Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского Биология. Химия. Том 5 (71). 2019. № 1. С. 92–106.

УДК 639.4 (262.5)

ФОРМИРОВАНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ МИДИЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) НА КОЛЛЕКТОРАХ ФЕРМЫ В БУХТЕ ЛАСПИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Пиркова А. В., Ладыгина Л. В., Щуров С. В.

ФГБУН Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь, Республика Крым, Россия E-mail: maricultura@mail.ru

Мидия M. galloprovincialis - один из основных объектов промышленного выращивания в Азово-Черноморском бассейне. Современная технология выращивания мидий базируется на подращивании молоди, собранной в естественных условиях на коллекторах фермы в период массового оседания личинок. Получение посадочного материала требует надёжных сведений об условиях и особенностях размножения этих моллюсков. В течение 02.2010-03.2011 гг. изучали динамику масс-размерных характеристик, состояние зрелости гонад и половую структуру. Представлены микрофотографии гистологических препаратов гонад шести стадий репродуктивного цикла самок и самцов мидий и гонад гермафродитов. Сроки достижения мидиями половозрелости и товарного размера определяются начальными темпами роста, которые выше у мидий весенней генерации, что подтверждает преимущество сбора спата на коллекторах фермы в весенний сезон. Величина общего веса и массы мягких тканей мидий товарного размера (≤50 мм) была максимальна в преднерестовый период и в период массового нереста. Показано, что аллометрические соотношения размерных и весовых характеристик мидий зависят от размерного состава поселений мидий на коллекторах фермы и полового созревания. В периоды весеннего и осенне-зимнего массового нереста отмечено примерно равное соотношение самок и самцов. Доля гермафродитов в разные месяцы составила от 0 до 3.2%. Отмечено достоверное преобладание доли самцов после весеннего массового нереста, что объясняется частичным опаданием самок крупных размеров с коллекторов фермы. Обсуждается вопрос реализации пола у мидий. Формирование поселений мидий на коллекторах фермы в бухте Ласпи, интенсивность линейного роста моллюсков, сроки наступления половой зрелости и продолжительность массового нереста мидий зависят от сезонных изменений экологических факторов.

Ключевые слова: мидия *Mytilus galloprovincialis*, морская ферма, масс-размерные характеристики, репродуктивный цикл, половая структура, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Мидия *М. galloprovincialis* — один из основных объектов промышленного выращивания в Азово-Черноморском бассейне; широко используется в качестве лечебно- профилактического питания, как сырье для приготовления медицинских препаратов, а также в генетических и физиолого-биохимических исследованиях. Современная технология выращивания мидий базируется на подращивании молоди, собранной на коллекторах фермы в период массового оседания личинок. Динамика численности личинок в планктоне определяется процессами нереста мидий илового и скального биотопов, которые в различных районах протекают с некоторым сдвигом во времени в связи с распространением с юга на север и северо-запад

соответствующих нересту температур. Получение посадочного материала требует надежных сведений об условиях и особенностях размножения этих моллюсков. Характеристика репродуктивного цикла мидий в зависимости от экологических условий района необходимы также и в связи с сезонными изменениями их веса.

О размножении мидий Чёрного моря опубликовано значительное количество работ [1–10]. Известно, что массовый нерест повторяется два раза в год: весной и осенью. При благоприятных температурных условиях мидии могут нереститься в зимний период. Установлено, что гаметогенез у мидий *М. galloprovincialis* замедляется при температуре выше 20,5°C, а рост ооцитов прекращался при температуре ниже +3,5°C. В пределах температурной резистентности вида репродуктивная стратегия моллюсков зависит от количества пищи. Обилие пищи способствует развитию гамет, а при её недостатке наблюдается подавление гаметогенеза, хотя полной остановки её не происходит. Установлено, что экологические факторы, изменяющиеся на протяжении полового цикла, воспринимаются как сигналы к нересту только особями со зрелыми гонадами [11]. И только постоянное взаимодействие внутренних и внешних факторов регулирует репродуктивный цикл.

Цель работы: Установить зависимость линейного и весового роста, репродуктивного цикла и динамики формирования поселений мидий на коллекторах фермы от сезонных изменений температуры воды и биомассы кормового фитопланктона в бухте Ласпи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили в течение 02.2010-03.2011 гг. Материалом послужили моллюски, отобранные в виде друзы с коллекторов мидийной фермы, расположенной в бухте Ласпи (ЮБК: $44^{\circ}24'56"N$; $33^{\circ}42'19"E$), с глубины 3-х метров.

