

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ БИССУСНОГО АППАРАТА И БИССУСНОЙ БОРОЗДКИ НОГИ У МИДИИ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS*, BIVALVIA, MYTILIDAE) ИЗ БУХТЫ ЖИТКОВА ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2025 Е. Е. Вехова^{а, *}, К. В. Киселев^б

^аНациональный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

^бФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: evechova@gmail.com

Поступила в редакцию 28.10.2024

После доработки 20.02.2025

Принята к публикации 26.02.2025

У промыслового вида мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из Японского моря изучены особенности морфологического строения биссусного аппарата, биссусных нитей и биссусной бороздки ноги. Показано, что биссусный аппарат состоит из корня, стебля и биссусных нитей, имеющих в поперечном сечении форму эллипса. Каждая биссусная нить состоит из гофрированной, широкой проксимальной части, которая находится сразу за манжетой и составляет $\frac{1}{3}$ ее длины, и относительно упругой, узкой дистальной части (составляет $\frac{2}{3}$ длины нити), заканчивающейся на дистальном конце овальным прикрепительным диском. В каждой биссусной нити на разных ее участках содержатся биссусные преполимеризованные коллагены трех типов – P, D, NG, которые имеют разную по природе блок-сополимерную структуру. Поверхность биссусных нитей вдоль всей длины бугристая. На поверхности прикрепительного диска расположены два армирующих тяжа. Края прикрепительных дисков полупрозрачные. Биссусная бороздка ноги устроена примитивнее, чем у изученных видов митилид. Примечательно, что дистальная ямка отсутствует на дистальном конце биссусной бороздки ноги. Особенности морфологического строения биссуса и прикрепительных дисков у *M. galloprovincialis* объясняются особенностями строения секреторного органа.

Ключевые слова: митилида, биссус, биссусные нити, прикрепительные диски, сканирующая электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0044513425050019, **EDN:** auheqk

Мидия средиземноморская (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) — это широко распространенный циркумбореально-субтропический, эвригалинный вид, который обитает в верхней сублиторали и образует основные промысловые скопления на глубине 1–20 м (Lutaenko, Noseworthy, 2012). Этот вид может селиться на разнообразные субстраты, предпочитая песчаные, илисто-песчаные, галечные, гравийные, крупнопесчаные участки дна. *M. galloprovincialis* успешно прикрепляется также к валунам, скалам и различным твердым субстратам. Как правило, этот вид обитает преимущественно в теплых водах умеренных широт (Лутаенко, Колпаков, 2016). Кроме этого, как и мидия съедобная (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) и мидия тихоокеанская (*Mytilus trossulus* Gould, 1850), мидия средиземноморская является важным

объектом культивирования во многих странах мира, т.к. обладает высокими органолептическими вкусовыми качествами

Впервые в дальневосточном регионе России мидия средиземноморская была обнаружена и определена по морфологическим признакам в южной части залива Петра Великого в районах бухты Сивучьей, бухты Калевала, у мыса Дегера и мыса Низменного в середине 1970-х гг. (Ivanova, Lutaenko, 1998; Lutaenko, Noseworthy, 2012; Лутаенко, Колпаков, 2016). За последние 10 лет (с 2014 по 2024 г.) небольшие генетически подтвержденные поселения этого вида были обнаружены в бухте Киевка и заливе Посыета (международный морской порт Зарубино) Японского моря, где доля генотипов этого вида

составила соответственно 14 и 30–42% (Kartavtsev et al., 2014). По данным этих же авторов (Kartavtsev et al., 2014), доля *M. galloprovincialis* в бухте Витязь и Амурском заливе не превышала 1–2%. Этот вид митилид интродуцирован в наши воды Японского моря с помощью заходящих в порты кораблей, к днищам которых прикрепляются взрослые особи мидии средиземноморской. Попадая в благоприятные температурные условия 15–18°C вод южного Приморья, этот вид успешно размножается, личинки разносятся течениями и благополучно оседают в наших водах Японского моря. По данным, полученным с 2012 по 2024 г., северная граница ареала *M. galloprovincialis* проходит вдоль континентального побережья Японского моря до гавани Тихая Пристань залива Ольга и залива Владимир; с островной зоны до острова Монерон (юго-западная часть острова Сахалин) (Лутаенко, Колпаков, 2016). По данным этих же авторов (Лутаенко, Колпаков, 2016), южная граница ареала *M. galloprovincialis* идет вдоль континентального побережья Японского моря до побережья Южной Кореи и распространяется на восток до побережья Японии от южных островов Окинава и Огасавара на север до острова Хоккайдо.

У двустворчатых моллюсков семейства Mytilidae личинки, чтобы превратиться в ювенильную особь в период метаморфоза на стадии педивелигера, оседают из толщи воды на поверхность субстрата или на биссусные нити биссусов взрослых особей (Selin, Vekhova, 2002) с помощью персонального биссусного аппарата. Этот аппарат возник у них эволюционно в результате неотении и сохраняется на всю жизнь в среде, которая характерна для обитания взрослых особей (Yonge, 1962). На протяжении всей жизни эти двустворчатые моллюски могут отбросить биссус и, переместившись с помощью ноги в пригодное местообитание, образовать новый биссус с помощью желез ноги (Waite, 1983, 1997; Vekhova, 2019, 2021, 2022; Вехова, 2007, 2019, 2021, 2022).

Во время проведения данного исследования первым автором статьи было замечено, что края прикрепительных дисков биссусных нитей биссуса *M. galloprovincialis* полупрозрачные. Это непосредственно связано с особенностями морфологического строения биссусной бороздки ноги у этого вида митилид. В настоящее время в научной литературе есть только одна статья, касающаяся исследования строения биссуса у мидии средиземноморской методом сканирующей электронной микроскопии, в которой только упоминается о функции биссусной бороздки ноги (Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974).

Цель работы – провести детальное исследование строения биссусного аппарата и биссусной бороздки ноги у *M. galloprovincialis* из бухты Житкова Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала

Для изучения особенностей морфологии биссусного аппарата, биссусных нитей и биссусной бороздки ноги использовали моллюсков, собранных во второй половине мая в 2023 г. с помощью водолазной службы Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН с пирса на глубине 1–3 м в бухте Житкова Японского моря (43°01'03.62" с.ш., 131°55'50.27" в.д.). В лабораторных условиях у 4 экз. *M. galloprovincialis* с помощью штангенциркуля с точностью до ± 0.1 мм измеряли длину раковины (мм), фотографировали их наружную и внутреннюю поверхности (рис. 1). Длина раковины у исследуемых моллюсков составила 72.0 ± 3.5 мм. По наружным кольцам роста на поверхности раковины определяли возраст каждой особи (Золотарев, 1989). Собранные особи мидии *M. galloprovincialis* предварительно содержали в лабораторных условиях в аквариуме с проточной морской водой с нормальной соленостью $32.0 \pm 1.2\%$ и температурой $15.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ и наблюдали в течение одного месяца за процессом повторного прикрепления к субстрату к пластиковым чашкам Петри как это было описано в нашем предыдущем исследовании (Selin, Vekhova, 2004).

Морфологические исследования

Перед анатомированием каждую исследуемую особь (4 экз.) расслабляли с помощью инъекции 1 М раствора хлорида калия. Используя метод световой микроскопии (СМ), удаляли биссус с биссусными нитями, при этом у каждой особи отрезали ногу и изучали ее параметры под биноклем при окулярах $\times 8$ и тубусе $\times 0.6$, оценивали длину ноги (мм) и ее ширину (мм). У каждой особи случайным образом брали по 30 неповрежденных биссусных нитей из разных частей биссусного стебля и измеряли исследуемые параметры. Под биноклем при окулярах $\times 8$ и тубусе $\times 7$ оценивали длину биссусных нитей (мм), их ширину в дистальной и проксимальной частях (мкм), в местах перехода проксимальной части биссусной нити в дистальную часть и перехода дистального участка биссусной нити в прикрепительный диск (мкм). Рассчитывали долю проксимального участка биссусной нити от всей ее длины (%). Измеряли наибольший и наименьший диаметр прикрепительного диска (мм). Последние два параметра даны как среднее арифметическое и стандартное отклонение.

