

Развитие личиночной раковины *Macoma balthica* (Bivalvia: Tellinidae) в Белом море

П.А. ЛЕЗИН, Л.П. ФЛЯЧИНСКАЯ †

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034,
РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ; E-mail: Peter.Lezin@zin.ru

РЕЗЮМЕ. Описано развитие личиночной раковины и замка двустворчатого моллюска *Macoma balthica* в Белом море. Размножение макомы происходит в конце июня. Личинки на D-стадии развития имеют длину раковины 120-140 мкм. Раковина овальная, замочный край прямой с заметной исчерченностью. В процессе развития раковина становится более вытянутой с заостренным передним краем. Характерной чертой является выраженная концентрическая исчерченность продиссоконха II. Макушки невысокие, округлые. Замочный край прямой, с мелкими зубчиками провинкулюма. Лигament занимает центральное положение. На поздних стадиях в передней части замка формируется пара крупных крючковидных зубов. Метаморфоз происходит при длине раковины 300-310 мкм.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2024.34\(4\).5](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2024.34(4).5)

Development of larval shell of *Macoma balthica* (Bivalvia: Tellinidae) in the White Sea

P.A. LEZIN, L.P. FLYACHINSKAYA †

Zoological Institute RAS, Universitetskaya nab., 1, Saint-Petersburg, 199034, RUSSIAN FEDERATION; e-mail: Peter.Lezin@zin.ru

SUMMARY. The development of the larval shell and hinge of the bivalve mollusk *Macoma balthica* in the White Sea is described. *Macoma* spawning occurs at the end of June. Larvae at the D-stage of development have a shell length of 120-140 μm. The shell is oval, the hinge edge is straight with a noticeable striation. During development, the shell becomes more elongated with a pointed anterior end. A characteristic feature is the expressed concentric striation of prodissoconch II. The umbos are low and rounded. Hinge edge is straight, with small teeth of provinculum. The ligament occupies the central position. At later stages, a pair of large hook-shaped teeth is formed in the anterior part of the hinge. Metamorphosis occurs at shell length of 300-310 μm.

Введение

Двустворчатые моллюски рода *Macoma* Leach, 1819 широко распространены в бореальных и арктических морях [Scarlato, 1981; Kantor, Sysoev, 2005]. Макомы могут образовывать крупные поселения в прибрежной зоне, на глубинах от нуля до нескольких сотен метров. Поселяются обычно на илистых и илисто-песчаных грунтах

и являются важным компонентом бентосных сообществ. Эти моллюски также служат пищей для целого ряда хищников: других беспозвоночных, рыб и птиц [Gosling, 2015]. Наиболее распространенным представителем рода является *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758). *M. balthica* – амфибореальный вид, обитающий в тихоокеанском бассейне, бассейне Северного Ледовитого океана и на побережье Северной Атлантики. Этот моллюск тяготеет к заиленным грунтам в литоральной и сублиторальной зонах. В Белом море макомы населяет илисто-песчаные грунты в затишных губах и бухтах [Scarlato, 1981; Naumov, 2006].

Размножению и раннему развитию *M. balthica* посвящено значительное число исследований. Однако, в большей части работ описывается гаметогенез, сроки нереста и ранний эмбриогенез [Battle, 1932; Shaw, 1965; Beukema *et al.*, 1998; Günther, Fedyakov, 2000; Flyachinskaya, 2008]. Данные о постэмбриональном развитии макомы, формировании личиночной раковины и замка немногочисленны [Jørgensen, 1946; Sullivan, 1948; Kasyanov *et al.*, 1998; Shanks, 2001]. Исследования, проведенные в отечественных арктических водах, и в частности, в акватории Белого моря, затрагивали только вопросы сроков размножения и эмбриогенеза *M. balthica* [Kaufman, 1977; Maximovich, 1980; Günther, Fedyakov, 2000; Flyachinskaya, 2008].

Цель данной работы – исследование развития личиночной раковины и замка моллюска *Macoma balthica* в Белом море.

