

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 57.012.2;57.018.4;57.063.7;591.4;594.1

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА МАНТИЙНЫХ ОТПЕЧАТКОВ  
НА РАКОВИНЕ *Margaritifera dahurica*

© 2020 г. А. А. Зотин\*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: zotin@idbras.ru

Поступила в редакцию 28.09.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 07.02.2020 г.

Исследованы количественные параметры мантийных отпечатков у пресноводной жемчужницы *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 (Margaritiferidae, Bivalvia) для популяций рек бассейна р. Амур (Забайкальский край). Показано, что плотность мантийных отпечатков приблизительно одинакова у всех исследованных раковин, независимо от их возраста – в среднем 0.72 отпечатков/см<sup>2</sup>. Согласно двухфакторному дисперсионному анализу, мантийные отпечатки распределяются по поверхности раковины неравномерно. Их плотность наибольшая на каудальном и антериальном краях. Средний диаметр мантийных отпечатков для отдельной особи зависит от длины раковины. Эта зависимость может быть описана уравнением линейной регрессии с коэффициентом регрессии  $0.0012 \pm 0.0001$ . Обсуждаются вопросы о возможности использования измеренных параметров для идентификации видовой и/или родовой принадлежности моллюсков.

**Ключевые слова:** двустворчатые моллюски, ключевые признаки, мантийные отпечатки, *Margaritifera dahurica*

**DOI:** 10.31857/S032096522004021X

ВВЕДЕНИЕ

Характерный признак моллюсков сем. Margaritiferidae (отряд Unionida) и отряда Trigoniida – прикрепление мантии к раковине с помощью модифицированных мантийных эпителиальных клеток и связанных с ними соединительных волокон (Smith, 1983). Отпечатки мест прикрепления мантии имеют округлую или овальную форму и способны служить в качестве диагностических признаков при определении принадлежности пресноводных моллюсков к сем. Margaritiferidae (Araujo et al., 2009, 2016; Bogan, Roe, 2008; Bolotov et al., 2015, 2016; Graf, Cummings, 2006; Huff et al., 2004; Smith, 2001; Zotin, 2017). Кроме того, количество и размер мантийных отпечатков могут быть использованы при определении видов сем. Margaritiferidae. Применяемые обычно качественные признаки (многочисленные или малочисленные, хорошо или плохо выраженные отпечатки) приводят к субъективной оценке видовой принадлежности (Smith, 2001; Vikhrev et al., 2017; Zotin, 2017). Разработка количественных критериев, вероятно, даст возможность более объективно оценить видовые и родовые особенности параметров мантийных отпечатков.

Ранее было проведено количественное исследование мантийных отпечатков у *Margaritifera margaritifera* L., 1758 (Zotin, Ieshko, 2017).

Цель работы – провести количественный анализ мантийных отпечатков по их плотности, размеру и характеру распределения на поверхности раковины у другого вида семейства – *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Моллюски *M. dahurica* собраны и сфотографированы О.К. Клишко (Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН). Сбор проводили в период 2006–2018 гг. в русле и на берегах следующих водных объектов Забайкальского края: р. Ингода (левая составляющая р. Шилка) в районах пос. Кадала, г. Чита и притока р. Оленгуй (раковины 70 моллюсков); р. Онон (правая составляющая р. Шилка) в районах с. Мангут, с. Акша и устья (раковины девяти моллюсков); река Амазар, приток р. Амур (раковины четырех моллюсков); оз. Арей, бессточное (раковины девяти моллюсков).

На фото раковины накладывали сетку, состоящую из четырех столбцов в постерио-антериальном направлении и трех строк в дорзо-вентраль-

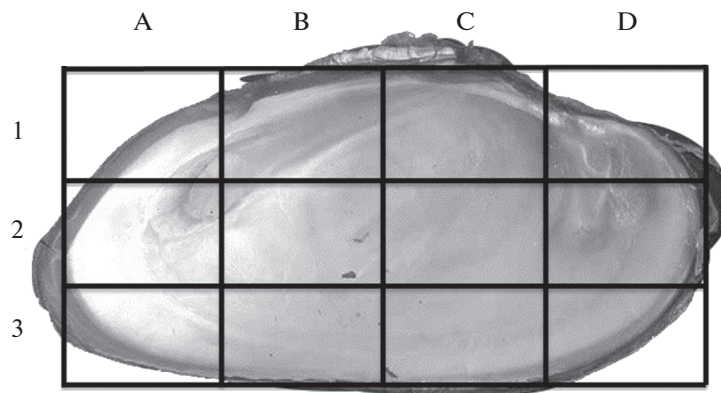


Рис. 1. Схема деления поверхности раковины на области. А–D – постерио-антериальное направление, 1–3 – дорзо-вентральное направление.