У 4 экз. *M. galloprovincialis* изучали особенности морфологического строения биссусных нитей и биссусной бороздки ноги методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для

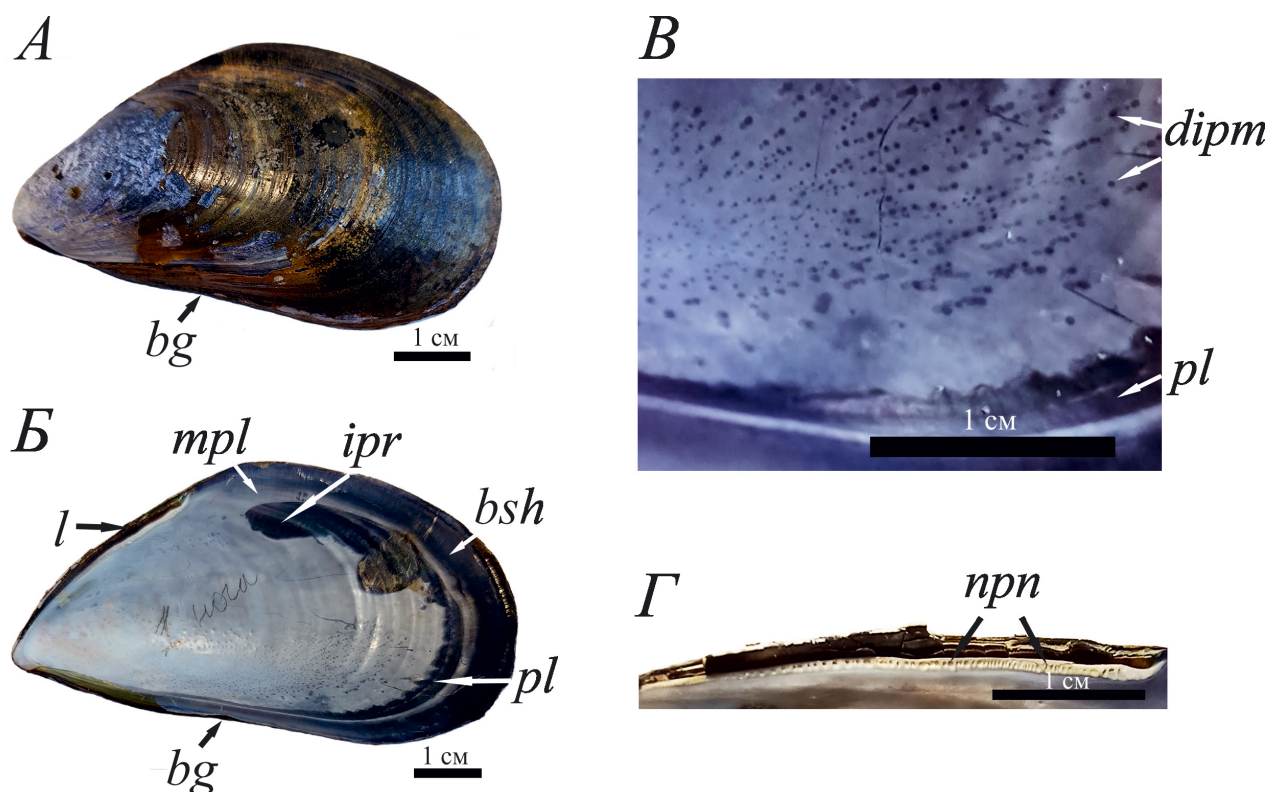


Рис. 1. Морфологические признаки раковины мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из бухты Житкова Японского моря: *А* — наружная поверхность раковины, *Б* — внутренняя поверхность раковины, *В* — увеличенный фрагмент внутренней части задней поверхности раковины, *Г* — увеличенная пористая нимфа; *bg* — биссусное зияние, *bsh* — призматическая кайма вдоль внутреннего края раковины, *l* — лигамент, *ipr* — отпечатки задних ретракторов, *mpl* — средний перламутровый слой, *dipm* — точечные отпечатки паллиальных мышц, *pl* — мантийная линия, *nprn* — многочисленные поры на нимфе.

этого использовали одновозрастных моллюсков. Для СЭМ все образцы фиксировали в 2.5% растворе глутаральдегида, приготовленном на 0.2 М какодилатном буфере (pH 7.4), в течение 24–48 ч при температуре 2–4°C. После этого образцы промывали в 0.1 М какодилатном буфере в течение 15–20 мин. Далее образцы обезжизивали в спиртах возрастающей концентрации, постепенно доводя образцы до чистого ацетона (Миронов и др., 1994). После этого образцы окончательно высушивали в диоксиде углерода по методике сушки в критической точке, используя прибор critical point dryer 030 фирмы “BAL-TEC”, помещали на поверхность алюминиевых столиков и напыляли хромом, используя вакуумный прибор для покрытия тонких мембран Q 150T ES. Далее особенности морфологии образцов биссусных нитей и биссусной бороздки ноги *M. galloprovincialis* исследовали на сканирующем электронном микроскопе Carl Zeiss, Sigma 300 VP.

Все полученные микроснимки редактировали с использованием графической программы Adobe

Photoshop CS6. С помощью программы Smartiff измеряли разные параметры биссусных нитей и биссусной бороздки ноги. Статистическую обработку данных выполняли на персональном компьютере по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете прикладных программ Microsoft Excel.

COI ДНК-баркодирование

4 экз. *M. galloprovincialis* из бухты Житкова Японского моря были доставлены для генетического анализа в лабораторию биотехнологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Россия, Владивосток). Тотальную ДНК выделяли из кусочков мантии мидий (3–5 мм³) согласно опубликованному протоколу (Kiselev et al., 2015). Частичные последовательности митохондриального гена цитохром *c* оксидазы субъединицы I (COI) были амплифицированы и секвенированы с использованием универсальных пар праймеров для беспозвоночных: LCO1490: 5'GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G и HCO2198: 5'TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA (Folmer et al., 1994). ПЦР-амплификацию проводили

в реакционном объеме 25 мкл. Продукты амплификации использовали в качестве матриц для секвенирования с использованием тех же праймеров, что и для ПЦР и “Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit” v. 3.1 (Applied Biosystems, США) согласно протоколу производителя. Продукты реакции секвенирования очищали осаждением этанолом в центре биотехнологии и генной инженерии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН и анализировали на генетическом анализаторе ABI-3130 (Applied Biosystems, ABI, США). В GenBank от 4 экз. *M. galloprovincialis* из бухты Житкова Японского моря были впервые депонированы нуклеотидные последовательности митохондриального гена цитохром с оксидазы субъединицы I: Pp869770, Pp869771, Pp869772, Pp869773. Расхождения нуклеотидных последовательностей, *p*-расстояния и дерева рассчитывали, используя двухпараметрическую модель (K2P) нуклеотидных замен Кимура (Kimura, 1980). При построении оптимального филогенетического дерева применили метод присоединения ближайшего соседа с помощью программы MEGA 11 (Saitou, Nei, 1987). Процент дублирующих деревьев, в которых таксоны сгруппированы вместе в бутстрэп-тесте (1000 повторов, Felsenstein, 1985), показаны рядом с ветвями.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологический и молекулярный анализ особей *Mytilus galloprovincialis* из бухты Житкова Японского моря

У собранных экземпляров мидии перистракум в передней части раковины золотисто-коричневого цвета, в задней части раковины — черного цвета (рис. 1А). Самый яркий отличительный признак, который позволяет определить *M. galloprovincialis* — лишенная внутреннего перламутрового слоя черная кайма наружного призматического слоя, которая идет вдоль внутреннего края раковины до лигамента, при этом мускульные отпечатки задних биссусных ретракторов отклонены от каймы (рис. 1Б). Между ними обязательно есть светлый средний перламутровый слой (рис. 1Б). Кроме того, согласно личному сообщению О.А. Скарлато, у *M. galloprovincialis* на внутренней поверхности раковины с вентральной стороны сзади и в месте перегиба раковины есть точечные отпечатки мантийной мускулатуры (рис. 1Б, 1В). Еще один признак, позволяющий определить *M. galloprovincialis*, — наличие многочисленных пор на нимфе створок раковины вдоль всей ее длины (рис. 1Г).

Сравнительный молекулярный анализ нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохром с оксидазы субъединицы I показал, что все исследованные экземпляры генетически

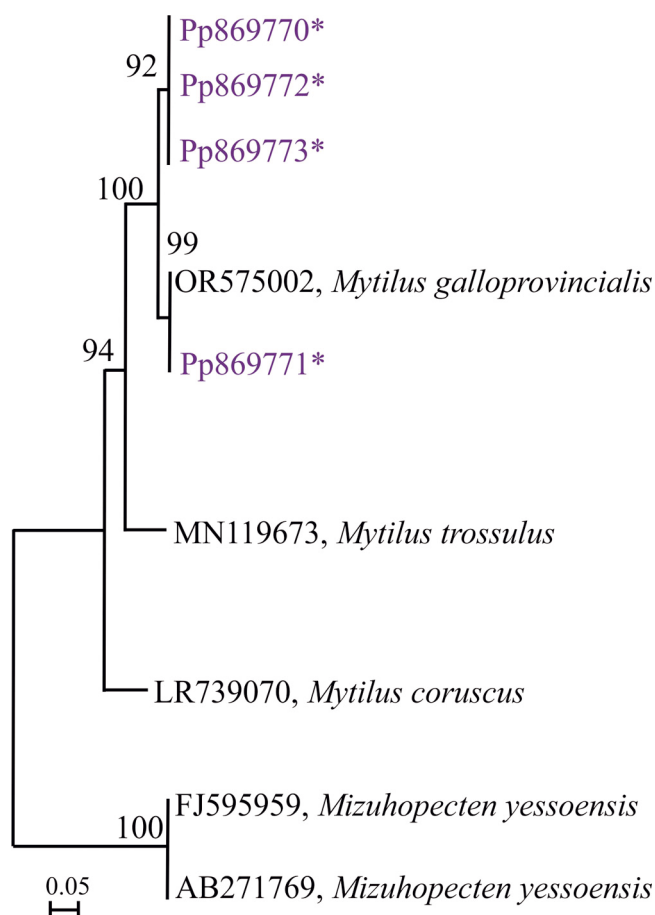


Рис. 2. Филогенетическое дерево на основе результатов анализа нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохром с оксидазы субъединицы I у мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из Японского моря. Все образцы (помечены звездочкой), собранные в бухте Житкова Японского моря, принадлежат одной кладе, имеют идентичность 99.6–100% и принадлежат одному виду — мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*).

стабильны и принадлежат одному и тому же виду двустворчатого моллюска — *M. galloprovincialis* (рис. 2).

Строение биссусного аппарата

Согласно результатам исследований, у *M. galloprovincialis* биссусный аппарат состоит из корня, стебля и биссусных нитей, которые в поперечном сечении имеют форму эллипса и на дистальном конце оканчиваются овальными прикрепительными дисками (рис. 3, 4, 5Б). Корень биссуса длиной 5.0 ± 2.0 мм состоит из многочисленных пластинок длиной 3.0 ± 0.8 мм, которые глубоко внедрены в ткани проксимальной части ноги (рис. 3А).

