

Развитие личиночной и ювенильной раковины у беломорского двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767)

Л.П. Флячинская, П.А. Лезин

Беломорская Биологическая станция, Зоологический институт РАН, Университетская наб.
1, Санкт-Петербург 199034, Россия.
e-mail: kartesh@gmail.com

РЕЗЮМЕ: Развитие замка личинок и ювенильных стадий беломорского двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* L. исследовано методами световой микроскопии и трехмерной компьютерной реконструкции. Велигеры и педивелигеры *Hiatella* легко отличимы в планктонных пробах благодаря характерной форме раковины. Личинки вида *H. arctica* отличаются от личинок других видов того же рода более выраженной треугольной формой. После метаморфоза на створках диссоконха появляется два или более дорсальных шипа. Шипы хорошо выражены у ювенильных особей, но исчезают у взрослых. У личинок *H. arctica* на ранних стадиях развития провинкулюм имеет форму простой пластинки на дорсальной стороне раковины. Замок педивелигера формируется независимо от провинкулюма. Плоский прямоугольный зуб, смещенный к переднему краю раковины, формируется на правой створке. Такой же зуб, но смещенный к заднему краю раковины, закладывается на левой створке. Позади выемки в центральной части раковины развивается латеральный выступ. Сначала первичный внутренний лигамент закладывается в заднем положении, затем он смещается в среднюю часть раковины. Результаты проведенного исследования подтверждают ранее высказанное мнение (Малахов, Медведева, 1993) о том, что зубы гетеродонтного замка формируются *de novo* (независимо от провинкулюма) и что в эволюции онтогенеза гетеродонтный замок вытесняет провинкулюм.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *Hiatella arctica*, велигер, педивелигер, развитие замка.

Larval and juvenile shell development in the White Sea bivalve *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767)

L.P. Flyachinskaya, P.A. Lezin

White Sea Biological Station, Zoological Institute RAS, Universitetskaya nab. 1,
St. Petersburg, 199034, Russia.
e-mail: kartesh@gmail.com

ABSTRACT: Larval and juvenile shell development in the White Sea bivalve mollusk *Hiatella arctica* L. was studied using light microscopy and computerized 3D-reconstruction. The veliger and the pediveliger larvae of *Hiatella* are easily recognizable in plankton samples because of the triangular shape of the shell. The larvae of *H. arctica* differ from the other *Hiatella* species by the more pronounced triangular shape. After metamorphosis, two or more posterior dorsal spines appear on dissoconch shell. These spines are well pronounced in juvenile stages of *H. arctica*, but disappear in adults. In *H. arctica*,

provinculum on the early stages is a simple plate on the dorsal side of a shell. The hinge of pediveliger forms independently of provinculum. A rectangular flat tooth shifted to the anterior end of shell forms on the right valve. A similar tooth shifted to the posterior end of shell develops on the left valve. The lateral hinge protuberance forms behind the central depression of the shell. At first, the primary internal ligament forms posteriorly, then it moves to the middle of the shell. The results of present investigation support the opinion stated by Malakhov and Medvedeva (1993) that the heterodont hinge teeth form de novo (independently of provinculum) and that the heterodont hinge replaces provinculum in the evolution of bivalve mollusk shell development.

KEY WORDS: *Hiatella arctica*, veliger, pediveliger, hinge development.

Введение

Hiatella arctica (Linnaeus, 1767) — широко распространенный сублиторальный двустворчатый моллюск, обитающий в сообществах гравийных и илисто-песчаных грунтов. В Белом море *H. arctica* является одним из характерных видов в биоценозах обрастания и широко используется в качестве модельного объекта в экологических исследованиях.

Несмотря на то, что первые описания личинок этого вида появились в первой половине XX века (Odhner, 1914; Thorson, 1936; Rees, 1950), данные о личиночном развитии *H. arctica* остаются отрывочными. В большинстве работ приводятся описания только отдельных стадий развития (Jørgensen, 1946; Booth, 1983; Касьянов и др., 1983). Данные о формировании замка раковины крайне немногочисленны и приведены только для поздних личиночных стадий (Jørgensen, 1946; Booth, 1983).

В данной работе представлено подробное описание развития личиночной раковины и личиночного замка *H. arctica* в Белом море.