ном направлении (рис. 1). В каждой ячейке сетки подсчитывали число мантийных отпечатков  $n$ . Площадь  $S$ , занимаемую перламутровым слоем в ячейке, определяли с помощью программы Universal Desktop Ruler 3.8 (AVPSoft, Россия). Плотность мантийных отпечатков вычисляли по формулам  $n/S$  и  $\Sigma n/\Sigma S$  для каждой ячейки и для всей створки или двух створок одного моллюска соответственно. Для каждого мантийного отпечатка измеряли максимальный размер с помощью программы Universal Desktop Ruler 3.8 (AVPSoft, Россия).

Вычисляли средние величины и стандартные ошибки средних для плотности мантийных отпечатков и их размера. Нормальность статистических распределений оценивали по критерию Шапиро–

Уилка при числе дат от 3 до 50 и по критерию  $\chi^2$  при большем числе дат (Shapiro, Wilk, 1965).

Зависимость плотности мантийных отпечатков от области раковины определяли с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. В остальных случаях при сравнении средних величин использовали однофакторный дисперсионный анализ. Зависимости плотности мантийных отпечатков и их размеров от длины раковины моллюсков описывали с помощью линейного регрессионного анализа (Плохинский, 1970). Пригодность использования линейного уравнения оценивали с помощью критерия нелинейности (Зотин, 2000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мантийные отпечатки представляют собой округлые или овальные проемы в перламутровом слое раковины размером 160–700 мкм (рис. 2). Кроме того, на внутренней поверхности раковины может присутствовать блистер-жемчуг (рис. 2), т.е. жемчуг, формирование и рост которого происходит на одной из внутренних сторон раковины. Это приводит к тому, что в месте формирования блистер-жемчуга перламутровый слой не образуется. При выпадении жемчужин места их прикрепления можно спутать с мантийными отпечатками. Тем не менее, их легко отличить по диаметру, который составляет от 700 до 1900 мкм.

Отличие статистического распределения, составленного из значений средних плотностей мантийных отпечатков для левых или правых створок или для обеих створок, от нормального недостоверно. Следовательно, для сравнительного анализа можно использовать параметрические статистические критерии.

Проведенный анализ показал, что по данным однофакторного дисперсионного анализа достоверные различия плотности мантийных отпечатков