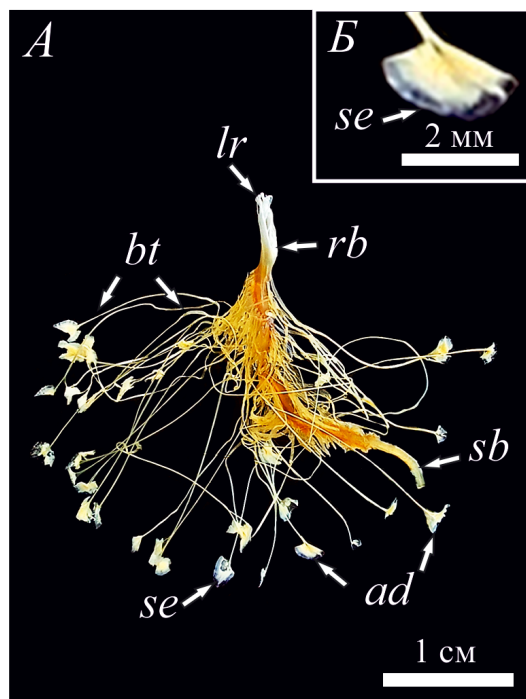


Рис. 3. Внешний вид биссусного аппарата мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) с длиной раковины 70.0 мм: *А* – морфологическое строение биссуса, *Б* – увеличенный прикрепительный диск биссусной нити; *ad* – прикрепительные диски, *bt* – биссусные нити, *rb* – корень биссуса, *lr* – пластинки корня, *sb* – стебель биссуса, *se* – полупрозрачные края прикрепительных дисков.

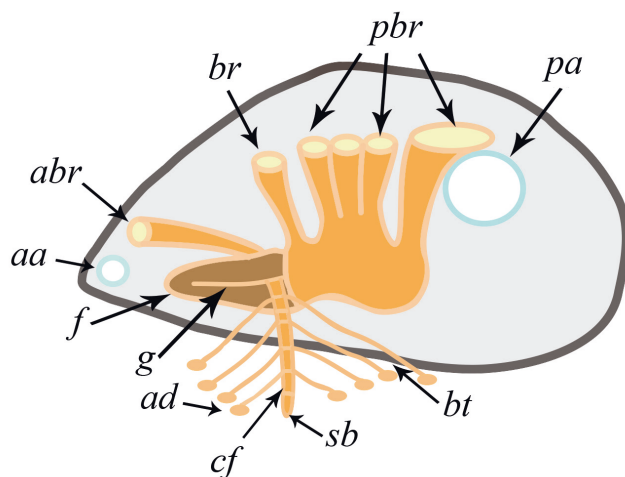


Рис. 4. Схема строения биссусного аппарата и прикрепительной системы у мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из Японского моря: *aa* – передний аддуктор, *pa* – задний аддуктор, *abr* – передний биссусный ретрактор, *br* – биссусный ретрактор, *pbr* – задние биссусные ретракторы, *f* – нога, *g* – биссусная бороздка ноги, *sb* – стебель биссуса, *cf* – манжеты, *bt* – биссусные нити, *ad* – прикрепительные диски.

Стебель биссуса длиной 21.0 ± 3.0 мм, как правило, изогнут, распространяется в вентральном направлении от корня и выходит из отверстия стебельной, или биссусной, железы, расположенной в проксимальной части ноги. Из раковины стебель биссуса выходит наружу через биссусное зияние вентрального края раковины в месте ее перегиба (рис. 1*А*, 1*Б*). При детальном рассмотрении можно видеть, что стебель имеет ламеллярную структуру и окружен со всех сторон манжетами, которые дают начало биссусным нитям (рис. 3, 4). В центральной части стебля пластинки плотно упакованы параллельно друг другу стопкой в округлый сердечник, окруженный манжетами с отходящими биссусными нитями и, как правило, расположенный под углом 90° относительно биссусной бороздки ноги. Пластинки сердечника стебля ориентированы широкой стороной эллипса к манжетам биссуса. От стебля отходят биссусные нити в двух направлениях – к макушке и задней части раковины мидии. Стебель несет лишь функционально активные биссусные нити, которые непосредственно участвуют в прикреплении моллюска к субстрату (рис. 3).

У вновь образованного биссусного аппарата корень светло-желтого цвета, пластинки корня белые, стебель окрашен в светло-коричневый цвет, а биссусные нити, как правило, в проксимальной части окрашены темнее, чем в дистальной (рис. 3*А*). В проксимальной части биссусные нити бежевого цвета, а в дистальной части – светло-бежевого цвета (рис. 3*А*). Прикрепительные диски имеют светло-желтоватый тон; при этом края прикрепительных дисков полупрозрачные (рис. 3*А*, 3*Б*).

Строение биссусных нитей

У *M. galloprovincialis* в пределах каждой биссусной нити условно можно выделить гофрированную проксимальную часть, которая начинается сразу за манжетой и составляет $1/3$ ее длины, и относительно шероховатую, упругую дистальную часть ($2/3$ длины нити), заканчивающуюся на дистальном конце овальным прикрепительным диском (рис. 3*А*, 3*Б*; 4; 5*В*). Как правило, ширина биссусной нити в проксимальной части в 2 раза больше, чем в дистальной части. Даже невооруженным глазом заметно, что ширина и структура внешней поверхности биссусных нитей различаются на разных участках (рис. 3). Мы предприняли детальное исследование биссусных нитей в местах перехода проксимальной части биссусной нити в дистальную часть (рис. 5*А*) и перехода дистальной части биссусной нити в прикрепительный диск (рис. 5*Б*, 5*В*), обозначив их соответственно зона 1 и зона 2 ($z1$ и $z2$). Поверхность биссусной нити в зонах 1 и 2 шероховатая из-за наличия многочисленных округлых бугорков. Ширина перехода дистальной части