Материалы и методы

Исследования выполнены на Беломорской Биологической станции Зоологического института РАН (66°20.230'N; 33°38.972'E) в течение 2000-2015 гг. Для работы использовался материал, как полученный в условиях лабораторного культивирования, так и собранный в планктоне. Сборы личиночного материала и взрослых животных проводились в акватории губы Чупа вблизи биостанции. Взрослые особи макомы в сезон размножения отбирались на илистой литорали бухты Круглая около биостанции. Стимуляция нереста производилась путем повышения температуры воды на 3-5°C, относительно температуры воды в море. Полученных личинок дорастивали в лабораторных условиях до необходимой стадии.

Личинок *M. balthica* на поздних стадиях развития также получали из планктона, с помощью планктонной сети Джели с размером ячеи 100 мкм. Видовая идентификация животных базировалась на проведенных ранее исследованиях личиночного развития *M. balthica* [Flyachinskaya, 1999; 2008]. Полученный материал при необходимости дорастивали в лабораторных условиях.

Личиночный материал содержали в полиэтиленовых контейнерах при постоянной аэрации и плотности посадки 1-2 экз. на 1 мл воды. Температура воды в контейнерах (11-12.5°C) соответствовала температуре верхних слоев воды в море. Соленость также соответствовала солености воды в море (24‰). Кормление личинок осуществлялось, начиная со стадии велигера. Для кормления личинок использовались одноклеточные водоросли *Monochrysis* sp., *Isochrysis* sp. и *Dunaliella* sp. (отр. Chrysophitae) [Loosanoff, Davis, 1963].

Для фотосъемки раковин использовали микроскоп МББ-1а и цифровую фотокамеру Nikon Coolpix 4500. Исследование личиночного замка и строения раковины проводили на очищенных от мягких тканей створках [Flyachinskaya, Lezin, 2008]. Для получения детальных изображений использовали методику многократного наложения фотографий, сделанных с разной глубиной резкости [Baker, 2001; Flyachinskaya, Lezin, 2008].

Результаты

Macoma balthica достигает половой зрелости при длине раковины 13-15 мм, что примерно соответствует возрасту 3 лет. В конце мая половозрелые животные уже готовы к нересту, который начинается к концу июня, когда температура поверхностных слоев воды в Белом море достигает 9-11°C.

Через 53-56 часов после оплодотворения

трохофора начинает превращаться в велигера: закладывается раковина, начинает формироваться парус и мышцы-ретракторы паруса. Через 4,5 суток после оплодотворения, при размере 120-140 мкм, личинка макомы уже представляет собой велигера с D-образной формой раковины. Для данной стадии характерно наличие развитой раковины и переднего аддуктора. Раковина имеет характерную для велигеров D-стадии форму с прямым замочным краем (Рис. 1А). Отчетливо различима звездчатая зона раковины (Рис. 1А, sz).

Начиная с размера 160-170 мкм раковина приобретает овальную форму, начинается закладка макушек (Рис. 1В). Продиссоконх II имеет выраженную концентрическую исчерченность. При достижении размера 190-200 мкм, раковина становится более вытянутой с несколько заостренным задним краем (Рис. 1С). Начинается обособление макушек, плечи раковины длинные и прямые. Замочный край практически прямой с заметной исчерченностью (Рис. 2А).

При дальнейшем развитии продолжается обособление макушек. Переднее плечо становится длиннее заднего, передний конец раковины вытягивается (Рис. 1D). На замочном крае образуются многочисленные мелкие зубчики, начинают формироваться латеральные замковые структуры и центральный лигамент (Рис. 2В).

На 17-20 сутки после оплодотворения при размере раковины 260 мкм личинка *M. balthica* переходит на стадию педивелигера. Раковина на этой стадии более овальная с вытянутым передним концом (Рис. 1Е). Кроме того, отмечается характерное утолщение раковины в районе плеч. Продиссоконх II несет выраженную концентрическую скульптуру. На раковине хорошо заметны мантийная линия (Рис 1Е, pl) и места крепления аддукторов (Рис. 1Е, ams). На левой створке раковины закладывается крупный зуб замка.