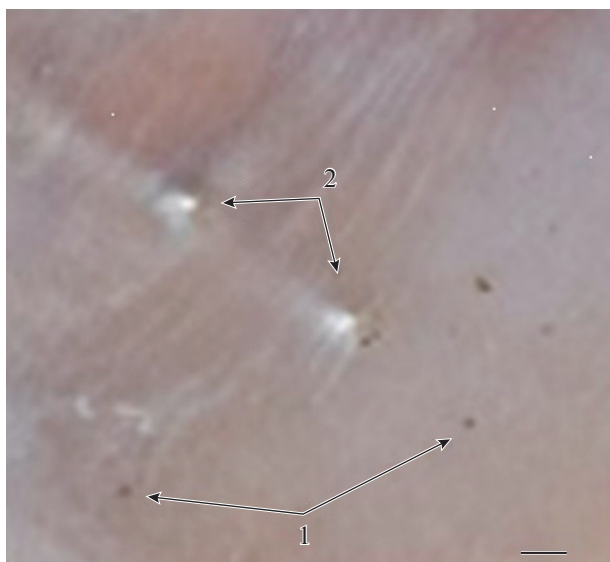
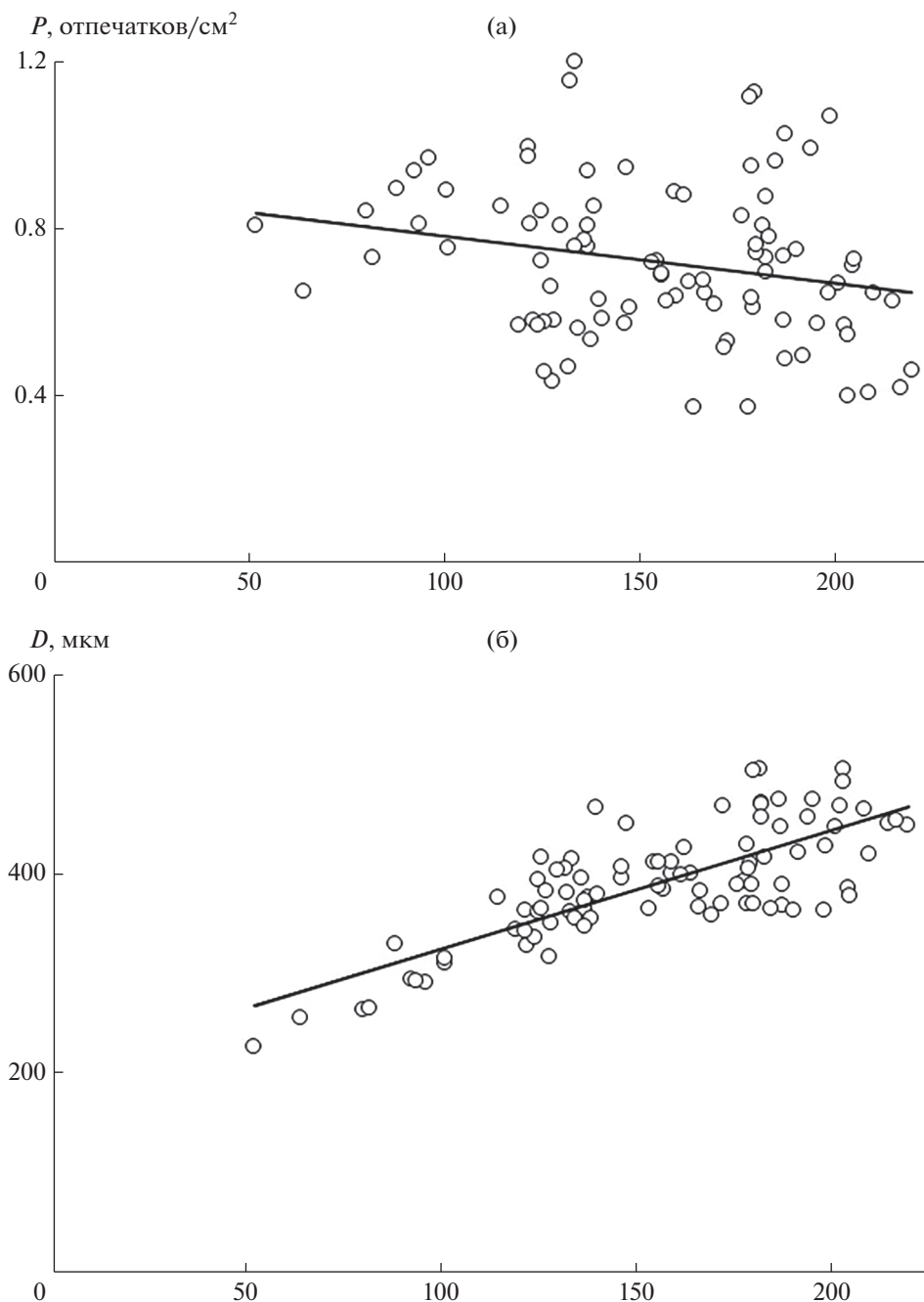


Рис. 2. Мантийные отпечатки (1) и блистер-жемчуг (2) на поверхности раковины *Margaritifera dahurica*. Масштаб 1 мм.



**Рис. 3.** Зависимости плотности мантийных отпечатков ( $P$ ) (а) и их размеров ( $D$ ) (б) от длины раковины ( $L$ ). Кружки – экспериментальные данные. Линии – уравнения линейной регрессии.

