

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ГЛОХИДИЕВ БЕЗЗУБОК
РОДА *COLLETOPTERUM* BOURGUIGNAT, 1880
(BIVALVIA, UNIONIDAE)**

Е.М. Саенко

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, 690022, Россия.
E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru*

Приводятся данные по морфологии личиночных раковин (глохидиев) беззубок рода *Colletopterum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) европейской части России, Сибири и Забайкалья. Сравнение мерных характеристик глохидиев не выявило различий между моллюсками из разных бассейнов, а также между видами рода. Микроскульптура наружного слоя глохидиальных раковин имеет одинаковый рисунок для всех изученных представителей рода: это петлеобразные структуры, формирующие четкие ряды, которые тянутся в дорсо-вентральном направлении и покрывают абсолютно всю поверхность створок.

**DATA ON GLOCHIDIA MORPHOLOGY OF *COLLETOPTERUM*
BOURGUIGNAT, 1880 (BIVALVIA, UNIONIDAE)**

Е.М. Sayenko

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, 159 Stoletiya Vladivostoka Avenue, Vladivostok, 690022, Russia.
E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru*

Data on the larval shells (glochidia) morphology of the anodontin genus *Colletopterum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) from European part of Russia, Siberia and Transbaikalia are given. All morphometric characters of the analysed glochidial shells are homogenous between investigated water basins, as well as between species of the genus. Microsculpture of the outer surface of glochidial shells has the same features for all studied localities and can be described as loop-like structures forming distinct rows that extend in the dorso-ventral direction and cover the entire surface of the valves.

Введение

До 80-х годов прошлого столетия европейские и сибирские беззубки подсемейства Anodontinae входили в состав рода *Anodonta* Lamarck, 1799 (Modell, 1945; Жадин, 1952; Старобогатов, 1977), однако позже их стали разделять на два рода – *Anodonta* и *Colletopterum* Bourguignat, 1880, при этом за основу были взяты различия в макушечной скульптуре, форме и размерах раковин взрослых моллюсков (Затравкин, 1983; Старобогатов, Иззатулаев, 1984; Богатов и др., 2005).

Новым этапом в изучении беззубок стало применение генетического метода. На основе анализа ДНК (фрагмент COI) для моллюсков девяти видов *Colletopterum* из бассейнов оз. Байкал и р. Лена было показано наличие одного вида, который

авторы включили в состав рода *Anodonta* – *A. anatina* Linnaeus, 1758 (Klishko et al., 2018). На основе анализа фрагментов ITS1, COI и 16S для моллюсков из р. Ивица (бассейн Волги) также было показано наличие одного вида, три изученных вида были сведены в синонимы, но в составе рода *Colletopterum* – *C. anatinum* (Bogatov et al., 2018).

На момент разделения *Anodonta* и *Colletopterum* данных по морфологии раковин личинок (глохидиев) не было, исследования с помощью световой микроскопии не выявили признаков, позволяющих достоверно различать глохидии обсуждаемых двух родов (Антонова, 1986, 1987; Антонова, Старобогатов, 1988; Саенко, 2001, 2006). Следует также отметить об одной неточности, допущенной Антоновой при сравнении глохидиев *Anodonta* и *Colletopterum*. В статье 1986-го года автором приводятся рисунки раковин глохидиев *Anodonta* и *Colletopterum*, однако в другой работе (Антонова, 1987) подобным же рисункам соответствуют подписи *Colletopterum* и *Anodonta*. Приводимые в обеих статьях описания глохидиев и их размерные характеристики верны.

Появление сканирующей электронной микроскопии позволило начать работы по изучению микроскульптуры наружной поверхности личиночных раковин. Было установлено, что в тех случаях, когда размерные характеристики или особенности строения прикрепительного аппарата глохидиев не позволяют различать таксоны, именно особенности микроскульптуры наружной поверхности глохидиальных раковин дают дополнительные признаки при таксономических ревизиях (Panha, Eongprakornkeaw, 1995; Hoggarth, 1999; Sayenko, 2014a; и др.).