На стадии педивелигера начинает функционировать биссусная железа, личинки могут формировать биссусные нити и перемещаться посредством дрефта. У моллюска хорошо различимы зачатки дефинитивного жаберного аппарата. Перед оседанием, при размере 290 мкм раковина становится более округлой с хорошо заметной концентрической исчерченностью (Рис. 1F). Отчетливо видна линия мантийного синуса и места крепления аддукторов (Рис 1Е, pl, ams). Замочный край остается прямым с мелкими зубчиками. Крупный, развитый лигамент занимает центральное положение. В передней части провинкулума формируются дополнительные замковые структуры в виде крупного крючковидного зуба на каждой створке (Рис. 2С). К 30-33 суткам развития при размерах раковины 300-310 мкм личинка приступает к оседанию и метаморфозу.

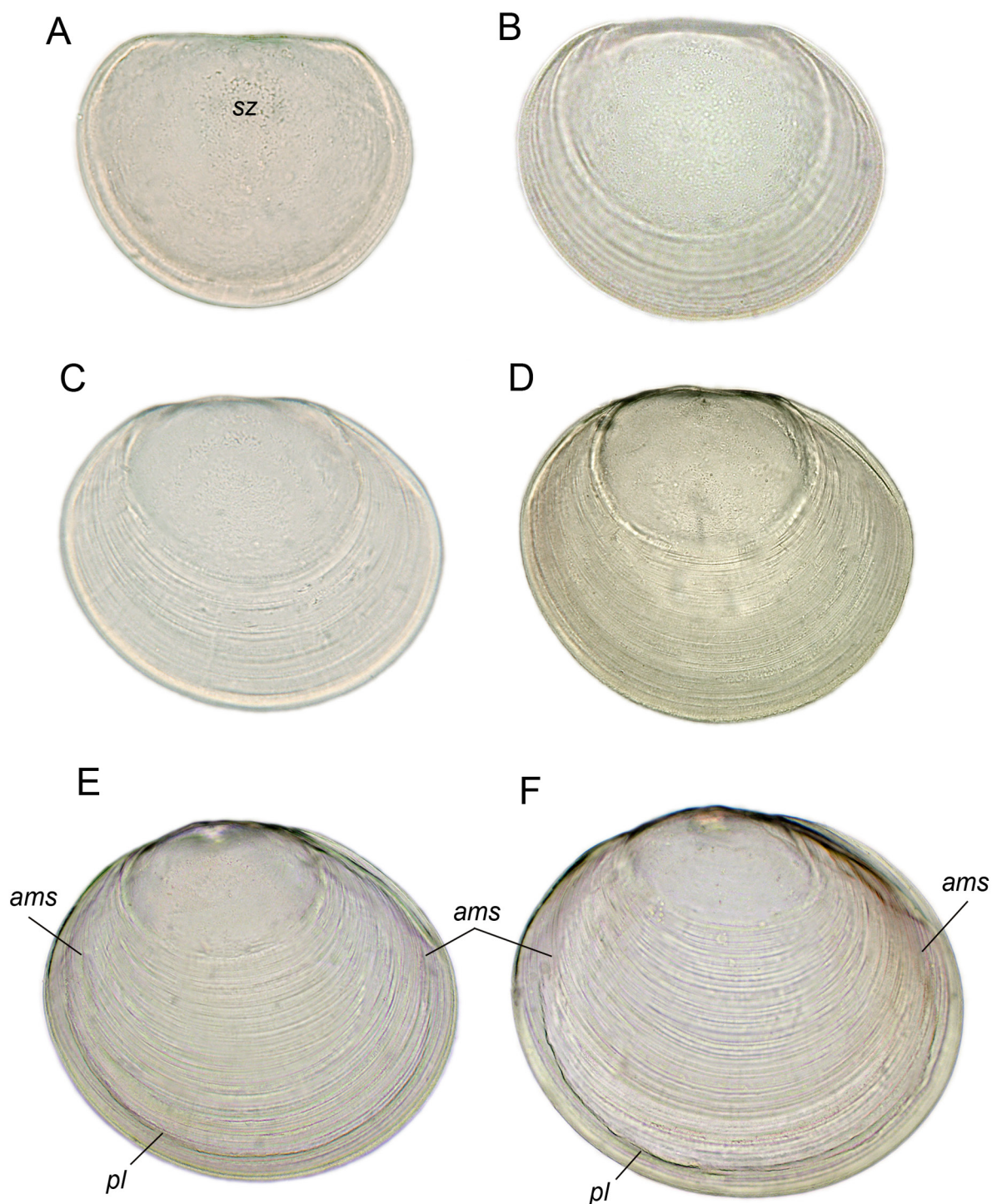


РИС. 1. Личиночная раковина *Macoma balthica* на разных стадиях развития. **A.** 120 мкм; **B.** 160 мкм; **C.** 200 мкм; **D.** 230 мкм; **E.** 260 мкм; **F.** 300 мкм. Обозначения: ams – отпечатки аддукторов; pl – линия мантийного синуса; sz – звездчатая зона;