ков и их размеров не наблюдаются при сравнении: правой и левой створок, разных особей в каждой из исследованных популяций, моллюсков из разных популяций. Следовательно, данные, полученные для разных популяций *M. dahurica* можно объединить.

Согласно критерию нелинейности зависимость плотности мантийных отпечатков  $P$  и их среднего диаметра  $D$  от длины раковины  $L$  не отлича-

ется от линейной. Следовательно, для этих зависимостей возможно применение линейного регрессионного анализа (рис. 3).

Коэффициент регрессии для зависимости  $P(L)$  –  $1.15 \times 10^{-6} \pm 0.65 \times 10^{-6}$  отпечатков/см<sup>2</sup>. Его отличие от 0 недостоверно, т.е. можно считать, что плотность мантийных отпечатков не зависит от длины раковины, а, следовательно, и от возраста

**Таблица 1.** Средняя плотность мантийных отпечатков на 1 см<sup>2</sup> в разных областях раковины

Строки сетки	Столбцы сетки				Вся створка
	A	B	C	D	
Левая створка ( $n = 74$ )					
1	1.25 ± 0.17	0.96 ± 0.08	0.79 ± 0.07	1.16 ± 0.15	0.71 ± 0.03
2	0.68 ± 0.06	0.50 ± 0.05	0.60 ± 0.06	0.81 ± 0.06	
3	0.60 ± 0.08	0.57 ± 0.06	0.67 ± 0.05	0.86 ± 0.08	
Правая створка ( $n = 71$ )					
1	1.18 ± 0.14	0.98 ± 0.08	0.74 ± 0.08	1.33 ± 0.11	0.73 ± 0.02
2	0.69 ± 0.06	0.50 ± 0.05	0.54 ± 0.05	0.89 ± 0.07	
3	0.73 ± 0.07	0.65 ± 0.05	0.67 ± 0.05	0.76 ± 0.07	
Вся раковина ( $n = 92$ )					
1	1.12 ± 0.12	0.89 ± 0.07	0.69 ± 0.17	1.17 ± 0.09	0.72 ± 0.02
2	0.59 ± 0.05	0.49 ± 0.04	0.55 ± 0.05	0.74 ± 0.05	
3	0.58 ± 0.05	0.54 ± 0.04	0.60 ± 0.04	0.76 ± 0.06	

Примечание. Схема расположения ячеек сетки, используемой для расчетов, и их обозначения приведены на рис. 1.

моллюска. Она варьирует от 0.37 до 1.20 и в среднем равна  $0.72 \pm 0.02$  отпечатков/см<sup>2</sup> ( $n = 92$ ).

Анализ распределения мантийных отпечатков по поверхности раковины показывает, что их плотность для одних и тех же областей у разных раковин достоверно не различается независимо от того, сравниваются ли правые и левые створки одного моллюска, разные животные одной популяции или моллюски разных популяций. Средние значения плотностей мантийных отпечатков приведены в табл. 1.

Согласно двухфакторному дисперсионному анализу, мантийные отпечатки по поверхности раковины распределены неравномерно ( $p < 0.001$ ). Эта неравномерность в большой степени связана с повышенной плотностью мантийных отпечатков вдоль дорзального и антериального краев раковины (рис. 4).

Диаметр мантийных отпечатков  $D$  варьирует от 160 до 680 и в среднем равен  $393 \pm 1$  мкм ( $n = 7630$ ). Согласно критерию  $\chi^2$  распределение средних значений  $D$  достоверно отличается от нормального ( $p < 0.001$ ). По-видимому, это связано с тем, что средний для особи диаметр мантийных отпечатков зависит от длины раковины. Эта зависимость может быть описана уравнением линейной регрессии вида  $D = kL + c$  ( $D$ , мкм – средний диаметр мантийных отпечатков у отдельной особи;  $L$ , мкм – длина раковины). Различия коэффициентов уравнения у разных популяций *M. dahurica* недостоверны и для всех исследованных моллюсков равны  $k = 0.0012 \pm 0.0001$ ,  $c = 206 \pm 17$  мкм.