Материал и методы

Исследования проводились на Беломорской Биологической станции ЗИН РАН (Кандалакшский залив Белого моря) в течение 2005–2006 гг. Личинок *Hiatella arctica* на разных стадиях развития получали из планктона в период с июля по октябрь. Основная часть сборов проводилась в различных уча-

стках акватории губы Чула. Полученный материал, при необходимости, дорастивали в лабораторных условиях. Животных содержали в полиэтиленовых контейнерах объемом 0,5 л при постоянной аэрации и плотности посадки 1–2 особи на 1 мл воды. Температура воды варьировала от 11 до 12,5°C и соответствовала температуре воды в море. Соленость составляла 24‰ и также соответствовала солености воды в море. Личинок, достигших стадии велигера или педивелигера, ежедневно кормили одноклеточными водорослями *Dunaliella* sp. или *Isochrysis* sp. (Loosanoff, Davis, 1963).

Животных, достигших необходимого размера, помещали в детергент (раствор бытового отбеливателя Асе, производитель — Procter & Gamble). Концентрация раствора и время экспозиции подбирались для каждой стадии развития индивидуально. Детергент растворял мягкие ткани личинки, оставляя тонкие структуры раковины неповрежденными (Лезин, Флячинская, 2006).

Животные оставались в растворе детергента до разделения створок раковины. Очищенные от тканей створки помещали на предметное стекло выпуклой стороной вверх и проводили пошаговую микрофотосъемку. Для фотосъемки использовали микроскоп МББ-1 (объектив — 40×, окуляр — 10×, суммарное увеличение — 400×) и цифровую фотокамеру Nikon Coolpix 4500. Съемку проводили с фиксированным сдвигом фокуса по направлению снизу вверх. Для каждой створки раковины получали, таким образом, серию микрофотографий (от 10 до 20), на

Таблица. Сроки нахождения личинок и молоди *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) в Белом море.
Table. Occurrences of larvae and spat of *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) in the White Sea.

Стадия развития	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Стадия прямого замка	+	+	+	–	–	–
Велигер	–	+	+	+	–	–
Педивелигер	–	+	+	+	+	+
Осевая молодь	–	–	+	+	+	+

разных глубинах фокусировки (см. Flyachinskaya, Lesin, 2006).

Каждая микрофотография из серии содержала так называемое “кольцо резкости”, соответствующее сечению раковины на уровне фокусировки. Далее, с помощью специализированного программного обеспечения (<http://www.ablesw.com/3d-doctor/>; <http://www.sph.sc.edu/comd/rorden/>; <http://www.sim.hcuge.ch/uin/>) проводилась компьютерная обработка изображения, заключающаяся в удалении всех элементов изображения, кроме профиля сечения раковины. На основе серии сечений и микрофотографий с использованием оригинальной методики (подробнее см. Flyachinskaya, Lesin, 2006) строили трехмерную реконструкцию раковины. Готовая реконструкция представляет собой достоверное трехмерное изображение объекта, содержащее информацию о форме, окраске и скульптуре раковины.

Исследование строения личиночного замка также проводили на очищенных от мягких тканей створках раковины. Для получения детальных изображений замка использовали методику многократного наложения фотографий, сделанных с разной глубиной резкости (Вагер, 2001; Лезин, Флячинская, 2006).

Результаты

Период нереста у *H. arctica* в исследованных акваториях Белого моря продолжается практически в течение всего лета, с середины июня до августа (см. таблицу). Личинки на поздних стадиях развития встречаются в планктоне вплоть до ноября. Ран-

ние этапы развития от дробления до велигера на стадии прямого замка сходны с таковыми у *Mytilus edulis* (Малахов, Медведева, 1985; Флячинская, Кулаковский, 1991).

Велигер на самой ранней стадии прямого замка (продиссоконх I) имеет длину 120 и высоту 90 мкм, соответственно. На этой стадии хорошо различима звездчатая зона раковины, сформированная раковинной железой (Рис. 1А). Провинкулюм не несет никаких структур и представляет собой простую пластинку на дорзальной стороне раковины. Раковина *Hiatella* на стадии прямого замка окрашена, как правило, в желтовато-розовый цвет.

Когда длина раковины личинки достигает 160 мкм, форма замковой линии меняется за счет начала формирования макушек (Рис. 1В). Вдоль звездчатой зоны формируется радиальная зона, образуемая мантией. Отчетливо выраженные макушки раковины образуются, когда размер личинки достигает 200 мкм (продиссоконх II) (Рис. 1С). На этом этапе развития начинается формирование личиночного замка. Первую дифференцированную структуру — центральный плоский зуб левой створки — можно отметить после достижения размера 230–250 мкм (Рис. 1D). Цвет личиночной раковины на этой стадии также желтовато-розовый.