FIG. 1. Larval shell of *Macoma balthica* at the different stages of development. **A.** 120 μm; **B.** 160 μm; **C.** 200 μm; **D.** 230 μm; **E.** 260 μm; **F.** 300 μm. Abbreviations: ams – adductor muscle scar; pl – pallial line; sz – star zone.

Обсуждение

Размножение макамы в разных частях ареала происходит в различное время, но приурочено к весеннему периоду. Как правило, нерест проте-

кает в апреле–мае [Jørgensen, 1946; Caddy, 1967; Günther, 1991; Armonies, 1996]. В некоторых случаях, отмечается несколько пиков размножения в течение летне-осеннего периода, с апреля и до осени [Battle, 1932; Shaw, 1965; Beukema *et al.*,

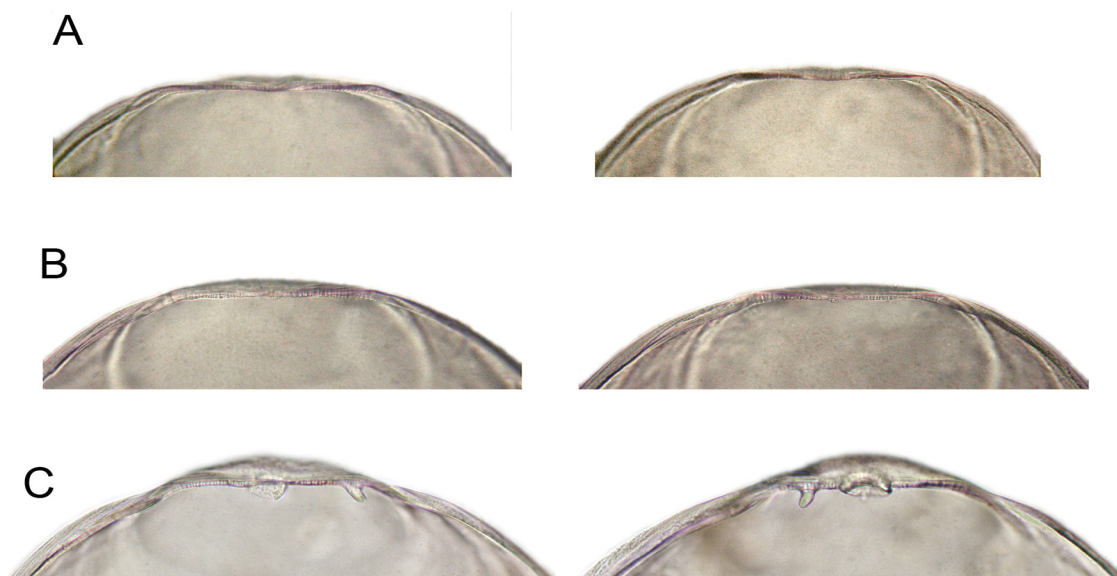


РИС. 2. Личиночный замок *Macoma balthica* на разных стадиях развития. А. 180 мкм; В. 250 мкм; С. 300 мкм.

FIG. 2. Larval hinge of *Macoma balthica* at the different stages of development. А. 180 μm ; В. 250 μm ; С. 300 μm .

1998]. В Белом море, по литературным данным, созревание половых продуктов происходит уже в мае, нерест протекает в середине-конце июня и может продолжаться до августа [Kaufman, 1977; Maximovich, 1980; 1985; Günther, Fedyakov, 2000; Flyachinskaya, 2008]. Представленные в литературе данные хорошо согласуются с полученными нами результатами.