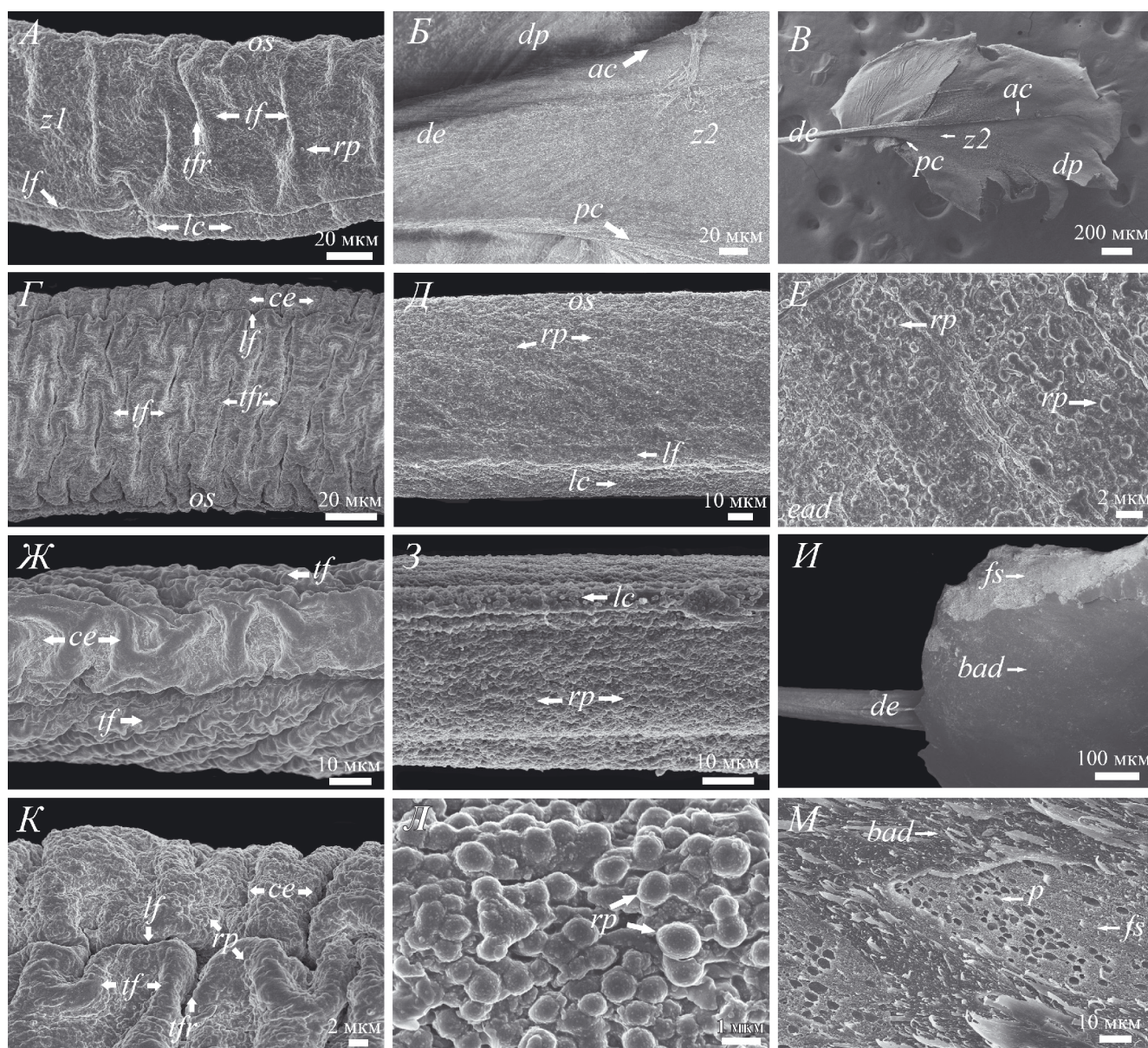


Рис. 5. Морфологическое строение биссусной нити у мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из бухты Житкова Японского моря (СЭМ): А – переходная зона проксимальной части биссусной нити в дистальную часть (z1), Б – переходная зона дистальной части биссусной нити в прикрепительный диск (z2), В – внешний вид прикрепительного диска, Г – проксимальная часть биссусной нити, вид сверху, Д – дистальная часть биссусной нити, вид сверху, Е – увеличенный фрагмент прикрепительного диска, вид сверху, Ж – проксимальная часть биссусной нити, вид сбоку, З – дистальная часть биссусной нити, вид сбоку, И – нижняя поверхность прикрепительного диска, К – гофрированная кайма проксимальной части биссусной нити, Л – увеличенный фрагмент дистальной части биссусной нити, М – увеличенный фрагмент нижней поверхности прикрепительного диска; z1 – переходная зона проксимальной части биссусной нити в дистальную часть, tf – поперечная складка, tfr – поперечная борозда, os – противоположная сторона биссусной нити, rp – округлый бугорок, z2 – переходная зона дистальной части биссусной нити в прикрепительный диск, de – дистальный конец биссусной нити, dp – пластинка прикрепительного диска, ac – передний тяж, pc – задний тяж, ce – гофрированная кайма, lc – продольный тяж, lf – продольная борозда, ead – наружная поверхность прикрепительного диска, bad – нижняя поверхность прикрепительного диска, fs – пенообразная структура, p – поры нижней поверхности прикрепительного диска.

биссусной нити в прикрепительный диск у этого вида шире перехода проксимальной части биссусной нити в дистальную часть в 2 раза.

Проксимальная часть биссусной нити. Доля проксимального участка биссусной нити от всей длины $23.0 \pm 4.8\%$. Поверхность проксимального участка биссусной нити бугристая, покрыта многочисленными поперечными складками и мелкими бороздами, ориентированными почти перпендикулярно продольной оси биссусной нити (рис. 5Г). Эти складки делают проксимальную часть биссусной нити растяжимой. Ширина проксимального участка варьирует вдоль длины биссусной нити. У *M. galloprovincialis* наибольшая ширина биссусной нити на проксимальном участке составляет 98.5 мкм, а наименьшая — 66.0 мкм. Одна из сторон проксимального участка биссусной нити имеет помимо основных поперечных складок складчатую поверхность в виде гофрированной каймы (рис. 5Г, 5Ж, 5К). Кайма представляет собой близко расположенные одна к другой складочки более мелкого порядка и может вовсе отсутствовать на одной из сторон биссусной нити у некоторых экземпляров (рис. 5Г, 5Ж, 5К). У *M. galloprovincialis* ширина гофрированной каймы в центральной части проксимального участка биссусной нити 7.0–14.0 мкм (рис. 5К). Степень компактности складок изменяется вдоль проксимального участка биссусной нити. В центральной части проксимального участка биссусной нити ширина основных поперечных складок 5.0–10.0 мкм (рис. 5Г). Например, на 20.0 мкм длины проксимального участка биссусной нити приходится соответственно 3–4 поперечные складки.

Дистальная часть биссусной нити. Морфология зоны перехода проксимального участка биссусной нити в дистальный участок сочетает в себе их структурные черты (рис. 5А). Ширина нити здесь варьирует в диапазоне 50.5–78.0 мкм. Дистальный участок биссусной нити начинается после переходной зоны ($z1$) (рис. 5А) и заканчивается участком перехода дистальной части в прикрепительный диск ($z2$), где биссусная нить постепенно расширяется в пластинку прикрепительного диска (рис. 3Б; 5Б, 5В). В поперечном сечении биссусная нить сплюснутая, имеет форму эллипса. Поверхность биссусной нити в дистальной части не складчатая, упругая, покрыта многочисленными округлыми бугорками размером 0.7–1.2 мкм (рис. 5А, 5Б, 5Д, 5Е, 5З, 5К, 5Л). Вдоль ее поверхности тянется хорошо заметный, округлый тяж шириной 5.5–12.5 мкм, занимающий латеральное положение на одной из сторон биссусной нити (рис. 5Д, 5З). Участок биссусной нити с более мощным продольным тяжом находится в центральной части дистального участка биссусной нити. В дистальной части биссусной нити ширина варьирует вдоль ее

длины в пределах 39.0–53.0 мкм, что в 2 раза уже проксимального участка биссусной нити. Наиболее тонкая часть (ширина 39.0 мкм) биссусной нити — центральная, а наиболее широкая часть (ширина 78.0 мкм) находится перед переходной зоной биссусной нити из дистальной части в проксимальную часть. Биссусная нить в зоне перехода дистального участка в прикрепительный диск слегка уплощенная, с хорошо выраженными двумя армирующими тяжами на поверхности (рис. 5Б, 5В); ширина биссусной нити здесь 124.0–137.0 мкм.

Прикрепительный диск. Биссусная нить на дистальном конце заканчивается прикрепительным диском, хорошо заметным невооруженным глазом (рис. 3А, 3Б). Он имеет вид уплощенной овальной пластинки (рис. 4; 5В). Результаты СМ показали, что у *M. galloprovincialis* края прикрепительных дисков биссусных нитей полупрозрачные (рис. 3Б), продольная ось биссусной нити располагается под острым углом к плоскости прикрепительного диска (рис. 3Б, 5В). Результаты СЭМ показали, что на наружной поверхности прикрепительного диска хорошо различимы многочисленные мелкие бугорки размером 0.7–1.2 мкм (рис. 5Е) и округлые армирующие тяжи, которых обычно бывает не больше двух (рис. 3Б; 5Б, 5В). Передний мощный тяж распространяется по поверхности прикрепительного диска до половины его длины (рис. 5В). Наряду с ним, на поверхности прикрепительного диска различают один задний, менее выраженный тонкий, короткий тяж (рис. 5Б, 5В). Результаты СЭМ показали, что внутреннее строение прикрепительного диска имеет ретикулярный матрикс (рис. 5И). Слой нижней поверхности прикрепительных дисков гладкий, толщиной 1.2–2.0 мкм (рис. 5И, 5М). Под ним располагается пористая структура, которая по внешнему виду напоминает застывшую пену (рис. 5И, 5М). Размеры пор варьируют в диапазоне 1.1–5.3 мкм (рис. 5М).

Строение биссусной бороздки ноги

Согласно результатам вскрытия, у *M. galloprovincialis* размером 72.0 ± 3.5 мм нога обычно небольшого размера длиной 5.0 ± 0.2 мм, шириной 3.0 ± 0.2 мм, но благодаря развитой мускулатуре может значительно менять свои размеры и при секреции биссусных нитей может вытягиваться, увеличиваясь в длину в 2.0–2.5 раза относительно исходного размера ноги. Как правило, нога имеет форму языка, адаптирована для перемещения по твердому субстрату; хорошо пигментирована и имеет коричневый цвет. В ткани ноги внедрена система мышечных ретракторов, которые соединены с биссусным аппаратом, благодаря чему мидия может контролировать натяжение биссусных нитей и тем самым снижать волновое воздействие на свой организм (рис. 4).