Велигеры, достигшие размера 300 мкм являются наиболее легко идентифицируемой стадией развития *H. arctica* благодаря характерной треугольной форме (Рис. 2А). Передний конец раковины, при этом, более заострен, чем задний и раковина личинки, в целом, принимает форму треугольника, большая сторона которого соответствует вент-

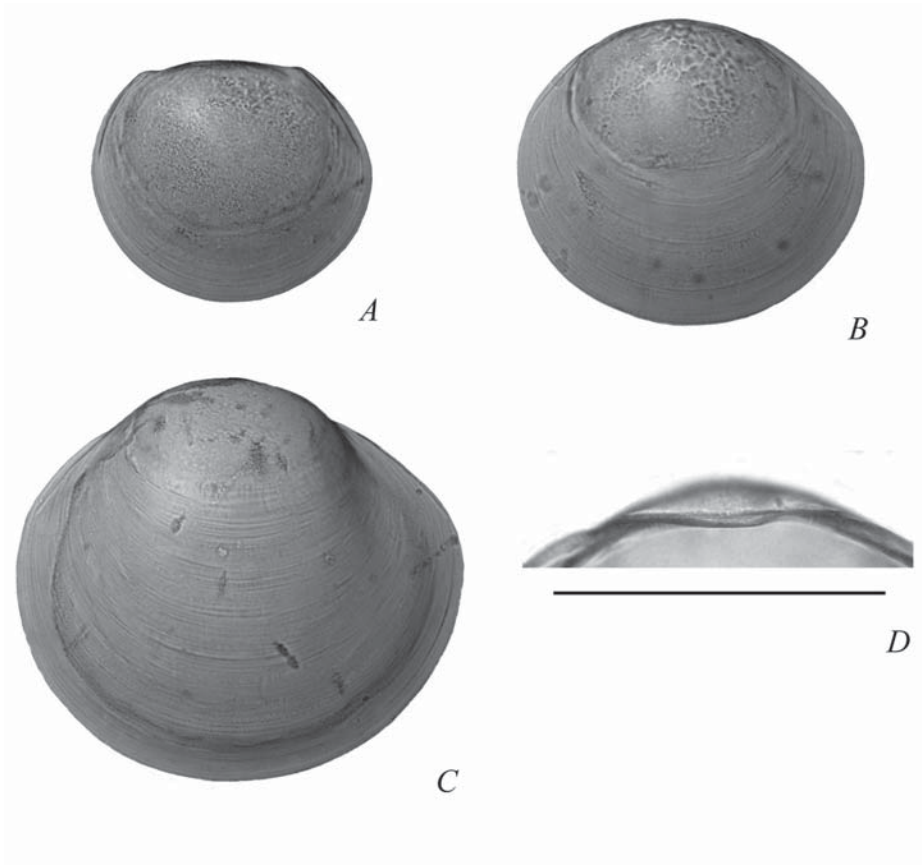


Рис. 1. Личиночная раковина *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) на ранних стадиях развития.

A — стадия прямого замка (правая створка); B — стадия формирования макушек (правая створка); C — ранний педивелигер (правая створка); D — замок личиночной раковины на стадии раннего педивелигера (левая створка). *cft* — центральный плоский зуб левой створки, *pdcl* — продиссоконх I, *pdclII* — продиссоконх II, *rz* — радиальная зона, *sz* — звездчатая зона. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 1. Larval shell of *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) at the early stages of development.

A — straight hinge stage (right valve); B — umbo forming stage (right valve); C — early pediveliger (right valve); D — larval hinge of early pediveliger (left valve). *cft* — central flat tooth of left valve, *pdcl* — prodissoconch I, *pdclII* — prodissoconch II, *rz* — radial zone, *sz* — star zone. Scale bars: 100 μ m.