Пробы воды на определение видового состава и концентрации фитопланктона отбирали на глубине 3 м. Затем сгущали методом обратной фильтрации через ядерные мембраны с диаметром пор 1 мкм. Обработку проб проводили при помощи микроскопа «Биолам» методом прямого счёта в камере живой и сгущенной капли объёмом 1.0 мл и 0.01мл соответственно. Биомассу фитопланктона рассчитывали согласно [12].

Длину раковины моллюсков определяли при помощи штангенциркуля (с точностью до 0.01 мм); общий вес, массу раковины и мягких тканей – при помощи весов ВЛК-М 500 (до 0.01 г). После вскрытия моллюска и высушивания межстворчатой жидкости фильтровальной бумагой, массу мягких тканей рассчитывали как разницу между массой мягких тканей с раковиной и массой раковины. Всего обработано 503 экз. мидий.

Параметры степенных уравнений и коэффициенты детерминации R^2 определяли по программе «Диаграмма» (Windows-2003); средние значения и доверительные интервалы – по программе «Excel». Зависимость общего веса, массы раковин и массы мягких тканей от длины раковины мидий представлены степенными уравнениями:

$$W = a \cdot L^b, \tag{1}$$

где a — коэффициент пропорциональности; b — показатель степени; L — длина раковины; мм; $W_{\text{общ}}$ — общий сырой вес до вскрытия моллюска, г; $W_{\text{рак}}$; $W_{\text{м. тк}}$ — соответственно масса раковины и мягких тканей, г.

Половую принадлежность и стадии репродуктивного цикла мидий определяли на мазке гонад при помощи микроскопа «Bresser» (x200), основываясь на анализе гистологических препаратов гонад. Гистологические препараты гонад готовили согласно ранее описанной методике; препараты окрашивали гематоксилином по Делафильду [7]. Фотографии стадий репродуктивного цикла были обработаны в Adobe Photoshop (версия 3), используя контраст, оптимизацию цвета и фильтр.

В соответствии с литературными [11] и собственными данными [7] мы выделяли шесть стадий репродуктивного цикла, которые перекрываются и постепенно переходят в последующую стадию (рис.1; рис. 2).

<u>1 стадия</u> — относительного покоя. Гонады тонкие, прозрачные. По краям ацинусов видны недифференцированные половые клетки и ооциты 1 стадии. Соединительная ткань максимально развита. На мазке гонад у самок — небольшое количество ооцитов периода малого роста, у самцов — сперматогонии (рис. 1A; рис. 2A).

<u>2 стадия</u> – начало гаметогенеза. Гонады слабо заполнены ооцитами 1 и 2 стадий, тесно примыкающими к базальной мембране ацинуса. У самцов сперматогенный слой состоит из сперматогоний и сперматоцитов. На мазке гонад у самок видны ооциты периода малого роста, у самцов – сперматоциты (рис. 1В; рис. 2В).

<u>3 стадия</u> – активного гаметогенеза. Гонады средней наполненности. Цвет типичный для половозрелых гонад. В ацинусах – ооциты 3 стадии грушевидной формы, соединённые тонким мостиком с базальной мембраной ацинуса. В гонадах самцов сперматогенный слой занимает значительный объём ацинусов. На мазке гонад у самок видны ооциты периода большого роста вытянутой формы. В гонаде самцов – сперматоциты и малоподвижные спермии (рис. 1С; рис. 2С).

4 стадия — преднерестовая. Гонады достигают максимального размера, плотные, полностью заполнены половыми продуктами. Окраска гонад у самок белая, оранжевая, розовая; у самцов - белая, желтая, оранжевая. В ацинусах гонад самок в основном ооциты с ядрами 4 стадии, проходящие профазу мейоза, и меньшее количество ооцитов 4 стадии без ядер, проходящие метафазу I мейотического деления. В гонадах самцов сперматозоиды занимают почти весь просвет ацинусов. В сперматогенном слое — сперматоциты. На мазке гонад — подвижные сперматозоиды (рис. 1D; рис. 2D).

<u>5 стадия</u> – нерестовая. Гонады в состоянии нереста с разной степенью освобождения от половых продуктов. Ацинусы самок заполнены в основном ооцитами 4 стадии без ядер. Ооциты 1 и 2 стадий встречаются единично. В ацинусах гонад самцов – сперматозоиды; сперматогенный слой отсутствует. На мазке гонад самок видны круглые яйцеклетки без ядер, у самцов – множество подвижных сперматозоидов (рис. 1E; рис. 2E).

