохидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука. 72 с.
- Саенко Е.М. 2012а. Новые данные по морфологии глохидиев перловицы *Pronodularia japonensis* (Bivalvia: Unionidae) с о-ва Хонсю, Япония // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 15/16. С. 128–133.
- Саенко Е.М. 2012б. Новые данные по микроструктуре личиночных раковин унионид (Bivalvia: Unionidae) с о-ва Хонсю, Япония // I Всероссийская научная конференция «Современные исследования в биологии»: Материалы конференции. Владивосток: БПИ ДВО РАН, ДВФУ. С. 233–236.
- Саенко Е.М. 2013. Морфология глохидиев беззубок *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) из Польши // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 17. С. 214–223.
- Саенко Е.М. 2014. Данные о микроскульптуре личиночных раковин беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 585–593.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В. 2009. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоологический журнал. Т. 88, вып. 11. С. 1–13.
- Саенко Е.М., Шедько С.В. 2005. Анализ морфологической изменчивости глохидиев беззубок *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* (Anodontinae, Unionidae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 273–288.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски. Bivalvia // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеоздат. С. 123–151.
- Старобогатов Я.И., Иззатулаев З.И. 1984. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae Средней Азии // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биология. Т. 89, вып. 5. С. 74–81.
- Başçınar N.S., Düzgüneş E. 2008. A preliminary study on reproduction and larval development of swan mussel [*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)] (Bivalvia, Unionidae), in Lake Çıldır (Kars, Turkey) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 9. P. 23–27.

- Giusti F.* 1973. The minute shell structure of the glochidium of some species of the genera *Unio*, *Potomida* and *Anodonta* (Bivalvia, Unionacea) // *Malacologia*. V. 14. P. 291–301.
- Giusti F., Castagnolo L., Moretti Farina L., Renzoni A.* 1975. The reproductive cycle and the glochidium of *Anodonta cygnea* L. from Lago Trasimeno (Central Italy) // *Monitore Zoologico Italiano* (N. S.). V. 9. P. 99–118.
- Hoggarth M.A.* 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // *Malacologia*. V. 41, N 1. P. 1–118.
- Lima P., Kovitvadhi U., Kovitvadhi S., Machado J.* 2006. *In vitro* culture of glochidia from the freshwater mussel *Anodonta cygnea* // *Invertebrate Biology*. V. 125, N 1. P. 34–44.
- Modell H.* 1945. Die Anodontinae, Ortm. emend. (Najad., Mollusca). Eine Studie über die Zusammenhänge von Klimazonen und Entwicklungsgeschichte. (Klimazonentheorie) // *Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft*. Bd. 78. S. 58–100.
- Nagel K.-O.* 1985. Glochidien und Fortpflanzungsbiologie von Najaden des Rheins (Bivalvia–Unionidae–Anodontinae) // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv. Beiheft 5: Die Tierwelt des Rheins einst und jetzt*. S. 163–174.
- Panha S., Eongprakornkeaw A.* 1995. Glochidium shell morphology of Thai amblesmid mussels // *Venus* (Japanese Journal of Malacology). V. 54, N 3. P. 225–236.
- Wächtler K., Mansur M.C.D., Richter T.* 2001. Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionoida) // *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ecological Studies*. V. 145. Springer: Verlag Berlin Heidelberg. P. 93–125.
- Wood E.M.* 1974. Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia) // *Journal of Zoology, London*. V. 173. P. 1–13.