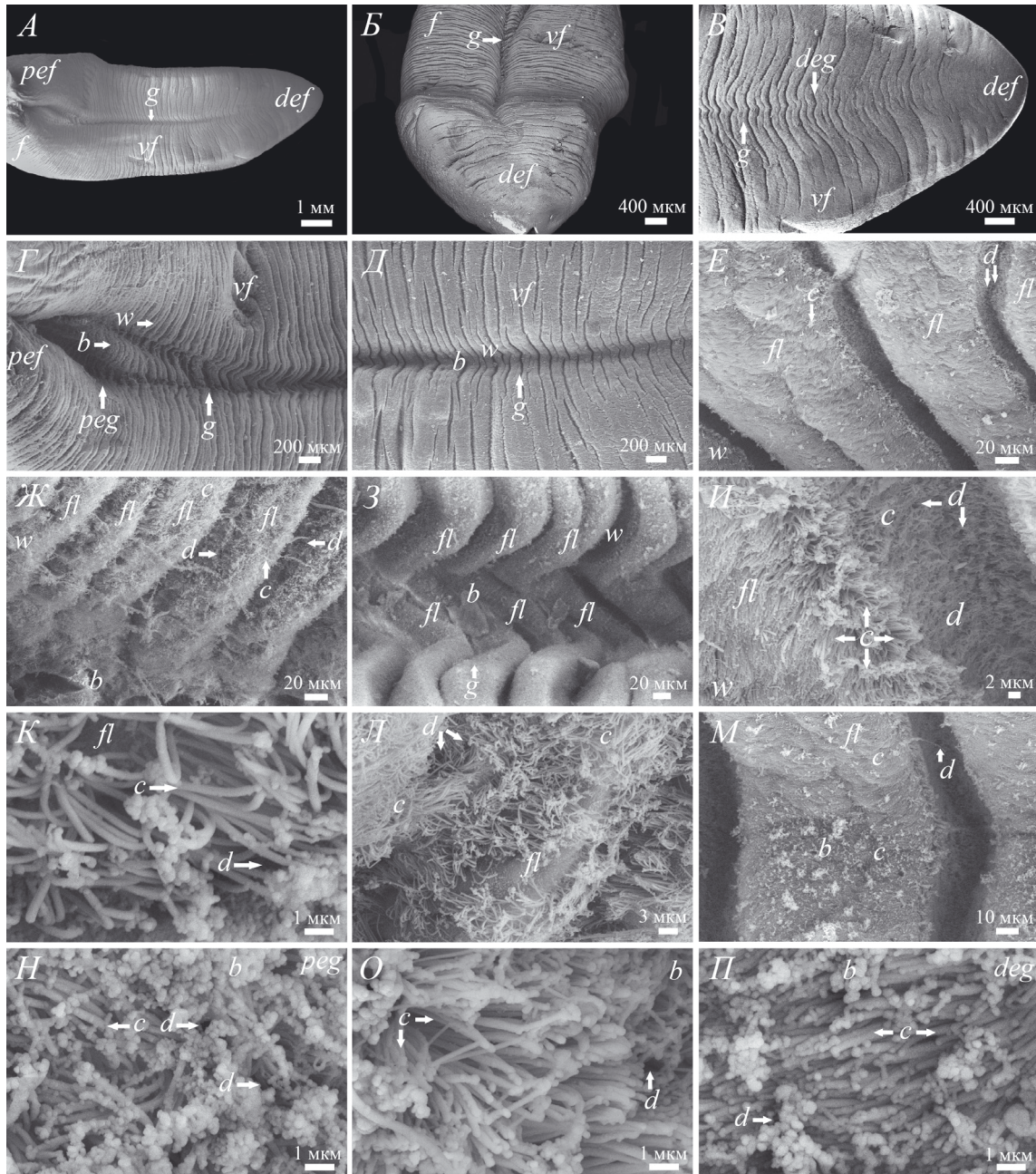


Рис. 6. Морфологическое строение биссусной бороздки ноги у мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*) из бухты Житкова Японского моря (СЭМ): *А* – вентральная поверхность ноги и биссусной бороздки ноги, общий вид сверху, *Б* – дистальный конец ноги, фронтальный вид, *В* – дистальный конец ноги и биссусной бороздки ноги, вид сверху, *Г* – биссусная бороздка ноги в проксимальной части, вид сверху, *Д* – биссусная бороздка ноги в центральной части, вид сверху, *Е* – поверхность стенки биссусной бороздки ноги на дистальном конце, *Ж* – поверхность стенки биссусной бороздки ноги на проксимальном конце, *З* – биссусная бороздка ноги в центральной части, увеличение, *И* – поверхность стенки биссусной бороздки на дистальном конце, увеличение, *К* – увеличенный фрагмент стенки биссусной бороздки ноги на проксимальном конце, *Л* – увеличенный фрагмент стенки биссусной бороздки в центральной части, *М* – дно биссусной бороздки ноги на дистальном конце, *Н* – увеличенный фрагмент дна биссусной бороздки ноги в проксимальной части, *О* – увеличенный фрагмент дна биссусной бороздки ноги в центральной части, *П* – увеличенный фрагмент дна биссусной бороздки ноги на дистальном конце; *f* – нога, *vf* – вентральная поверхность ноги, *pef* – проксимальный конец ноги, *def* – дистальный конец ноги, *g* – биссусная бороздка ноги, *peg* – проксимальный конец биссусной бороздки ноги, *deg* – дистальный конец биссусной бороздки ноги, *w* – стенка биссусной бороздки ноги, *fl* – складки биссусной бороздки ноги, *b* – дно биссусной бороздки ноги, *c* – реснички, *d* – отверстия протоков желез в стенках и дне дистального конца биссусной бороздки ноги.

На рис. 4 представлена схема мышечной прикрепительной системы, в которую входят пара передних биссусных ретракторов, пара биссусных ретракторов и группы мышц, состоящих из четырех пар задних биссусных ретракторов ноги. Нога также выполняет функцию насоса, который выкачивает все секреты желез через отверстия протоков в биссусную бороздку ноги при сокращении ее мускулатуры, где они смешиваются многочисленными ресничками (рис. 6Н–6П).

Согласно результатам СЭМ, у *M. galloprovincialis* биссусная бороздка ноги располагается на вентральной стороне ноги мидии и тянется вдоль ее центральной оси, приближаясь по своей длине к длине ноги (рис. 6А–6В). По данным СЭМ, длина ноги у мидии *M. galloprovincialis* 13.0–13.5 мм. Длина биссусной бороздки ноги 7.0–9.0 мм (рис. 6А). Ширина ноги в центральной части 3.7–4.0 мм (рис. 6А, 6Б). По внешнему виду биссусная бороздка ноги напоминает V-образный желоб, покрытый складками на боковых стенках и на дне (рис. 6А–6М). Результаты СЭМ показали, что на дистальном конце биссусной бороздки ноги отсутствует дистальная ямка, где образуется прикрепительный диск биссусной нити (рис. 6В). Как правило, биссусная бороздка ноги вдоль всей ее длины не глубокая и не широкая (рис. 6А). К проксимальному концу биссусная бороздка ноги расширяется и становится глубже (рис. 6А, 6Г). На дистальном конце глубина и ширина биссусной бороздки ноги составляют соответственно 92.0–112.0 и 123.6–226.5 мкм (рис. 6Б, 6В). В центральной части глубина и ширина биссусной бороздки ноги составляют соответственно 109.0–114.0 и 228.0–236.6 мкм (рис. 6Д). В проксимальной части глубина и ширина биссусной бороздки ноги составляют соответственно 415.0–500.0 и 700.0–865.0 мкм, иногда достигая ширины даже более 1 мм (рис. 6Г). Складки стенок биссусной бороздки ноги идут почти параллельно друг другу (рис. 6А–6Д). В проксимальной части биссусной бороздки ноги ширина складок стенок 34.0–58.0 мкм, ширина складок на дне 43.0–58.0 мкм (рис. 6Г, 6Ж). В центральной части биссусной бороздки ноги ширина складок стенок 50.0–67.0 мкм, ширина складок на дне 35.0–55.0 мкм (рис. 6Д, 6З, 6Л). В дистальной части биссусной бороздки ноги ширина складок стенок 87.0–130.0 мкм, ширина складок на дне 90.0–103.0 мкм (рис. 6В, 6Е, 6М). Поверхность стенок и дна биссусной бороздки ноги вдоль всей ее длины покрыта хорошо заметными отверстиями протоков желез ноги (рис. 6Е, 6Ж, 6И–6П). При большом увеличении видно, что поверхность стенок и дна биссусной бороздки ноги в проксимальной, центральной и дистальной частях покрыта многочисленными булавовидными ресничками примерно одинаковой длины 2.1–2.8 мкм и толщины 0.25–0.38 мкм (рис. 6Е, 6Ж, 6И–6П).

ОБСУЖДЕНИЕ

У *M. galloprovincialis* рост и форма раковины варьирует и во многом зависит от среды обитания (Elliott et al., 2008; Peharda et al., 2024), что характерно также и для других представителей семейства Mytilidae (Seed, 1968, 1972, 1974; Selin, Vekhova, 2002; Vekhova, 2013; Вехова, 2013). Считается, что у *M. galloprovincialis* в качестве характерных и устойчивых морфологических видовых признаков можно рассматривать наличие каймы наружного призматического слоя, идущей вдоль внутреннего края створок раковины до лигамента, при этом отпечатки задних мускулов ретракторов отклонены от каймы (рис. 1Б), а также наличие многочисленных пор на нимфе створок (рис. 1Г) (Ivanova, Lutaenko, 1998; Золотарев, Шурова, 1997). По данным Золотарева и Шуровой (1997), у *M. galloprovincialis* между призматической каймой и отпечатками задних ретракторов обязательно есть слой среднего перламутрового слоя. Важно добавить также, что согласно личному сообщению О.А. Скарлато и сведениям, представленным в данной работе, характерным отличительным признаком, который позволяет идентифицировать *M. galloprovincialis*, является наличие многочисленных точечных отпечатков мантийной мускулатуры на внутренней поверхности створок раковины сзади и в месте ее перегиба (рис. 1Б, 1В). Согласно литературным данным (Verdulin, 1979; Beaumont et al., 1989; Koehn, 1991; McDonald et al., 1991; Кепель, Озолиныш, 1992; Золотарев, Шурова, 1997), есть ряд других морфологических признаков, позволяющих определить схожие виды двустворчатых моллюсков комплекса рода *Mytilus*: *M. galloprovincialis*, *M. trossulus* и *M. edulis*. Одним из таких отчетливых диагностических признаков, как уже упоминалось выше, является характер каймы – выхода наружного призматического слоя раковины на ее внутренней поверхности. По данным Золотарева и Шуровой (Золотарев, Шурова, 1997), у другого схожего вида *M. trossulus* наружный призматический слой непрерывен по всей длине в спинной части створок раковины и тянется до макушки, а также заходит в глубь нее. У *M. edulis* кайма наружного призматического слоя идет вдоль внутренней поверхности края раковины и прерывается в ее спинной части, доходя лишь до лигамента, при этом отпечаток заднего ретрактора нечетко отделяется от каймы (Золотарев, Шурова, 1997). По данным Буяновского (Buyanovsky, 2000; Буяновский, 2002), в качестве характерного отличительно признака, позволяющего определить этот вид, является наличие пигментированных радиальных лучей при изучении раковины в проходящем свете, иногда лучи хорошо видны без света. Еще один надежный признак различия между этими видами – расстояние

от переднего конца отпечатка заднего ретрактора до наружного призматического слоя, которое имеет максимальное значение у *M. galloprovincialis*, тогда как у *M. trossulus* отпечаток заднего ретрактора подходит вплотную к призматической кайме и расстояние между ними имеет минимальное значение (Золотарев, Шурова, 1997). На основе многомерного морфометрического анализа выявлено (Кепель, Озолиньш, 1992), что *M. galloprovincialis* обладает относительно более высокой и широкой раковиной и более удлиненными отпечатками заднего ретрактора и аддуктора, чем другой схожий вид *M. edulis*. Только методами многомерного анализа удалось выявить наиболее важные для идентификации видов признаки, каковыми оказались длина отпечатка переднего аддуктора и ширина замковой пластины, которые имеют максимальное значение у *M. galloprovincialis* (Koehn, 1991; McDonald et al., 1991). Существует ряд более ранних работ, посвященных морфологическим различиям между *M. edulis* и *M. galloprovincialis* (Verdulin, 1979; Beaumont et al., 1989), однако из-за изменчивости формы раковины мидий в разных условиях среды (Seed, 1968, 1972, 1974) не обнаружено достоверных морфологических признаков, позволяющих уверенно диагностировать схожие виды этого рода.