Немногочисленные сведения по морфологии наружной поверхности глохидиев *Anodonta* из водоемов Европы свидетельствовали о наличии двух различных типов микроскульптуры (Giusti, 1973; Giusti et al., 1975; Nagel, 1985; Hoggarth, 1999; Lima et al., 2006). Первые данные по микроскульптуре глохидиев *Colletopterum* говорили о том, что один из описанных для анодонт типов микроскульптуры характерен и для личиночных раковин коллетоптерумов (Саенко, 2014а, 2014б). Целью работы стало дальнейшее исследование глохидиев *Colletopterum* на основе обширного материала из водоемов европейской части России, Сибири и Забайкалья.

Материал и методы

Изучена морфология личиночных раковин (глохидиев) беззубок рода *Colletopterum* из Псковской (р. Великая из бассейна Нарвы), Тульской (р. Шат из бассейна Волги) и Московской (р. Москва, р. Молодильня и оз. Белое из бассейна Москвы) областей. Проведено сравнение полученных признаков личиночных раковин европейских представителей рода с характеристиками глохидиев *Colletopterum* из Новосибирской области (бассейн Оби), юга Красноярского края и Хакасии (бассейн Енисея), Забайкальского края (бассейны Лены и озера Байкал) (табл. 1).

Мерные характеристики и данные по микроскульптуре наружного слоя глохидиальных раковин получены с помощью светового (Nikon) и сканирующего электронного (Merlin) микроскопов. Для характеристики глохидиев использованы следующие стандартные промеры (Саенко, 2006): длина глохидиальной раковины (L) – расстояние между самыми выступающими точками переднего и заднего краев створки, параллельное лигаменту; высота глохидиальной раковины (H) – расстояние по перпендикуляру от лигамента до самой крайней точки вентрального угла; длина крючка (*hook*) – расстояние по прямой от вершины крючка до вентрального края створки в основании крючка; длина лигамента (*lig*) – расстояние

Таблица 1

Материал беззубок *Colleopterum*, использованный в работе

Вид	Дата и место сбора	Бассейн	N, экз.
¹ <i>C. anatinum</i>	22.10.2016 Псковская область, Пустошкинский район, Шукинская волость; р. Великая (бассейн реки Нарва) на выходе из оз. Хвойно (между озерами Хвойно и Черное); 56°33'20.5"N, 29°30'49.9"E Сб. Д.М. Палатов	Балтийский бассейн	1
¹ <i>C. anatinum</i>	04.10.2017 Московская область, Новая Москва, поселение Вороновское, дер. Новогромово; пруд на р. Молодильня; 55°16'55.71"N, 37°14'17.84"E Сб. Д.М. Палатов	Каспийский бассейн	1
¹ <i>C. anatinum</i>	26.08.2018 Звенигородская биологическая станция МГУ, 11 км вверх по течению от г. Звенигорода; р. Москва (бассейн Волги); 55°41'59"N, 36°43'21"E Сб. Д.М. Палатов	Каспийский бассейн	1
¹ <i>C. anatinum</i>	окт. 2015 Московская область, Косино-Ухтомский район, окрестности Москвы; оз. Белое у Косинской биостанции. Сб. Д.М. Палатов	Каспийский бассейн	2
¹ <i>C. anatinum</i>	24.09.2016 Тульская область, городской округ Новомосковск, дер. Знаменка; Шатское вдхр. на р. Шат (бассейн Волги); 54°6'58.46"N, 38°19'6.82"E Сб. Д.М. Палатов	Каспийский бассейн	1
² <i>C. anatinum</i>	02.05.2000 Новосибирская обл., г. Новосибирск, Обское вдхр. Сб. В.Т. Макашов	бассейн р. Обь	2
² <i>C. piscinale</i>	22.08.2000 Хакасия, оз. Новомихайловское. Сб. Е.М. Саенко, И.А. Родионов	бассейн р. Енисей	1
² <i>C. anatinum</i>	21.08.2000 Хакасия, оз. Красное. Сб. Е.М. Саенко, И.А. Родионов	бассейн р. Енисей	2
² <i>C. ponderosum</i>	08.08.2003 Хакасия, г. Абакан, р. Дрена (приток реки Туба). Сб. Е.М. Саенко, И.А. Родионов	бассейн р. Енисей	1
² <i>C. anatinum</i>	15.08.2003 Красноярский кр., р. Ирба. Сб. Е.М. Саенко, И.А. Родионов	бассейн р. Енисей	1
² <i>C. piscinale</i>	2001 г. Забайкальский кр. (бывшая Читинская обл.), Ивано-Арахлейская система озер, оз. Иван. Сб. О.К. Клишко	бассейн р. Лена	1
² <i>C. piscinale</i>	2002 г. Забайкальский кр. (бывшая Читинская обл.), Ивано-Арахлейская система озер, оз. Тасей. Сб. О.К. Клишко	бассейн р. Лена	2
² <i>C. piscinale</i>	май 2001 г. Забайкальский кр. (бывшая Читинская обл.), Ивано-Арахлейская система озер, оз. Шакшинское. Сб. О.К. Клишко	бассейн оз. Байкал	1
² <i>C. anatinum</i>	лето 2000 г. Забайкальский кр. (бывшая Читинская обл.), оз. Арахлей. Сб. О.К. Клишко	бассейн оз. Байкал	3