Полученные результаты показывают, что на ранних стадиях развития (на стадии прямого замка), личинки макомы не имеют характерных черт и трудно отличимы от личинок других видов. Эту особенность формы раковины на ранних стадиях развития также отмечает Jørgensen [1946]. Некоторые авторы считают, что раковина макомы не имеет характерных черт и обладает нечеткой формой на всем протяжении личиночного развития [Shanks, 2001]. Однако, другие исследователи отмечают хорошо выраженную треугольную форму раковины макомы на поздних стадиях развития [Jørgensen, 1946; Sullivan, 1948]. Полученные нами данные показывают, что личиночная раковина *M. balthica* в Белом море имеет скорее овальную, нежели треугольную форму. На поперечно-овальную форму раковины личинок макомы также указывают и другие авторы [Kasyanov *et al.*, 1998].

Закладку и обособление макушек раковины мы отмечаем при длине раковины личинок 160-170 мкм, что совпадает с данными, при-

веденными Sullivan [1948]. Однако описание формы макушек и особенности их развития в литературных источниках сильно различается. Так, Sullivan [1948] описывает макушки как не слишком выступающие, где края макушек всегда являются продолжением линии плеч. В то время как Kasyanov с соавторами [1998] определяют макушки личиночной раковины макомы как круглые на ранних стадиях и шишковидные – на поздних. Полученные нами данные показывают, что для *M. balthica* в Белом море характерна форма макушек, близкая к описанной Sullivan [1948]. Макушки беломорских маком невысокие, округлые и слабообособленные, однако не продолжают линию плеч раковины.

Для личиночного замка представителей Tellinacea характерна достаточно высокая изменчивость. На ранних личиночных стадиях провинкулом представлен мелкими зубчиками [Rees, 1950]. С развитием замка формируются 1-2 крупных передних зуба и латеральные структуры [Rees, 1950; Neveeskaya, 1963]. Однако некоторые представители Tellinacea, например *Tellina balaustina* Linnaeus, 1758, *T. agilis* Stimpson, 1857, *Donax variabilis* Say, 1822, лишены крупных замковых структур [Odhner, 1914; Chanley, 1969, Chanley, Andrews, 1971]. Положение лигамента также различается у разных видов и может варьировать от переднего до центрального [Rees, 1950].

У *M. balthica* в литературных источниках

описано формирование характерного для теллинид замка со средним лигаментом, небольшими зубчиками провинкулума и крупным передним зубом на левой створке (или на обеих створках) [Jørgensen, 1946; Kasyanov *et al.*, 1998]. Полученные нами данные о развитии макомы в Белом море соответствуют результатам, представленными другими авторами. Однако следует отметить, что проанализированные нами моллюски во всех случаях имели крупные передние зубы на обеих створках раковины.

Анализ литературных данных показывает, что длина раковины *M. balthica*, при которой происходит метаморфоз, сильно варьирует в пределах ареала вида. Размер оседания по литературным источникам колеблется от 250 до 315 мкм [Sullivan, 1948; Caddy, 1969; Махимович, 1980; Kulikova, Kolotukhina, 1989]. В Белом море оседание и метаморфоз под данным Махимович [1985] происходит при длине раковины 300–320 мкм. Полученные нами данные показали, что размер раковины при оседании *M. balthica* в Белом море составляет 300–310 мкм, что сопоставимо с размером оседания макомы в дальневосточных морях [Kulikova, Kolotukhina, 1989] и совпадает с размерами, приведенными ранее для Белого моря [Махимович, 1985].

Благодарности

Работа выполнена при поддержке ГЗ ЗИН РАН 122031100283-9.

Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания, улучшившие качество статьи.