Коэффициент регрессии  $k$  достоверно отличается от 0 ( $p < 0.001$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные показывают, что, по крайней мере, для исследованных популяций *M. dahurica* плотность, распределение по поверхности раковины и размеры мантийных отпечатков не различаются для разных моллюсков как в пределах одной популяции, так и для разных популяций.

Сравнение полученных данных с результатами исследования *M. margaritifera* (Zotin, Ieshko, 2019) показывает, что по средней плотности мантийных отпечатков эти два вида не различаются:  $0.72 \pm 0.02$  отпечатков/см<sup>2</sup> ( $n = 92$ ) у *M. dahurica* и  $0.71 \pm 0.03$  отпечатков/см<sup>2</sup> ( $n = 43$ ) у *M. margaritifera*. Однако распределение мантийных отпечатков по поверхности раковины неодинаково. У *M. margaritifera* плотность мантийных отпечатков имеет тенденцию к увеличению в постериальном и вентральном направлениях, что соответствует данным Смита, полученным на разных видах Margaritiferidae (Smith, 2001). У *M. dahurica*, наоборот, повышенная плотность мантийных отпечатков наблюдается на антериальном и дорзальном краях раковины. Является ли такое различие диагностическим признаком, позволяющим различать виды, или оно связано с особенностями среды обитания моллюсков, остается неясным.