¹ – определение с учетом публикации В.В. Богатова с соавторами (Bogatov et al., 2018);

² – определение по кривым фронтального сечения (компаративный метод) проведено В.В. Богатовым;

N – количество взрослых экземпляров со зрелыми гложидиями, использованных в исследовании.

по прямой линии между точками пересечения спинного края с передним и задним краями створки.

Для оценки микроскульптуры наружной поверхности раковин каждую створку просматривали не менее чем в 4-х точках: в центре створки (район аддуктора), у самого края створки, ближе к вентральному углу и у лигамента.

Фотографии гложидиев получены на сканирующем микроскопе Merlin в Центре коллективного пользования «Биология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Результаты и обсуждение

Сравнение абсолютных мерных признаков не выявило различий между гложидиями разных бассейнов (табл. 2). Гложидии крупные, высота створок не менее

Таблица 2

Конкологические признаки глосидиев *Colletotegum*

Вид / место сбора	H_s , мкм	L_s , мкм	lig_s , мкм	$hook_s$, мкм	H/L	lig/L	$hook/H$
<i>Colletotegum apatinum</i>	315–363 (340,8)	338–390 (373,6)	235–320 (291,7)	75–96 (82,7)	0,88–0,93 (0,91)	0,70–0,82 (0,78)	0,20–0,22 (0,21)
Псковская обл., р. Великая, басс. р. Нарва							
<i>Colletotegum apatinum</i>	343–348 (346,3)	358–361 (359,3)	284*	101–109 (105,8)	0,96–0,97 (0,96)	0,78–0,79 (0,79)*	0,29–0,31 (0,30)
Московская обл., пруд реки Молодиляня, басс. р. Москва => басс. р. Волга							
<i>Colletotegum apatinum</i>	318–339 (325,6)	322–353 (337,6)	261*	84–118 (96,6)	0,95–0,99 (0,97)	0,77–0,81 (0,79)	0,27*
Московская обл., р. Москва => басс. р. Волга							
<i>Colletotegum apatinum</i>	332–360 (344,0)	351–370 (359,1)	282–300 (293,6)	89–112 (95,8)	0,95–0,97 (0,96)	0,78–0,82 (0,82)	0,27–0,31 (0,30)
Московская обл., оз. Белое, басс. р. Волга							
<i>Colletotegum apatinum</i>	329–353 (345,4)	360–362,5 (361,3)	287–290 (288,8)	103–129 (112,9)	0,95–0,98 (0,97)	0,79–0,81 (0,80)	0,29–0,31 (0,30)
Тульская обл., вдхр. на р. Шаг, басс. р. Волга							
<i>Colletotegum apatinum</i>	325–360 (342,4)	340–365 (350,9)	270–290 (279,5)	127,5–150 (133,6)	0,94–1,0 (0,97)	0,76–0,82 (0,80)	0,35–0,43 (0,39)
Новосибирская обл., Обское вдхр.							