Результаты показали, что *M. galloprovincialis* обладает характерным для митилид строением биссусного аппарата (рис. 3, 4), что полностью соответствует литературным данным (Brown, 1952; Tamarin, Keller, 1972; Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Allen et al., 1976; Price, 1983; Eckroat, Steel, 1993; Carrington, Gosline, 2004; Vekhova, 2019, 2021; Бергер и др., 1985; Вехова, 2007, 2019, 2021). Биссус представляет собой корень, глубоко внедренный в ткани стебельной или биссусной железы, расположенной в проксимальной части ноги мидии. От корня наружу через биссусное зияние отходит стебель биссуса. Стебель биссуса со всех сторон охватывают манжеты биссуса, которые дают начало проксимальным концом биссусных нитей. Биссусные нити отходят от стебля в передне-заднем направлении (рис. 3, 4). На дистальных концах биссусные нити заканчиваются прикрепительными дисками овальной формы, размером 2.5 ± 0.4 мм с характерными только для *M. galloprovincialis* полупрозрачными краями (рис. 3; 5B).

Согласно полученным нами результатам сканирующей электронной микроскопии, 1) проксимальный участок биссусной нити имеет очень эластичную, гофрированную структуру, которая обуславливает растяжимость биссусных нитей, что сглаживает волновое воздействие на мидий (рис. 5A, 5Г, 5Ж, 5К), а дистальный участок биссусной нити — прямой и упругий (рис. 5Б, 5Д, 5З, 5Л), что в целом соответствует литературным данным

(Brown, 1952; Tamarin, Keller, 1972; Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Tamarin, 1975; Allen et al., 1976; Eckroat, Steel, 1993; Vekhova, 2019, 2021; Бергер и др., 1985; Вехова, 2007, 2019, 2021); 2) поверхность биссусной нити вдоль всей ее длины имеет бугристую структуру (рис. 5A, 5Д, 5Е, 5З, 5К, 5Л), что характерно только для этого вида митилид. Строение каждой биссусной нити у *M. galloprovincialis* имеет природную блок-сополимерную структуру (Qin, Waite, 1995; Coyne et al., 1997; Silverman, Roberto, 2007). Для этой структуры характерно наличие биссусных преполимеризованных коллагенов (пре-коллагена) двух разных градаций, различающихся на дистальном и проксимальном участках биссусной нити: пре-коллаген D с шелковым центральным доменом в дистальной части биссусной нити и пре-коллаген P с эластичным центральным доменом в проксимальной части. Третий вид коллагена биссусной нити — богатый глицином пре-коллаген NG, который равномерно распространен вдоль всей длины биссусной нити и охватывает ее со всех сторон (Qin, Waite, 1998; Waite et al., 1998; Lucas et al., 2002; Lee et al., 2011). По данным Лукаса и соавторов (Lucas et al., 2002), только для *M. galloprovincialis* характерно наличие дополнительных остатков аминокислоты гистидин в центральных доменах всех трех типов коллагена биссусной нити.

Результаты СЭМ показали, что у *M. galloprovincialis* наружная поверхность прикрепительного диска имеет бугристую поверхность (рис. 5Е), тогда как его нижняя поверхность гладкая (рис. 5И, 5М). На наружной поверхности прикрепительного диска у *M. galloprovincialis* хорошо различимы два армирующих тяжа (рис. 5Б, 5В), которые распространяются по его поверхности в переднем и заднем направлениях, что вполне согласуется с предыдущими литературными данными (Vekhova, 2019, 2021; Вехова, 2007, 2019, 2021). Для всех изученных митилид обязательно наличие переднего мощного тяжа, распространяющегося вперед до края прикрепительного диска. По данным Веховой (Vekhova, 2019, 2021; Вехова, 2007, 2019, 2021), для всех изученных видов митилид характерно наличие разного количества армирующих тяжей на наружной поверхности прикрепительных дисков. Так, у *M. trossulus* на наружной поверхности прикрепительного диска имеются один передний и два боковых армирующих тяжа, у мидии блестящей (*Mytilus coruscus* Gould, 1861) их бывает до шести, у мидии Грея (*Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853)) и модиолуса (*Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758)) — не более четырех, что свидетельствует о разных адаптациях этих видов митилид к прикрепленному образу жизни в разных по волновой активности условиям обитания (Selin, Vekhova, 2002; Vekhova, 2013, 2019, 2021; Вехова, 2013, 2019, 2021). Согласно результатам СЭМ, у *M. galloprovincialis* прикрепительный

диск биссусной нити имеет ретикулярный матрикс (рис. 5И), что полностью согласуется с литературными данными — см. ниже (Benedict, Waite, 1986; Lee et al., 2011). По данным Ли и соавторов (Lee et al., 2011), прикрепительный диск мидии калифорнийской (*Mytilus californianus* Conrad, 1837) имеет пористость около 40% и заметный градиент диаметра пор: их диаметр составляет всего 0.2 мкм вблизи субстрата и почти 3 мкм там, где биссусная нить переходит из дистальной части в прикрепительный диск (переходная зона 2). Согласно полученным нами данным, у мидии *M. galloprovincialis* диаметр пор вблизи нижней поверхности прикрепительного диска составляет 1.1–5.3 мкм (рис. 5М), что значительно превышает диаметр пор у *M. californianus*. У последнего вида поры открытые, соединены между собой каналами с гладкими стенками, которые в природном состоянии заполнены жидкой субстанцией.

Каждая часть биссусного аппарата обеспечивает прочное прикрепление мидии к субстрату. Особенно важно знать строение прикрепительного диска биссусной нити, поскольку именно нижняя поверхность прикрепительного диска образует межфазную область между ее белками и чужеродной поверхностью субстрата на расстоянии 0.5 нм, что обеспечивает их адгезивное сцепление силой 5 Ангстрем во влажной морской среде (Waite, 1983, 1997, 1999). В настоящее время известно (Lee et al., 2011), что в прикрепительных дисках биссусных нитей рода *Mytilus* существует 5 разных полифенольных белков ноги мидии (“масел фут протеинз” mfps): mfp-2, mfp-3, mfp-4, mfp-5 и mfp-6. Среди них только 3 уникальных белка, отвечающих за прикрепление мидий к субстрату, — это “масел фут протеинз” mfp-3, mfp-5 и mfp-6. Считается, что белки mfp-3 и mfp-5 представляют собой основной адгезивный клей, взаимодействующий с поверхностью субстрата. Белки mfp-3 и mfp-5 взаимодействуют только между собой. Белок mfp-6 опосредует связь между белками mfp-2 и mfp-3. Mfp-2 составляет ретикулярный матрикс каждого прикрепительного диска. Еще один полифенольный белок ноги мидии mfp-1 является ключевым белком кутикулы биссусных нитей и биссуса в целом. Каждый прикрепительный диск целиком покрыт кутикулой из белка mfp-1 и ионов Fe^{3+} . Полифенольный белок ноги мидии mfp-4 может опосредовать связи между волокнами преполимеризованного коллагена, спускающихся от матрикса биссусной нити к другим белкам прикрепительного диска. Данные и предыдущие результаты отчетливо показали, что армирующие тяжи на наружной поверхности прикрепительного диска и продольные тяжи, идущие вдоль дистального и проксимального участков биссусных нитей изученных видов митилид, — это волокна пре-коллагена NG, которые укрепляют структуру прикрепительных дисков

митилид, что согласуется с литературными данными (Silverman, Roberto, 2007). По литературным данным известно (Waite, 1995; Silverman, Roberto, 2007; Lee et al., 2011), что все полифенольные белки ноги мидий содержат большое количество аминокислоты 3,4-дигидроксифенилаланина (L-ДОФА), которая под действием молекулярного кислорода окисляется до хинона.