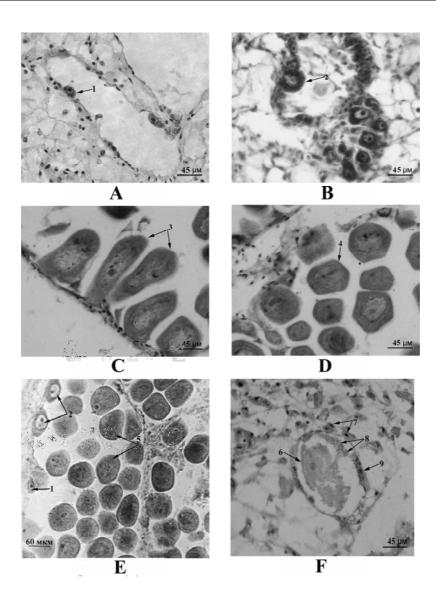


Рис 1. Стадии зрелости гонад самки *Mytilus galloprovincialis*: A-1-я стадия относительного покоя; B-2-я стадия начала гаметогенеза; C-3-я стадия активного гаметогенеза; D-4-я преднерестовая стадия; E-5-я нерестовая стадия; F-6-я стадия посленерестовой перестройки. Обозначения: 1-ооциты 1 стадии; 2- ооциты 2 стадии; 3- ооциты 3 стадии; 4- ооциты 4 стадии с ядрами; 5- ооциты 4 стадии без ядер; 6- резорбция ооцита; 7- питательные клетки; 8- амебоциты; 9- оогонии.

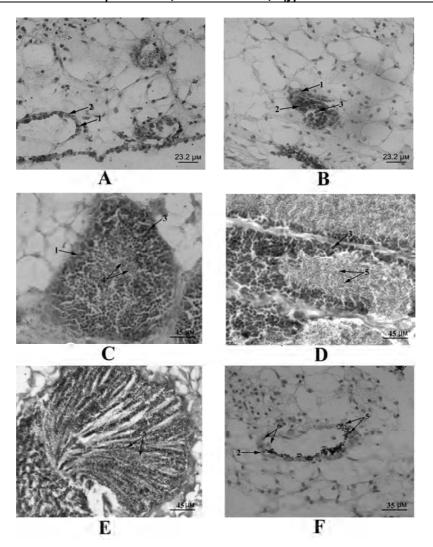


Рис. 2. Стадии зрелости гонад самцов *Mytilus galloprovincialis*: A-1-я стадия относительного покоя; B-2-я стадия начала гаметогенеза; C-3-я стадия активного гаметогенеза; D-4-я преднерестовая стадия; E-5-я нерестовая стадия; F-6-я стадия посленерестовой перестройки. Обозначения: 1- сперматогенный слой; 2- сперматогонии; 3- сперматоциты; 4- спермии; 5- сперматозоиды; 6- амебоциты.

<u>6 стадия</u> – посленерестовой перестройки. Гонады тонкие с островками ацинусов с оставшимися после нереста половыми клетками, где происходит их резорбция. У стенок ацинусов видны оогонии или сперматогонии. В тканях гонады много питательных клеток и амебоцитов. На мазке гонад самок – единичные яйцеклетки и амебоциты; у самцов – единичные подвижные сперматозоиды и амебоциты (рис. 1F; рис. 2F).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование поселения мидий на коллекторах фермы происходило в течение 2.5 лет и представлено тремя генерациями в начале периода исследования и пятью генерациями – в конце (табл.1).

Возраст мидий длиной раковины 16-25 мм, 26-40 мм, 41-55 мм, 56-65 мм и более 66 мм соответствовал возрасту 8 месяцам, более 1 года, 1.5 года и 2.0 лет и 2.5 года. Спат мидий отмечали после осеннего или весеннего периодов массового нереста в феврале, мае-июле 2010 г. и январе-феврале 2011 г. В апреле 2010 г., через 1.5 года выращивания, мидии товарного размера (≤ 50 мм) составили 60% выборки, а в ноябре – более 80%.