<i>Colletotegum piscinale</i>	328–364 (341,3)	328–371 (349,3)	250–272 (268,0)	121–150 (132,8)	0,95–1,01 (0,98)	0,73–0,81 (0,78)	0,36–0,45 (0,39)
Хакасия, оз. Новомихайловское, басс. р. Енисей							
<i>Colletotegum apatinum</i>	321–350 (337,3)	328–350 (340,5)	257–272 (264,0)	121–150 (135,1)	0,96–1,02 (0,99)	0,75–0,81 (0,78)	0,35–0,44 (0,40)
Хакасия, оз. Красное, басс. р. Енисей							
<i>Colletotegum rotundovosum</i>	330–380 (352,1)	340–370 (356,4)	260–285 (273,6)	–	0,95–1,07 (0,99)	0,75–0,78 (0,77)	–
Хакасия, р. Дрена, басс. р. Енисей							
<i>Colletotegum apatinum</i>	340–380 (354,2)	340–370 (355,6)	260–280 (270,5)	116–138 (127,1)	0,93–1,03 (0,98)	0,74–0,78 (0,76)	0,33–0,39 (0,37)
Красноярский кр., р. Ирба, басс. р. Енисей							
<i>Colletotegum piscinale</i>	350–386 (366,7)	371–387 (374,9)	279–286 (283,8)	129–157 (147,0)	0,95–1,0 (0,98)	0,74–0,77 (0,76)	0,34–0,45 (0,40)
Забайкальский кр. (Бывшая Читинская обл.), оз. Иван, басс. р. Лена							
<i>Colletotegum piscinale</i>	355–400 (367,7)	360–390 (373,6)	280–290 (285,6)	113–137,5 (129,0)	0,95–1,0 (0,98)	0,74–0,80 (0,77)	0,31–0,39 (0,36)
Забайкальский кр. (Бывшая Читинская обл.), оз. Тасей, басс. р. Лена							
<i>Colletotegum piscinale</i>	328–386 (359,5)	357–379 (364,5)	257–286 (278,5)	122–157 (137,3)	0,95–1,0 (0,98)	0,71–0,80 (0,77)	0,33–0,41 (0,38)
Забайкальский кр. (Бывшая Читинская обл.), оз. Шакинское, басс. оз. Байкал							
<i>Colletotegum apatinum</i>	343–389 (373,0)	364–407 (385,4)	271–304 (291,0)	114–150 (128,5)	0,94–1,02 (0,97)	0,72–0,79 (0,76)	0,31–0,43 (0,34)
Забайкальский кр. (Бывшая Читинская обл.), оз. Арахлей, басс. оз. Байкал							

Приводятся min–max значения каждого мерного признака, в скобках – среднее; * – единичные промеры.

320 мкм, длина до 370 мкм (рис. 1). Раковины слегка уплощены: длина створки (L) больше ее высоты (H). Средние значения H/L для глохидиев *Colletopterum* европейской части России составили 0,96–0,97, а для личиночных раковин из Сибири – 0,97–0,99. Размер крючков не превышает 31% от высоты створки глохидия европейских представителей *Colletopterum*, что оказалось меньше по сравнению с моллюсками из бассейнов Оби (35–43%), Енисея (33–45%), Лены (31–45%) и Байкала (31–43%) (см. табл. 2). Количество макрошипов на крючке и их максимальная длина варьируют, при этом их не менее десяти, до 23 мкм длиной (рис. 2).