Наши результаты СЭМ показали, что у *M. galloprovincialis* биссусная бороздка ноги устроена примитивнее, чем у других изученных видов митилид Японского моря (Vekhova, 2021, 2022; Вехова, 2021, 2022). Так, на дистальном конце биссусной бороздки ноги отсутствует дистальная ямка (рис. 6А–6В), где у митилид, как известно, образуется прикрепительный диск биссусной нити (Allen et al., 1976; Tamarin et al., 1976; Бергер и др., 1985). У другого изученного нами вида *M. trossulus* на дистальном конце биссусной бороздки ноги находится узкая дистальная ямка с продольной длиной вдоль продольной оси биссусной нити 3.75–5.0 мкм и поперечной длиной 180.0–200.0 мкм (Vekhova, 2021; Вехова, 2021). По данным Веховой (Vekhova, 2022; Вехова, 2022), у *M. coruscus* на дистальном конце биссусной бороздки ноги обнаружена крупная чашевидная дистальная ямка с продольной длиной 128.0–138.0 мкм и поперечной длиной 250.0–270.0 мкм, у *C. grayanus* эта ямка в виде полумесяца с продольной длиной 30.0–50.0 мкм и поперечной длиной 300.0–400.0 мкм, у мидиолуса *M. modiolus* она щелевидная с продольной длиной 8.5–10.0 мкм и поперечной длиной 165.0–183.0 мкм. На примитивное строение биссусной бороздки ноги у *M. galloprovincialis* указывает также то, что среди изученных видов митилид этот вид обладает самой узкой и неглубокой биссусной бороздкой ноги (рис. 6А–6В), которая достигает в самой ее широкой проксимальной части чуть более 1 мм (рис. 6Г, 6Д, 6З). Согласно нашим данным, полученным в разные годы (Vekhova, 2021, 2022; Вехова, 2021, 2022), самая широкая и глубокая биссусная бороздка ноги с продольными мощными смыкающимися складками вдоль ее длины характерна для *M. coruscus*, тогда как у *M. galloprovincialis*, *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. modiolus* смыкающие складки вовсе отсутствуют, а ширина и глубина биссусной бороздки ноги в ее центральной части у всех изученных видов митилид составляет соответственно 750.0–875.0 и 233.0–275.0 мкм у первого вида, 228.0–236.6 и 109.0–114.0 мкм у второго вида, 286.0–300.0 и 70.0–250.0 мкм у третьего вида, 300.0–320.0 и 262.0–343.0 мкм у четвертого вида, 300.0–375.0 и 115.0–180.0 мкм у пятого вида. Наши результаты СЭМ показали, что у *M. galloprovincialis* вся поверхность стенок и дна желобообразной биссусной бороздки ноги густо покрыта ресничками длиной 2.1–2.8 мкм и толщиной 0.25–0.38 мкм

(рис. 6Е, 6Ж, 6И, 6К–6Л), которые смешивают все секреты, поступающие из отверстия протоков желез ноги при ее сокращении, что полностью соответствует литературным данным (Allen et al., 1976; Vekhova, 2021, 2022; Бергер и др., 1985; Вехова, 2021, 2022).

Результаты нашего исследования отчетливо показали, что у *M. galloprovincialis* особенности строения биссусной бороздки ноги отражаются на особенностях морфологического строения биссусных нитей и их размере. По нашим данным, у этого вида мидии длина биссусных нитей 14.5–19.1 мм, ширина биссусной нити в дистальной части 0.039–0.053 мм, в проксимальной части 0.066–0.0985 мм, что полностью соответствует литературным данным (Carrington, Gosline, 2004). Согласно литературным данным (Carrington, Gosline, 2004), среди изученных видов митилид *M. galloprovincialis* характеризуется самыми тонкими и слабыми биссусными нитями, прочность которых на разрыв составляет всего 3 Ньютона (Н), тогда как у *M. trossulus* этот показатель составляет 12 Н. По нашим данным, размер прикрепительного диска у *M. galloprovincialis* с длиной раковины 72.0 ± 3.5 мм варьирует и составляет 2.5 ± 0.4 мм. Литературные данные (Allen et al., 1976; Vekhova, 2019; Бергер и др., 1985; Вехова, 2019) свидетельствуют, что у других представителей двустворчатых моллюсков семейства Mytilidae, таких как *M. edulis*, *M. coruscus*, *C. grayanus* и *M. modiolus*, размер прикрепительных дисков зависит от длины раковины, у последних трех видов от размера и массы тела и, как правило, увеличивается в онтогенезе. Такой широкий диапазон варьирования размера прикрепительного диска биссусных нитей у *M. galloprovincialis* объясняется отсутствием дистальной ямки на дистальном конце биссусной бороздки ноги мидии (рис. 6В). По-видимому, секреты мукоидных железистых клеток (секретирующих кислые сульфатированные мукополисахариды) и фенольной железы (секретирующей полифенольные протеины, богатые содержанием аминокислоты L-ДОФА) по протокам попадают в дистальный конец биссусной бороздки. У других изученных видов митилид на дистальном конце биссусной бороздки расположена дистальная ямка, где образуется прикрепительный диск (Allen et al., 1976; Tamarin et al., 1976; Vekhova, 2021, 2022; Бергер и др., 1985; Вехова, 2021, 2022). У *M. galloprovincialis* секреты этих желез поступают в разном количестве, что существенно влияет на особенности строения прикрепительного диска, а именно наличие характерных только для этого вида митилид полупрозрачных краев прикрепительных дисков (рис. 3Б) и их разный размер. Эти данные согласуются с данными Пужолы (Pujol, 1967), которые показали на основании гистохимического анализа, что прикрепительные диски биссусных нитей у *M. edulis* состоят из смеси

мукопротеинов с преобладанием кислых сульфатированных мукополисахаридов.

Таким образом, данная и предыдущие статьи (Selin, Vekhova, 2002; Vekhova, 2019, 2021, 2022; Вехова, 2007, 2019, 2021, 2022) отчетливо показали, что несмотря на сидячий образ жизни митилиды обладают чрезвычайно развитым биссусом, который вновь формируется в результате секреторной деятельности желез ноги в их по-разному устроенной биссусной бороздки ноги на протяжении всей жизни. Различия строения биссусной бороздки ноги между видами проявляются в ее размере, наличие или отсутствия дистальной ямки, а также смыкающих складок. Все это способствует успешной колонизации искусственных твердых сооружений, скал, валунов, ила и песка мидиями в прибойной морской прибрежной зоне. В целом эволюционно это привело к широкому распространению двустворчатых моллюсков семейства Mytilidae в их морской среде обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У *M. galloprovincialis* биссусная бороздка ноги меньше по размеру и устроена примитивнее, чем у других исследованных видов митилид (Vekhova, 2021, 2022; Вехова, 2021, 2022). Дистальная ямка на дистальном конце ноги отсутствует, поэтому прикрепительные диски имеют особенности: разный диаметр, полупрозрачные края и наличие малого количества слабовыраженных армирующих тяжей на поверхности диска, укрепляющих структуру. Тонкие биссусные нити с бугристой поверхностью формируются в узкой и неглубокой биссусной бороздке ноги. В бороздке ноги смешиваются все секреты желез с помощью многочисленных булавовидных ресничек, выстилающих ее стенки и дно. Таким образом, у *M. galloprovincialis* формирование биссусных нитей в биссусной бороздке ноги происходит по принципу отливки биополимера в фильерах с последующим хиноновым автозатвердеванием (Price, 1983; Waite, 1992, 1995, 1999; Lee et al., 2011).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность Д.В. Фомину (Центр коллективного пользования Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) за помощь в использовании сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss, Sigma 300 VP. Авторы очень признательны руководителю водолазной службы А.Г. Голосеву и водолазам водолазной службы Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН за предоставленный материал. Авторы также выражают большую благодарность научному сотруднику

Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН М.Б. Ивановой за консультации при определении вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы № госрегистрации 124021900010-2 “Молекулярная биология, биохимия и иммунология морских организмов”. Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке. Работа поддержана Малакологическим Обществом Лондона.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных. Протоколы с использованием животных были одобрены комиссией по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН г. Владивостока, Россия (регистрационный номер № 3 от 22 апреля 2025 года).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., Летунов В.Н., Вшевцов Г.В., Саранчева О.Л., 1985. Морфофункциональные и экологические аспекты биссусообразования у мидии (*Mytilus edulis* L.) // Экология обрастания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР. С. 67–75.
- Буяновский А.И., 2002. К видовой принадлежности мидий рода *Mytilus* (Bivalvia, Mytilidae) у побережья Канады и в Балтийском море // Ruthenica. V. 12. № 1. С. 85–88.
- Вехова Е.Е., 2007. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 86. № 2. С. 154–162.
- Вехова Е.Е., 2013. Особенности роста и формы раковины трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) // Зоологический журнал. Т. 92. № 4. С. 399–408.
- Вехова Е.Е., 2019. Адаптивная морфология биссуса у *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 245–259.
- Вехова Е.Е., 2021. Биссусный аппарат мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*, Bivalvia, Mytilidae) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 483–492.
- Вехова Е.Е., 2022. Сравнительная морфология биссусной бороздки ноги у трех видов митилид (Bivalvia, Mytilidae) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 101. № 5. С. 483–491.
- Золотарев В.Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Золотарев В.Н., Шурова Н.М., 1997. Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus* // Биология моря. Т. 23. № 1. С. 26–30.
- Кепель А.А., Озолиньш А.В., 1992. Морфометрический анализ мидий рода *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) морей СССР // Зоологический журнал. Т. 71. № 9. С. 33–40.
- Лутаенко К.А., Колпаков Е.В., 2016. Расширение ареала инвазивной мидии *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae) в Японском море // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 20. № 1. С. 57–76.
- Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А., 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: методическое руководство. СПб.: Наука. 400 с.
- Allen J.A., Cook M., Jackson D.J. et al., 1976. Observations on the rate of production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. // Journal of Molluscan Studies. V. 42. № 2. P. 279–289.
- Brown C.H., 1952. Some structural proteins of *Mytilus edulis* // The Quarterly Journal of Microscopical Science. V. 93. P. 487–502.
- Bairati A., Vitellaro-Zuccarello L., 1974. The ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. II. Observations by microdissection and scanning electron microscopy // Marine Biology. V. 28. P. 145–158.
- Benedict C.V., Waite J.H., 1986. Composition and Ultrastructure of the Byssus of *Mytilus edulis* // Journal of Morphology. V. 189. P. 261–270.
- Beaumont A.R., Seed R., Garcia-Martinez P., 1989. Electrophoretic and morphometric criteria for the identification of the mussel *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* // Reproduction, genetic and distribution of marine organisms. Fredensborg: Olsen and Olsen. P. 251–258.
- Buyanovsky A.I., 2000. On morphological differences between common mussel *Mytilus trossulus* (Gould, 1850) and *Mytilus edulis* Linné, 1758 (Bivalvia, Mytilidae) // Ruthenica. V. 10. № 1. P. 43–48.
- Carrington E., Gosline J.M., 2004. Mechanical design of mussel byssus: Load cycle and strain rate dependence // American Malacological Bulletin. V. 18. № ½. P. 135–142.
- Coyne K.J., Qin X.X., Waite J.H., 1997. Extensible collagen in mussel byssus: a natural block copolymer // Science. V. 277. P. 1830–1832.