Таблица 1. Размерная структура коллекторных мидий (б. Ласпи, глубина 2 м), в %

Дата		Выборка,				
отбора	16-25	26-40	41-55	56-65	≤66	экз.
проб						
19.02.2010	11.6	66.7	21.7	0	0	60
25.03	0	80.0	18.7	1.3	0	75
29.04	0	40.7	55.9	3.4	0	59
13.05	3.6	32.1	58.9	5.4	0	56
08.07	5,7	34.7	53.8	5.8	0	52
13.09	0	15.1	79.2	5.7	0	53
28.10	1.9	25.0	59.6	13.5	0	52
17.11	0	17.4	59.6	19.2	3.8	52
14.12	0	31.4	52.9	13.7	2.0	51
20.01.2011	12.6	21.2	46.5	19.7	0	71
28.02	24.2	16.2	32.2	14.5	12.9	62
18.03	1.7	22.4	34.5	29.3	12.0	58

Сроки достижения моллюсками товарного размера зависят от экологических условий и сезона оседания. Так, мидии, осевшие мае-июне 2009 г, достигли товарного размера (\leq 50 мм) в ноябре 2010 г., т.е. за 17 месяцев выращивания. Относительно высокая температура воды и высокая биомасса фитопланктона в поздне-весенний сезон ($10-15^{\circ}$ C; $250-300~\text{мг}\cdot\text{m}^{-3}$) и летне-осенний период ($20-15^{\circ}$ C; $400-200~\text{мг}\cdot\text{m}^{-3}$) способствовали более интенсивному росту моллюсков, осевших весной и в начале лета. Мидии осенней генерации 2009 г. достигли товарного размера за 20-22~месяца, что связано с замедлением линейного роста при низкой температуре воды и низких значениях биомассы фитопланктона ($8-10^{\circ}$ C; $50-125~\text{мг}\cdot\text{m}^{-3}$). Аналогичные данные были получены при исследовании роста мидий на коллекторах фермы в бухте Батилиман [9].

Продолжительность выращивания мидий до товарного размера у западных берегов Крыма составила 18–20 месяцев [4]. В Судакской бухте культивируемые мидии достигали длины 50 мм за 12–14 месяцев [3]. Сходные данные получены для моллюсков у Болгарского побережья, где до 50 мм мидии вырастали за 14 месяцев

[2]. Наиболее продолжительные сроки, необходимые для достижения мидиями товарного размера – в Керченском проливе и северо-западной части Чёрного моря, где за два года выращивания мидии вырастали до 40 мм [4].

Известно, что соотношение между длиной раковины и массой мягких тканей моллюсков зависит от факторов среды, репродуктивного состояния, количества и качества корма и изменяется по сезонам [13; 8]. Средние значения общего веса максимальны в весенний и осенний сезоны и зависят от длины раковины мидий. Для целей марикультуры особый интерес представляет оценка динамики массы выращиваемых мидий, как функции репродуктивной активности с учетом их линейного роста для каждого района расположения марихозяйства, так как генеративная продукция определяет качество моллюсков.

Величина массы мягких тканей мидий изменялась в течение года в широких пределах. В таблице 2 представлены параметры соотношения общего веса и длины раковины; в таблице 3 — зависимость массы мягких тканей от длины раковины коллекторных мидий за период исследования. Аллометрические соотношения размерных и весовых характеристик мидий зависят от размерного состава поселений мидий на коллекторах фермы и полового созревания. Высокие коэффициенты детерминации свидетельствуют о тесной связи весовых и линейных характеристик. Наличие минимальных размерных классов в выборках моллюсков за февраль и июнь 2010 г, а также январь-февраль 2011 г. свидетельствуют о пополнения поселения новыми генерациями мидий. Максимальные размеры и средние значения длины моллюсков за апрель-май и июль 2010 г. достоверно не отличались, что, вероятно, связано с торможением темпа роста в период массового нереста и частичным опаданием с коллекторов мидий крупных размеров после окончания нереста.

 Таблица 2.

 Параметры зависимости общего веса мидий от длины раковины

Дата	Min-max	Средняя	Средний			
отбора	размеры	длина,	общий вес,	а	b	\mathbb{R}^2
проб	мидий, L , мм	L, mm	W , Γ			
19.02.2010	18.0 - 48.5	33.1 ± 0.04	2.94 ± 0.41	0.0002	2.6573	0.9114
25.03	25.5 - 59.9	35.4 ± 1.45	2.96 ± 0.37	0.0001	2.7524	0.8930
29.04	25.2 - 60.1	41.5 ± 2.03	5.35 ± 0.67	0.0002	2.7561	0.9151
13.05	23.3 – 61.6	42.4 ± 2.01	5.66 ± 0.77	0.0002	2.7699	0.9348
08.07	19.2 - 60.1	42.0 ± 2.52	5.99 ± 0.88	0.0003	2.5922	0.9549
13.09	29.3 - 62.7	47.8 ± 1.69	9.02 ± 0.93	0.0002	2.7856	0.8803
28.10	24.4 - 60.3	45.4 ± 2.71	8.13 ± 1.15	0.0002	2.6980	0.9664
17.11	23.0 - 65.5	48.1 ± 2.79	9.87 ± 1.42	0.0001	2.8734	0.9826
14.12	28.9 - 67.3	45.6 ± 2.52	7.80 ± 1.25	0.0003	2.6298	0.9052
20.01.2011	18.0 - 64.5	44.4 ± 2.94	9.08 ± 1.34	0.0001	2.9620	0.9911
28.02	18.9 – 81.9	49.1 ± 5.46	13.03 ± 2.96	0.0001	2.8620	0.9884
18.03	23.9 - 76.0	50.6 ± 3.15	9.28 ± 1.50	0.0002	2.7397	0.9668