Микроскульптура наружного слоя глохидиальных раковин имеет одинаковый рисунок как для европейских, так и для сибирских представителей рода (рис. 3):

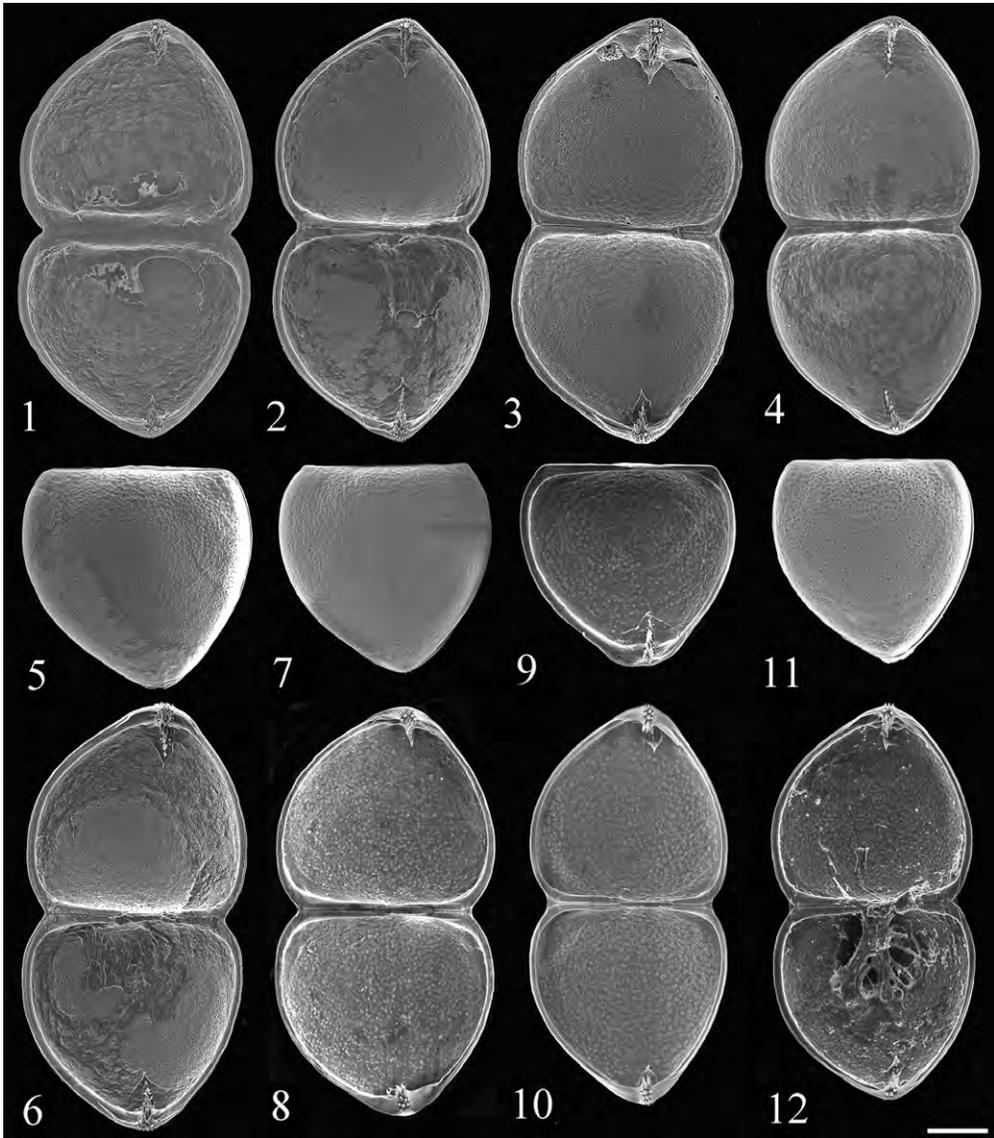


Рис. 1. Внешний вид глохидиев *Colletopterum* – открытые раковины (1–4, 6, 8, 10, 12), закрытые раковины (5, 7, 11), отдельная створка изнутри (9): 1 – *C. anatinum*, р. Великая; 2 – *C. anatinum*, пруд на р. Молодильня; 3 – *C. anatinum*, р. Москва; 4 – *C. anatinum*, Шатское вдхр.; 5, 6 – *C. anatinum*, оз. Белое; 7 – *C. piscinale*, оз. Шакшинское; 8 – *C. anatinum*, оз. Арахлей; 9 – *C. anatinum*, Обское вдхр.; 10 – *C. anatinum*, оз. Красное; 11 – *C. ponderosum*, р. Дрена; 12 – *C. anatinum*, р. Ирба. Масштабная линейка – 100 мкм