ральному краю. Мантийная линия на этой стадии хорошо выражена и охватывает, практически, всю раковину. К этому моменту формируются все основные элементы замкового аппарата (Рис. 2B). Личиночный замок *H. arctica* на правой створке имеет плоский прямоугольный зуб, смещенный к переднему краю личинки. Аналогичный зуб, но уже смещенный к заднему краю, имеется и на левой створке. Оба зуба имеют характерную вертикальную исчерченность. Кроме

того, позади выемки в центральной части раковины имеется выступ латеральной замковой системы. Плоский зуб левой створки при замыкании раковины входит между лигаментом и зубом правой створки раковины. Зуб правой створки попадает между центральным зубом и выступом латеральной системы левой створки. Внутренний лигамент первоначально смещен назад. В дальнейшем лигамент значительно увеличивается и занимает среднее положение (Рис. 2D). Ок-

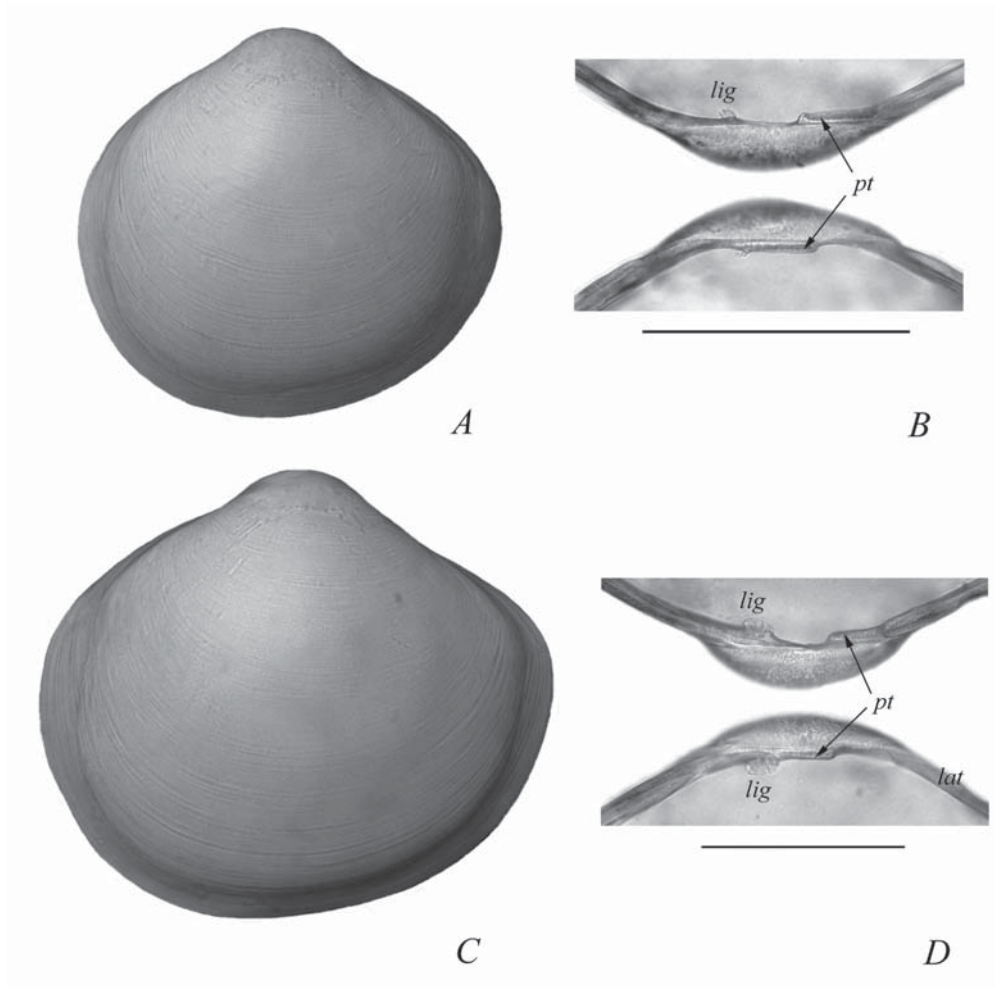


Рис. 2. Личиночная раковина *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) на поздних стадиях развития. А — педивелигер (правая створка); В — замок личиночной раковины на стадии педивелигера; С — педивелигер перед метаморфозом (правая створка); D — замок личиночной раковины на стадии педивелигера перед метаморфозом. *lat* — выступы латеральной системы, *lht* — зубы личиночного замка, *lig* — лигамент, *lv* — левая створка, *rv* — правая створка. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 2. Larval shell of *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) at the late stages of development. A — pediveliger (right valve); B — larval hinge at the pediveliger stage; C — pre-metamorphosis pediveliger (right valve); D — larval hinge of the pre-metamorphosis pediveliger. *lat* — projections of the lateral system, *lht* — larval hinge teeth, *lig* — ligament, *lv* — left valve, *rv* — right valve. Scale bars: 100 μ m.

раска раковины к этому моменту становится грязно-желтой с розоватым краем.