- Eckroat L.R., Steel L.M., 1993. Comparative morphology of the byssi of *Dreissena polymorpha* and *Mytilus edulis* // American Malacological Bulletin. V. 10. P. 103–108.
- Elliott J., Holmes K., Chambers R., Leon K., Wimberger P., 2008. Differences in morphology and habitat use among the native mussel *Mytilus trossulus*, the non-native *M. galloprovincialis*, and their hybrids in Puget Sound, Washington // Marine Biology. V. 156. P. 39–53.
- Felsenstein J., 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. V. 39. P. 783–791.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 3. P. 294–299.
- Ivanova M.B., Lutaenko K.A., 1998. On the distribution of *Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819 (Bivalvia, Mytilidae) in Russian Far Eastern Seas // Bulletin of the Institute of Malacology Tokyo. V. 3. № 5. P. 67–71.
- Kartavtsev Y. Ph., Katalikova M.V., Sharina S.N., Chichvarckhina O.V., Masalkova N.A., 2014. Population genetic study of the hybrid zone of *Mytilus trossulus* Gould, 1850 and species *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) in Peter the Great Bay, the Sea of Japan // Russian Journal of Marine Biology. V. 40. P. 208–216.
- Kimura M.A., 1980. Simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journal Molecular Evolution. V. 16. P. 111–120.
- Koehn R.K., 1991. The genetic and taxonomy of species in the genus *Mytilus* // Aquaculture. V. 94. P. 125–145.
- Kiselev K.V., Dubrovina A.S., Tyunin A.P., 2015. The methylation status of plant genomic DNA influences PCR efficiency // Journal of Plant Physiology. V. 175. P. 59–67.
- Lucas J.M., Vaccaro E., Waite J.H., 2002. A molecular, morphometric and mechanical comparison of the structural elements of byssus from *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis* // The Journal of Experimental Biology. V. 205. P. 1807–1817.
- Lee B.P., Messersmith P.B., Israelachvili J.N., Waite J.H., 2011. Mussel-Inspired Adhesives and Coatings // The Annual Review of Materials Research. V. 41. № 1. P. 99–132.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G., 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 247 p.
- McDonald J.H., Seed R., Koehn R.K., 1991. Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres // Marine Biology. V. 111. P. 323–333.
- Price A.H., 1983. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia) // Journal of Molluscan Studies. V. 49. № 1. P. 9–17.
- Pujol J.P., 1967. Le complex byssogène des mollusques bivalves: Histochemie comparée des sécrétions chez *Mytilus edulis* et *Pinna nobilis* // Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie. V. 10. P. 308–332.
- Peharda M., Schöne B.R., Markulin K., Uvanović H., Tanaka K., Shirai K., Goodwin D., Mihanović H., 2024. *Mytilus galloprovincialis* shell growth – Insights from shell geochemistry // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 650. doi.org/10.1016/j.palaeo.2024.112367
- Qin X.X., Waite J.H., 1995. Exotic collagen gradients in the byssus of mussel *M. edulis* // Journal of Experimental Biology. V. 198. P. 633–644.
- Qin X.X., Waite J.H., 1998. A potential mediator of collagenous block copolymer gradients in mussel byssal threads // Biochemistry. V. 95. P. 10517–10522.
- Seed R., 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 48. № 3. P. 561–584.
- Seed R., 1972. Morphological variations in *Mytilus* from the French coasts in relation to the occurrence and distribution of *M. galloprovincialis* Lmk // Cahiers de Biologie Marine. V. 13. P. 357–384.
- Seed R., 1974. Morphological variations in *Mytilus* from the Irish coasts in relation to the occurrence and distribution of *M. galloprovincialis* Lmk // Cahiers de Biologie Marine. V. 15. P. 1–25.
- Saitou N., Nei M., 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. V. 4. P. 406–425.
- Selin N.I., Vekhova E.E., 2002. Morphology of the bivalve mollusks *Crenomytilus grayanus* and *Mytilus coruscus* in relation to their spatial distribution in the upper subtidal zone // Russian Journal of Marine Biology. V. 28. № 3. P. 213–217.
- Selin N.I., Vekhova E.E., 2004. Dynamics of byssal thread production in *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus* (Bivalvia) upon reattachment to substrate // Russian Journal of Marine Biology. V. 30. № 6. P. 418–420.
- Silverman H.G., Roberto F.F., 2007. Understanding Marine Mussel Adhesion // Marine Biotechnology. V. 9. P. 661–681.
- Tamarin A., Keller P.J., 1972. An ultrastructural study of the byssal thread forming system in *Mytilus* // Journal of Ultrastructure Research. V. 40. P. 401–416.
- Tamarin A., 1975. An ultrastructural study of byssus stem formation in *Mytilus californianus* // Journal Morphology. V. 145. P. 151–178.

- Tamarin A., Lewis P., Askey J.*, 1976. The structure and formation of the byssus attachment plaque in *Mytilus* // *Journal Morphology*. V. 149. P. 199–222.
- Verdulin A.*, 1979. Conchological evidence for the separate specific identify *Mytilus edulis* L., and *M. galloprovincialis* Lmk // *Basteria*. V. 43. P. 61–80.
- Vekhova E.E.*, 2013. Growth and shell morphology of three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan // *Biology Bulletin*. V. 40. № 9. P. 728–737.
- Vekhova E.E.*, 2019. The adaptive morphology of byssus in *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, and *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) from the Sea of Japan // *Biology Bulletin*. V. 46. № 9. P. 1030–1044.
- Vekhova E.E.*, 2021. The byssal apparatus in the Pacific mussel, *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae), from the Sea of Japan // *Biology Bulletin*. V. 48. № 9. P. 1443–1451.
- Vekhova E.E.*, 2022. The comparative morphology of the byssal groove of the foot in three mytilid species (Bivalvia, Mytilidae) from the Sea of Japan // *Biology Bulletin*. V. 49. № 9. P. 1562–1569.
- Waite J.H.*, 1992. The formation of mussel byssus: anatomy of a natural manufacturing process // *Results and Problems in Cell Differentiation*. Case S.T. (Ed.). V. 19: Biopolymers. Berlin: Springer-Verlag. P. 27–54.
- Waite J.H.*, 1983. Adhesion in byssally attached bivalves // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. V. 58. № 2. P. 209–231.
- Waite J.H.*, 1995. Precursors of quinine tanning: Dopamine-containing proteins // *Methods in Enzymology*. V. 258. P. 1–20.
- Waite J.H.*, 1997. Marine bioadhesion: unraveling the chemistry // *Journal of The Adhesion Society of Japan*. V. 33. № 5. P. 186–194.
- Waite J.H., Qin X.X., Coyne K.J.*, 1998. The peculiar collagens of mussel byssus // *Matrix Biology*. V. 17. P. 93–106.
- Waite J.H.*, 1999. Reverse engineering of bioadhesion in marine mussels // *Annals of the New York Academy of Sciences*. V. 875. P. 301–309.
- Yonge C.M.*, 1962. On the primitive significance of the byssus in the Bivalvia and its effects in evolution // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 42. № 1. P. 113–125.

STRUCTURAL FEATURES OF THE BYSSAL APPARATUS AND BYSSAL GROOVE OF THE FOOT IN THE MEDITERRANEAN MUSSEL (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS*, BIVALVIA, MYTILIDAE) FROM THE ZHITKOVA BAY, SEA OF JAPAN

E. E. Vekhova^{1, *}, K. V. Kiselev²

¹*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

²*Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

*e-mail: evechova@gmail.com

Morphological structures of the byssal apparatus, byssal threads and byssal groove of the foot of the commercial Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) from the Sea of Japan are studied. The byssal apparatus is shown to consist of a root, a stem and the byssal threads, these being of ellipsoid shape in cross-section. Each byssal thread consists of a corrugated, wide proximal part located immediately behind a cuff and is $\frac{1}{3}$ of its length, and a relatively elastic, narrow distal part ($\frac{2}{3}$ of thread length) ending with an oval attachment disk at the distal end. In the composition of each byssal thread in its different parts are contained the byssal prepolymerized collagens – P, D, NG, which have the different in nature block copolymer structure. The surface of byssal threads is tuberculous all along. On the surface of the attachment disk, two reinforcing cords are present. The edges of the attachment disks are semitransparent. The byssal groove of the foot is more primitive in structure than in the other species of mytilids studied. It is noteworthy that a distal fossa is absent at the distal end of the byssal groove of the foot. The above features of the morphological structure of the byssus and attachment disks in *M. galloprovincialis* are explained by structural differences of the secretory organ.

Keywords: mytilid, byssus, byssal threads, attachment disks, scanning electron microscopy