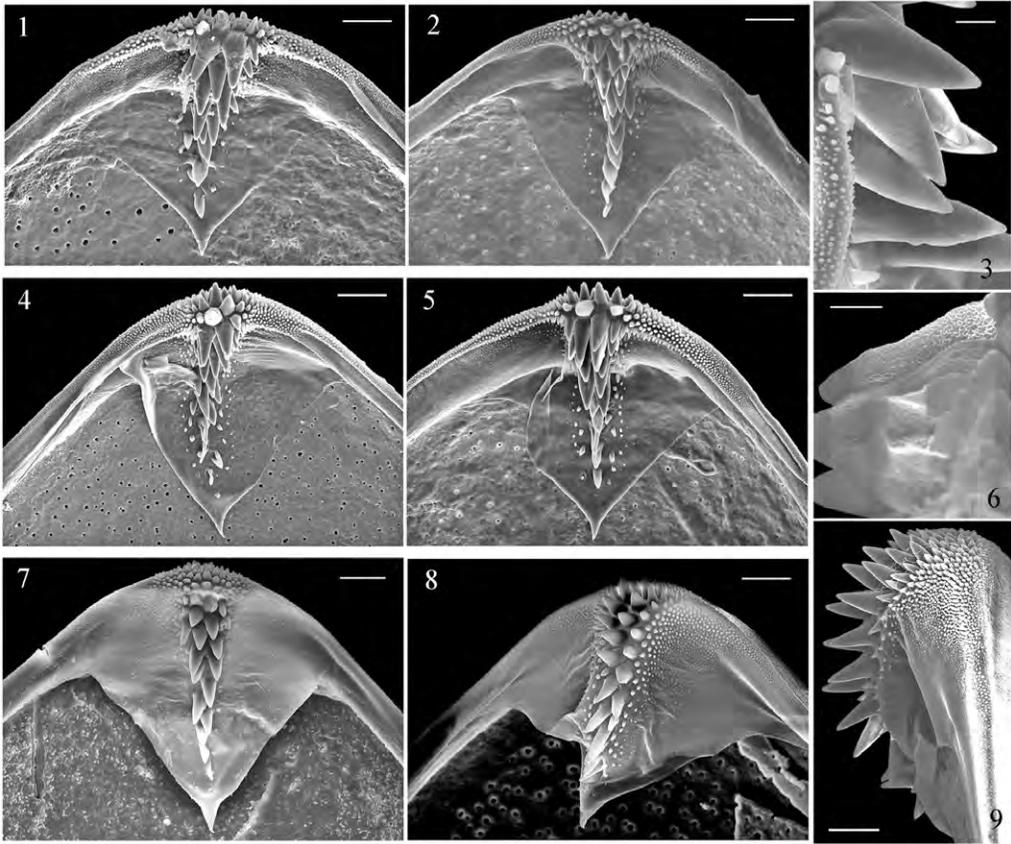


Рис. 2. Внешний вид прикрепительного аппарата (крючки и макрошипы) гложидиев *Colletopterum anatinum* из разных мест сбора: 1 – оз. Белое; 2, 3 – пруд на р. Молодильня; 4 – р. Москва; 5, 6 – Шатское вдхр.; 7 – Обское вдхр.; 8 – оз. Красное; 9 – р. Великая. Масштабная линейка – 20 мкм (1, 2, 4, 5, 7–9), 4 мкм (3), 2 мкм (6)

петлеобразные структуры, формирующие четкие ряды, которые тянутся в дорсо-вентральном направлении и покрывают абсолютно всю поверхность створок; имеются многочисленные гранулы (рис. 3.6).