Личинки (как собранные в планктоне, так и выращенные в лабораторных условиях), приступали к метаморфозу при размере раковины порядка 380–400 мкм (Рис. 2С). После метаморфоза, форма прориссоконха

остается неизменной. Рост диссоконха происходит неравномерно. Наиболее интенсивно растут задние части створок, благодаря чему раковина *H. arctica* приобретает форму, характерную для взрослого животного (Рис. 3А). В процессе роста раковины формируется ряд дорзальных шипов, что явля-

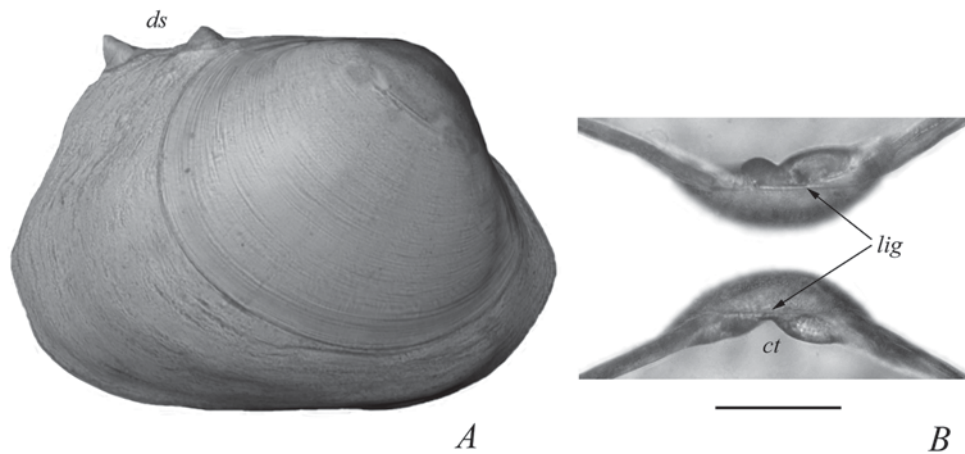


Рис. 3. Раковина осевшей *Hiattella arctica* (Linnaeus, 1767).

A — раковина (правая створка); B — замок осевшего моллюска. *ct* — кардинальные зубы, *dc* — диссоконх, *ds* — дорзальные шипы, *lig* — лигамент, *lv* — левая створка, *pdc* — продиссоконх, *rv* — правая створка. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 3. Shell of the post-metamorphosis *Hiattella arctica* (Linnaeus, 1767).

A — shell (right valve); B — hinge of post-metamorphosis mollusk. *ct* — cardinal teeth, *dc* — dissoconch, *ds* — dorsal spikes, *lig* — ligament, *lv* — left valve, *pdc* — prodissoconch, *rv* — right valve. Scale bars: 100 μ m.

ется одним из важных диагностических признаков молодых *H. arctica* (у взрослых особей шипы отсутствуют). Число шипов увеличивается в течение первого года жизни. Другим характерным для этого вида признаком является хорошо выраженная граница между гладкой поверхностью личиночной раковины и диссоконхом с хорошо выраженной скульптурой. Замок молодой особи представлен двумя кардинальными зубами (Рис. 3B). При дальнейшем росте ювенильные зубы замка, как правило, исчезают (Наумов и др., 1987). У молодых особей начинает формироваться наружный лигамент. Дефинитивная раковина имеет практически белую окраску.

Обсуждение

В Белом море личинки *H. arctica* являются одним из наиболее массовых видов в планктонном сообществе. В исследованных акваториях личинки *H. arctica* были представлены в планктоне с июня по ноябрь. Это существенно более длительный период, не-

жели было ранее отмечено для Белого моря Кауфманом (1977). Однако, по данным Lebour (1938) и Jørgensen (1946), период личиночного развития в Северной Атлантике длится до ноября–декабря, что совпадает с данными, полученными нами для Белого моря.

Первые описания велигера *H. arctica* можно найти в работах Odhner (1914), Thorson (1936) и Lebour (1938). Как отмечают Lebour (1938) и Jørgensen (1946), личинки этого вида являются одними из самых обычных и крупных велигеров в планктоне Северной Атлантики. Идентификация личинок *H. arctica* по мнению этих авторов не представляет особой сложности вследствие характерной треугольной формы личиночной раковины. Тем не менее, Jørgensen (1946) указывает на значительное сходство педивелигеров *H. arctica* и *H. rugosa*. В большинстве работ описано строение раковины только на стадии педивелигера (Odhner, 1914; Jørgensen, 1946; Booth, 1983; Касьянов и др., 1983). Наши результаты хорошо согласуются данными Lebour

(1938), исследовавшей развитие раковины *H. arctica* от стадии прямого замка до ювенильных особей.