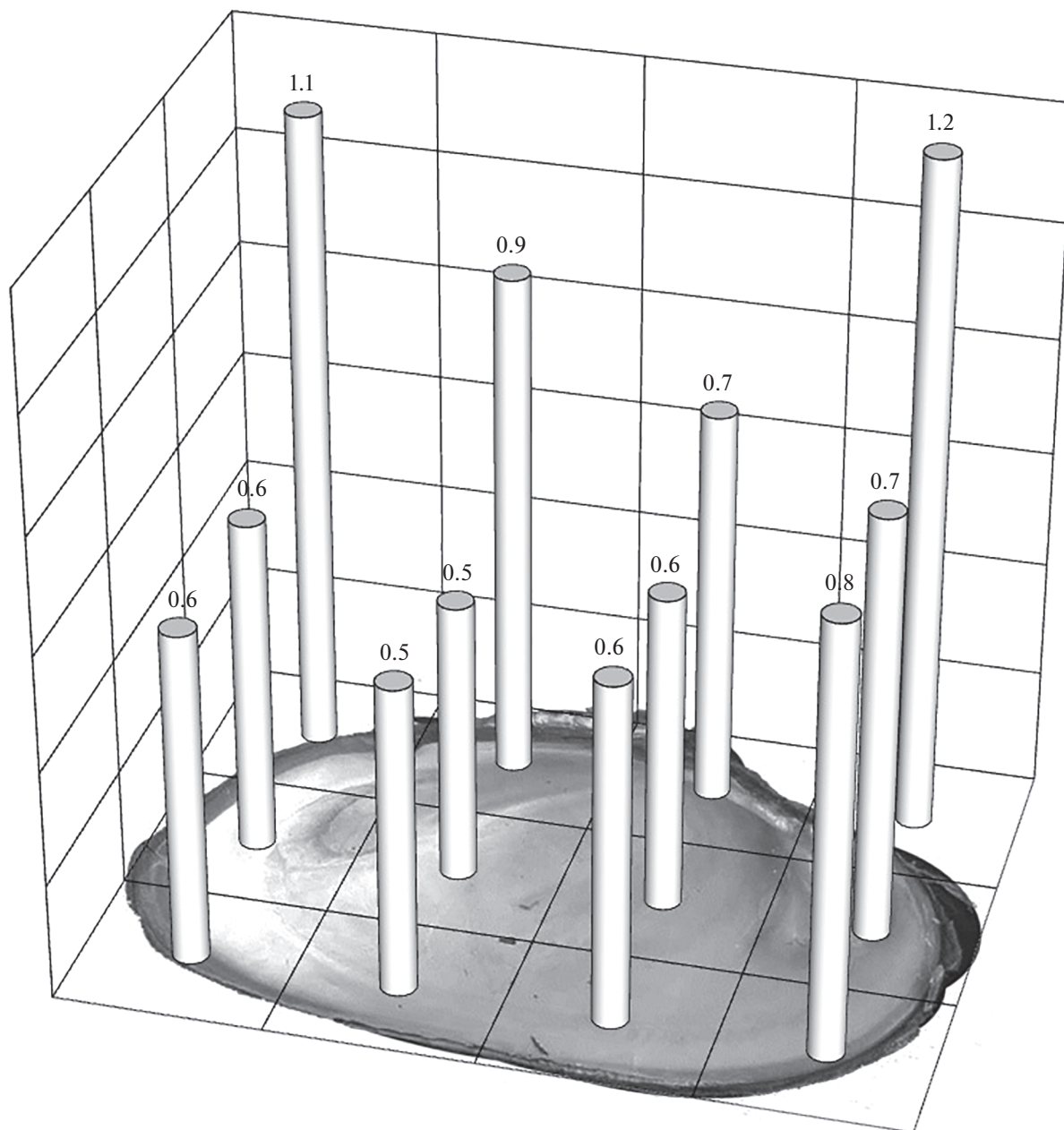


Рис. 4. Распределение плотностей мантийных отпечатков на створке *Margaritifera dahurica*. Цифры над столбцами – значения плотности в данной области (отпечатки/см<sup>2</sup>). Антериальный край раковины справа.

Показано (Bolotov et al., 2015), что плотность мантийных отпечатков не различается у трех видов дальневосточных жемчужниц *M. dahurica*, *M. laevis* Haas, 1910 и *M. middendorffi* Rosén, 1926. Кроме того, проведенные в настоящей работе измерения у американского вида *M. falcata* Gould, 1850 (по фото Порре, Порре, 2019), свидетельствуют, что по плотности мантийных отпечатков ( $0.87 \pm 0.12$  отпечатков/см<sup>2</sup>, пять створок) этот вид не отличается от прочих видов рода *Margaritifera*. Таким образом, плотность мантийных отпе-

чатков не служит ключевым признаком для определения видов рода, но не исключено, что по этому параметру можно отличить род *Margaritifera* от других родов семейства.

Еще один признак, который претендует на роль ключевого при определении видов, – размер мантийных отпечатков. По нашим данным и подсчетам, проведенным по фотографиям из работы Болотова и др. (Bolotov et al., 2015), диаметры мантийных отпечатков у *M. dahurica*, *M. laevis*, *M. middendorffi* и *M. margaritifera* приблизительно

одинаковы — в среднем ~400 мкм. Усложняет сравнение видов по этому признаку корреляция среднего диаметра мантийных отпечатков и длины раковины. Тем не менее, следует учитывать, что диаметр мантийных отпечатков у моллюсков рода *Margaritifera* никогда не бывает <160 мкм. В то же время этот параметр у *Gibosula laosensis* Lea, 1863 ~50 мкм. Следует отметить, что данные получены только для двух отпечатков на одной раковине по изображению, приведенному Смитом (Smith, 2001). Тем не менее, нельзя исключить, что диаметр мантийных отпечатков может служить диагностическим признаком при определении родов сем. Margaritiferidae.

**Выводы.** Плотность мантийных отпечатков у *M. dahurica* не зависит от длины раковины, она одинакова у разных популяций и в среднем равна  $0.72 \pm 0.02$  отпечатков/см<sup>2</sup>. В пределах створки плотность мантийных отпечатков распределена неравномерно. Ее значение наибольшее на каудальном и антериальном краях. Диаметр мантийных отпечатков достоверно ( $p < 0.001$ ) увеличивается с увеличением длины раковины. Зависимость между этими параметрами может быть описана уравнением линейной регрессии с коэффициентом регрессии  $k = 0.0012 \pm 0.0001$ . По плотности мантийных отпечатков *M. dahurica* не отличается от других видов рода *Margaritifera*. Не исключено, что плотность мантийных отпечатков может служить в качестве ключевого признака при определении родов сем. Margaritiferidae.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность О.К. Клишко (Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН) за предоставление фотографий моллюсков из ее коллекции.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН № 0108-2019-0003.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зотин А.А. 2000. Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 517.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. Москва: Изд-во Московского ун-та.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D. et al. 2009. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting moroccan rivers // J. Molluscan Stud. V. 75. P. 95. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyn043>