Сетчатая структура, образующая параллельные ряды на наружной поверхности створок и типичная для всех исследованных представителей рода *Colletopterum* от европейской части России до Забайкалья, характерна для гложидиев ряда европейских беззубок, относимых к роду *Anodonta*: это *A. piscinalis* (Nagel, 1985) из бассейна р. Рейн (Германия), *A. cygnea* из озер Лаго-Маджоре (регион Ломбардия) и Тразимено (регион Умбрия) в Италии (Giusti, 1973; Giusti et al., 1975), а также *A. anatina* из Бельгии (Hoggarth, 1999). Совершенно другая скульптура наружной поверхности створок описана для гложидиев *A. cygnea* из Португалии (Lima et al., 2006) и Польши (Саенко, Сорока, 2013): это сетчатый рисунок из выпуклых петлеобразных линий, не формирующих ряды; параллельные ряды, если и имеются, то только у самого края створок, именно такую микроскульптуру мы наблюдаем у всех исследованных представителей рода *Colletopterum*.

Возможность использования данных по микроскульптуре гложидиев при различных таксономических ревизиях показана для многих европейских, азиатских и северо-американских унионид (Panha, Eongprakornkeaw, 1995; Hoggarth, 1999; Sayenko, 2014a; и др.).

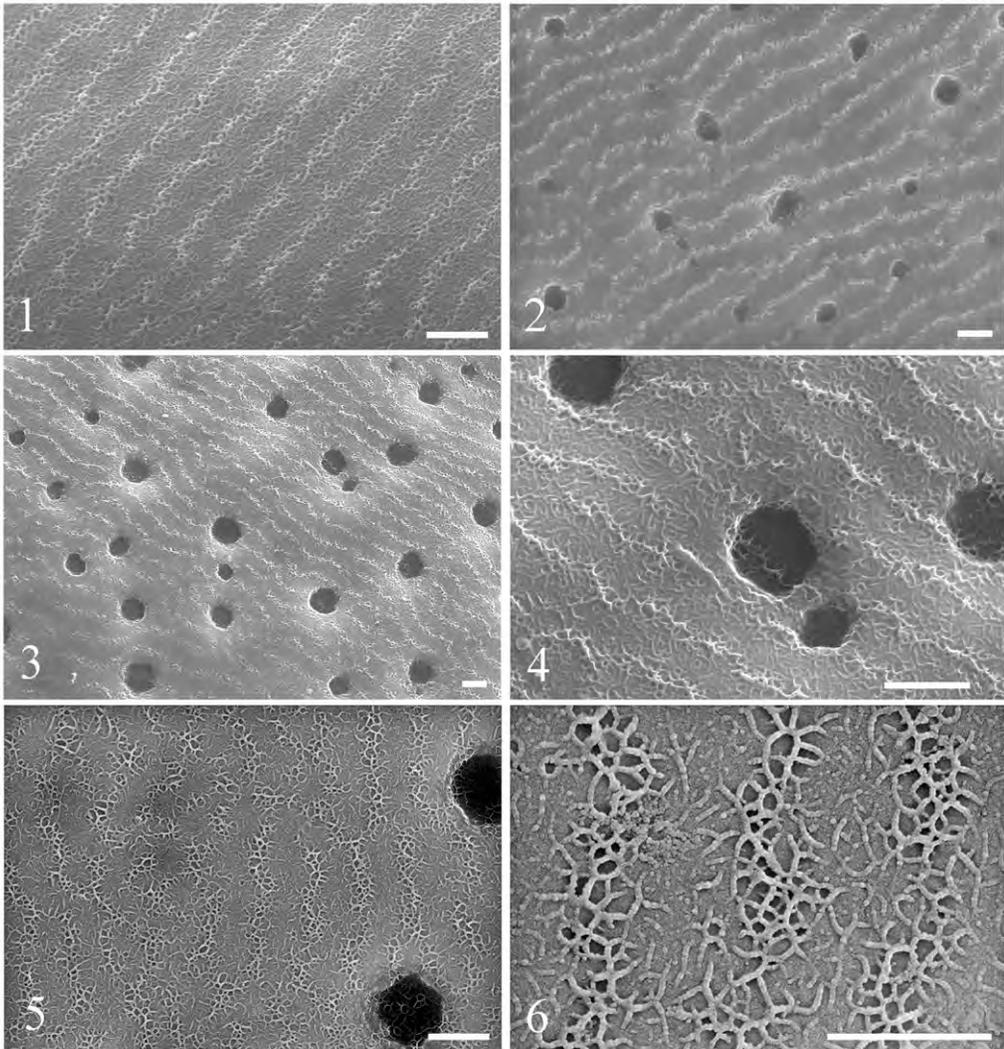


Рис. 3. Микроскульптура наружной поверхности створок глохидиев *Colletopterum*: 1 – *C. anatinum*, Шатское вдхр. (край створки, у лигамента); 2 – *C. anatinum*, оз. Арахлей (вентральная часть створки); 3, 4 – *C. piscinale*, оз. Шакшинское (центр створки, в районе аддуктора); 5, 6 – *C. anatinum*, оз. Красное (центр створки, в районе аддуктора). Масштабная линейка – 2 мкм

Для окончательного решения вопроса о таксономическом статусе *Colletopterum* и *Anodontinae* необходимо привлечь генетические методы, сравнив беззубок с двумя выявленными типами микроскульптуры личиночных раковин.

Благодарности

Выражаю свою благодарность чл.- корр. РАН, д. б. н. Виктору Всеволодовичу Богатову за помощь в определении моллюсков и Виталию Михайловичу Казарину за совместную работу на сканирующем электронном микроскопе.

Литература

- Антонова Л.А. 1986.** Возможности определения зрелых глохидиев массовых европейских видов Unioninae и Anodontinae (*Bivalvia Unionida*) // Морфологические и экологические основы систематики моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР, Л.: Наука. Т. 148. С. 46–51.