Литература

- Armonies W. 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *Journal of Sea Research*, 35(4): 323–334.
- Baker M. 2001. Use of digital imaging software for mollusc collections. *World congress of malacology*, Austria, Vienna: p. 18.
- Battle H.I. 1932. Rhythmic sexual maturity and spawning of certain bivalve mollusks. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries*, 7(1): 255–276.
- Beukema J.J., Honkoop P.J.C., Dekker R. 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia*, 375/376: 23–34.
- Caddy J.F. 1967. Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.). *Canadian Journal of Zoology*, 45: 955–965.
- Caddy J.F. 1969. Development of mantle organs, feeding, and locomotion in postlarval *Macoma balthica* (L.) (Lamellibranchiata). *Canadian Journal of Zoology*, 47: 609–617.
- Chanley P.E. 1969. Larval development of the coquina clam, *Donax variabilis* Say, with a discussion of the structure of the larval hinge in the Tellinacea. *Bulletin of Marine Science*, 19: 214–224.
- Chanley P., Andrews J.D. 1971. Aids for identification of bivalve larvae of Virginia. *Malacologia*, 11(1): 45–119.
- Flyachinskaya L.P. 1999. Features of embryonic and larval development and formation of general regulatory systems in ontogeny of White Sea bivalves: *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Hiatella arctica* L. and *Macoma balthica* L. (Mollusca, Bivalvia). PhD thesis, Saint-Petersburg, 23 p. [In Russian].
- Flyachinskaya L.P. 2008. The embryonic and larval development of bivalve clam (*Macoma balthica*, Cardiida, Tellinidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 87(11): 1296–1302 [In Russian].
- Flyachinskaya L.P., Lezin P.A. 2008. Development of larvae and juvenile shell of bivalve *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) in the White Sea. *Zoologiya bespozvonochnykh*, 5(1): 39–46 [In Russian].
- Gosling E.M. 2015. *Marine bivalve molluscs. 2nd Edition*. Wiley-Blackwell, Hoboken, 524 p.
- Günther C.P. 1991. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 76: 73–79.
- Günther C.P., Fedyakov V.V. 2000. Seasonal changes in the bivalve larval plankton in the White sea. *Senckbergiana maritima*, 30(3/6): 141–151.
- Jørgensen C.B. 1946. Reproduction and larval development of Danish bottom invertebrates. Lamellibranchia. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeriog Havundersogelser. Serie Plankton*, 4(1): 277–311.
- Kantor Yu.I., Sysoev A.V. 2005. *Catalogue of molluscs of Russia and adjacent countries*. KMK, Moscow, 627 p. [In Russian].
- Kasyanov V.L., Kryuchkova G.A., Kulikova V.A., Medvedeva L.A. 1998. *Larvae of marine bivalves and echinoderms*. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, 288 p.
- Kaufman Z.S. 1977. *Sexual cycles and gametogenesis of invertebrates from the White Sea*. Nauka, Leningrad, 265 p. [In Russian].
- Kulikova V.A., Kolotukhina N.A. 1989. *Pelagic larvae of bivalve molluscs of the Sea of Japan. Methods, morphology, identification*. Institut Biologii morya DVO RAN, Vladivostok, 60 p. [In Russian].
- Loosanoff V.L., Davis H. 1963. Rearing of bivalve mollusks. In: Russell F.S. (ed.) *Advances in Marine Biology*, 1. Academic Press, London: 1–136.
- Maximovich N.V. 1980. *Peculiarities of ecology of some mass bivalves of the White Sea*. PhD thesis, Leningrad, 26 p. [In Russian].
- Maximovich N.V. 1985. Peculiarities of ecology and reproductive cycle of *Macoma balthica* L. in the Chupa inlet. *Sea fauna research*, 31(39): 230–243.
- Naumov A.D. 2006. *Clams of the white sea. Ecological and faunistic analysis*. ZIN RAS, St. Petersburg, 351 p.
- Neveeskaya L.A. 1963. The ontogenetic development of the hinge in some species of Black Sea bivalved mollusks. *International Geology Review*, 5: 1681–1700.
- Odhner N.H. 1914. Notes über die Faune der Adria bei Rovigo. *Beitrage zur Kenntnis der Marinen Mol-*

- luskenfauna von Rovigo in Istriern. *Zoologische Anzeiger*, 44(2): 156–170.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of Lamellibranch larvae. *Hull Bulletins of Marine Ecology*, 3(19): 73–104.
- Scarlato O.A. 1981. *Bivalves of temperate waters of the north-west Pacific Ocean*. Nauka, Leningrad, 480 p. [In Russian].
- Shanks A.L. 2001. *An identification guide to the larval marine invertebrates of the Pacific Northwest*. Oregon State University Press, USA, 314 p.
- Shaw W.N. 1965. Seasonal setting patterns of five species of bivalves in the Tred Avon River, Maryland. *Chesapeake Science*, 6(1): 33–37.
- Sullivan C.M. 1948. Bivalve larvae of Malpeque bay, P.E.I. *Fisheries Research Board of Canada*; 77: 1–36.