Araujo R., Schneider S., Roe K.J. et al. 2016. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data // Zoologica Scripta. V. 46. P. 289. <https://doi.org/10.1111/zsc.12217>

Bogan A.E., Roe K.J. 2008. Freshwater bivalve (Unioniformes) diversity, systematics, and evolution: status and future directions // Am. Benthol. Soc. V. 27. P. 349. <https://doi.org/10.1899/07-069.1>

Bolotov I.N., Bepalaya Yu.V., Vikhrev I.V. et al. 2015. Taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS ONE. V. 10. № 5. e0122408. pone.0122408 <https://doi.org/10.1371/journal>

Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V. et al. 2016. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 103. P. 104. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.020>

Graf D.L., Cummings K.S. 2006. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionoida): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution // Zool. J. Linn. Soc. V. 148. P. 343. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00259.x>

Huff S.W., Campbell D., Gustafson D.L. et al. 2004. Investigations into the phylogenetic relationships of the threatened freshwater pearl mussels (Bivalvia, Unionoidea, Margaritiferidae) based on molecular data: Implications for their taxonomy and biogeography // J. Molluscan Stud. V. 70. P. 379. <https://doi.org/10.1093/mollus/70.4.379>

Poppe G.T., Poppe P. 2019. Conchology. Shell Encyclopedia. <https://www.conchology.be/?t=66&family=Margaritiferidae>

Shapiro S.S., Wilk M.B. 1965. An analysis of variance test for normality // Biometrika. V. 52. № 3. P. 591.

Smith D.G. 1983. On the so-called mantle muscle scars on shells of the Margaritiferidae (Mollusca, Pelecypoda), with observations on mantle-shell attachment in the Unionoida and Trigonioidea // Zool. Scr. V. 12. P. 67.

Smith D.G. 2001. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida // Ser. Ecol. Stud. V. 145. P. 33.

Vikhrev I.V., Bolotov I.N., Altun A. et al. 2017. The revenant: rediscovery of *Margaritifera homsensis* from Orontes drainage with remarks on its taxonomic status and conservation (Bivalvia: Margaritiferidae) // Syst. Biodivers. <https://doi.org/10.1080/14772000.2017.1343876>

Zotina A.A. 2017. Definition of genera and species of the family Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida) // East Eur. Sci. J. V. 1. № 10(26). Part 1. P. 4.

Zotina A.A., Ieshko E.P. 2019. Quantification of mantle attachment scars on the *Margaritifera margaritifera* (Margaritiferidae, Bivalvia) shell // Arctic Environ. Res. V. 19. № 2. P. 81. <https://doi.org/10.3897/issn2541-8416.2019.19.1.81>

## Quantitative Evaluation of Mantle Attachment Scars on the Shell of *Margaritifera dahurica*

A. A. Zotin\*

*Koltsov Institute of Development Biology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*\*e-mail: zotin@idbras.ru*

A characteristic feature shared by all Margaritiferidae mussels consists in the presence of scars on the internal surface of their shells. These scars mark places of mantle attachment by specific epithelial cells. According to some authors, such parameters of mantle attachment scars as the density and degree of their manifestation can be used for the purposes of species identification. Quality indicators (numerous or few, pronounced or poorly visible scars) are typically used. However, the use of quantitative criteria is preferable. This work was aimed at developing quantitative indicators of mantle attachment scars in the freshwater pearl mussels *Margaritifera dahurica* for the populations of the rivers of the Amur basin (Transbaikal territory). It is shown that the density of mantle attachment scars is approximately the same for all the investigated shell samples regardless of their age. The average density of mantle attachment scars is 0.72 scars/cm<sup>2</sup>. According to a two-factor ANOVA test, the distribution of mantle attachment scars appears to be irregular across the shell surface. The highest value of the density of mantle attachment scars occurs on the caudal and anterior edges. The average diameter of mantle attachment scars for a particular individual depends on the length of the shell. This dependence can be described by the linear regression equation with a regression coefficient of  $0.0012 \pm 0.0001$ . Issues associated with the application of the investigated parameters for the purposes of mollusk species and/or genera identification are discussed.

*Keywords:* bivalves, key features, mantle attachment scars, *Margaritifera dahurica*