От других видов рода *Hiatella* раковина *H. arctica* отличается более ярко выраженной треугольной формой. Обитающая в Северной Атлантике *H. rugosa* имеет более вытянутую раковину со смещенной к переднему концу макушкой, тогда как задний конец имеет обрубленную форму (Jørgensen, 1946). Педивелигер *H. gallicana* отличается округло-овальной формой с более заостренным передним концом (Lebour, 1938). У *H. arctica* хорошо выражены дорзальные шипы на раковине ювенильных особей. У других видов рода *Hiatella* дорзальные шипы в большинстве случаев отсутствуют. Только у *H. gallicana* в некоторых случаях описаны небольшие шипы в тех же местах, что и у *H. arctica* (Lebour, 1938).

В ранее сделанных описаниях (см. Booth, 1983) личиночный замок левой створки педивелигера *H. arctica* несет выступающий центральный зуб и, в то же время, имеются сходные с зубами выступы латеральной замковой системы на переднем конце замка. В передней части личиночного замка на правой створке отмечен зуб, который соединен с латеральной частью замка и входит в промежуток между центральным и латеральным зубами левой створки (Booth, 1983). Это описание в основных чертах совпадает с данными, приведенными в настоящей работе, однако с нашей точки зрения латеральные структуры раковины не могут рассматриваться как личиночные зубы. По нашим данным у *H. arctica* имеется внутренний личиночный лигамент, который в процессе развития замка меняет свое положение от заднего к среднему.

Простое строение провинкулюма у *H. arctica*, не несущего никаких структур, и закладка ювенильных зубов уже на стадии велигера могут служить подтверждением высказанного ранее мнения (см. Малахов, Медведева, 1991), что зубы гетеродонтного замка *Bivalvia* формируются *de novo*

(независимо от провинкулюма) и что в эволюции гетеродонтный замок постепенно вытесняет провинкулюм из раннего онтогенеза.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (07-04-00854a).

Литература

- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Москва: Наука. 214 с.
- Кауфман З.С. 1977. Особенности половых циклов белеморских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы. Ленинград: Наука. 265 с.
- Лезин П.А., Флячинская Л.П. 2006. Методика компьютерного моделирования в исследованиях личиночного развития двустворчатых моллюсков // Материалы X научной конференции ББС МГУ. Россия: Москва. С.204–206.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1985. Эмбриональное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т.64. Вып.12. С.1808–1815.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1993. Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов. Москва: Наука. 134 с.
- Наумов А.Д., Старобогатов Я.И., Федяков В.В. 1987. Класс *Bivalvia* // Скарлато О.А. (ред.). Моллюски Белого моря. Ленинград: Наука. С.203–256.
- Флячинская Л.П., Кулаковский Э.Е. 1991. Личиночное развитие *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т.70. Вып.11. С.23–29.
- Baker M. 2001. Use of digital imaging software for mollusc collections // World congress of malacology. Austria: Vienna. P.18.
- Booth J.D. 1983. Studies on twelve common bivalve larvae, with notes on bivalve spawning seasons in New Zealand // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. Vol.17. P.231–265.
- Flyachinskaya L.P., Lesin P.A. 2006. Using 3D reconstruction method in the investigations of *Bivalvia* larval development (by the example of *Hiatella arctica* L.) // Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Vol.310. P.45–50.
- Jørgensen C.B. 1946. Reproduction and larval development of Danish bottom invertebrates. Lamellibranch

- chia // Thorson G. (ed.). Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser. Serie: Plankton. Vol.4. P.277–312.
- Lebour M.V. 1938. Notes on the breeding of some lamellibranch from Plymouth and their larvae // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.23. No.1. P.119–145.
- Loosanoff V.L., Davis H. 1963. Rearing of bivalves mollusks // Russel F.S. (ed.). Advances in Marine Biology. London: Academic Press. P.1–136.
- Odhner N.H. 1914. Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigo. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigo in Istrien // Zoologische Anzeiger. Bd.44. H.2. S.156–170.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae // Hull Bulletin of Marine Ecology. Vol.3. P.73–104.
- Thorson G. 1936. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates // Meddelelser om Grønland. Vol.100. P.1–155.