- Антонова Л.А. 1987.** Морфологические различия глехидиев 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 глехидиев наяд (Bivalvia Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глехидиев // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. Л.: Наука. С. 129–154.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. 2005.** Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Саенко Е.М. 2001.** Новые данные по морфологии глехидиев моллюсков рода *Colletopterum* (Bivalvia, Unionidae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 126–130.
- Саенко Е.М. 2006.** Морфология глехидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука. 72 с.
- Саенко Е.М. 2014а.** Данные о микроскульптуре личиночных раковин беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 585–593.
- Саенко Е.М. 2014б.** Морфология глехидиев беззубок рода *Colletopterum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) из водоемов Хакасии и Читинской области // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 18. С. 79–88.
- Саенко Е.М., Сорока М. 2013.** Морфология глехидиев беззубок *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) из Польши // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 17. С. 214–223.
- Bogatov V.V., Neretina T.V., Anisimova A.S., Abdrakhmanov A. 2018.** Evaluation of the applicability of the comparative method for species diagnosis of Unionidae (Bivalvia) by genetic analysis // Doklady Biological Sciences. V. 482. P. 202–205.
- 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 (Italian Journal of Zoology). 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.
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Bogan A.E., Matafonov D.V., Froufe E. 2018.** Morphological and molecular analyses of Anodontinae species (Bivalvia, Unionidae) of Lake Baikal and Transbaikalia // PLoS ONE. 13 (4): e0194944. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194944>
- 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.
- Panha S., Eongprakornkeaw A. 1995.** Glochidium shell morphology of Thai amblymid mussels // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 54. P. 225–236.