Примечание: R^2 – коэффициент детерминации.

Величины общего веса и массы мягких тканей мидий товарного размера (≤50 мм) были максимальны в апреле-мае и сентябре 2010 г., а также январе и марте 2011 г., что связано с увеличением массы гонад в преднерестовый период и в период массового нереста (см. табл. 3). Потери массы моллюсков в период нереста связаны с выметом половых продуктов и энергетическими тратами на процесс размножения. Эти величины можно выразить разностью между массой мягких тканей одноразмерных мидий до массового нереста и после его окончания. Принимается во внимание, что линейный рост мидий в период нереста замедляется. Для мидий товарного размера эти величины составили в среднем 25% от их массы до нереста за весенний нерестовый период и 40% − за осенний, что связано с продолжительным осенне-зимним нерестом 2010−2011 гг.

Неоднородность размерно-возрастной структуры поселений являются главными причинами асинхронности и растянутости гаметогенеза, которые в свою очередь обусловливают асинхронность нереста.

Таблица 3. Параметры зависимости массы мягких тканей мидий от длины раковины

Дата	Min-max	Средняя	Средняя			
отбора	размеры	длина,	масса мягких	а	b	\mathbb{R}^2
проб	мидий,	L, mm	тканей, W , г			
	L, mm					
19.02.2010	18.0 - 48.5	33.1 ± 0.04	0.95 ± 0.12	0.00005	2.7510	0.8801
25.03	25.5 – 59.9	35.4 ± 1.45	1.13 ± 0.13	0.0001	2.5838	0.8876
29.04	25.2 - 60.1	41.5 ± 2.03	1.97 ± 0.22	0.0003	2.3296	0.9471
13.05	23.3 – 61.6	42.4 ± 2.01	2.26 ± 0.29	0.00005	2.8191	0.9268
08.07	19.2 - 60.1	42.0 ± 2.52	1.78 ± 0.28	0.00002	2.9838	0.9477
13.09	29.3 - 62.7	47.8 ± 1.69	2.61 ± 0.24	0.00006	2.7345	0.9125
28.10	24.4 - 60.3	45.4 ± 2.71	2.16 ± 0.30	0.00006	2.7387	0.9401
17.11	23.0 - 65.5	48.1 ± 2.79	2.97 ± 0.42	0.00003	2.9091	0.9495
14.12	28.9 - 67.3	45.6 ± 2.52	1.67 ± 0.26	0.00002	2.8910	0.8747
20.01.2011	18.0 - 64.5	44.4 ± 2.94	2.18 ± 0.31	0.00002	2.9843	0.9691
28.02	18.9 – 81.9	49.1 ± 5.46	3.07 ± 0.66	0.00003	2.8651	0.9893
18.03	23.9 - 76.0	50.6 ± 3.15	3.35 ± 0.52	0.00003	2.9427	0.9694

По доминирующим процессам можно выделить период зимнего (декабрьянварь) и летне-осеннего (июль-сентябрь) гаметогенеза (табл. 4).

Оставаясь в целом невысокой в течение года, доля мидий, проходящих стадии относительного покоя и начала гаметогенеза, увеличивалась после окончания массового нереста (май 2010 г.). Максимальное количество мидий, проходящих стадию активного гаметогенеза, было отмечено в апреле-июле и сентябре-декабре 2010 г. В течение мая-июля количество особей на этой стадии практически оставалось на одном уровне, т.е. имеет место замедление процессов гаметогенеза,

которое обусловлено высокой температурой воды ($21-25^{\circ}$ C) (рис. 3A). Биомасса фитопланктона в этот период составила около $200 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (рис. 3B).

Таблица 4. Динамика созревания гонад и половая структура мидий (в %)

Дата	Стадии зрелости гонад					Соотношение	Выборка,	
отбора						полов	экз.	
проб	1	2	3	4	5	6	₽:♂: ¢ ´	
19.02.2010	1.7	0	21.7	6.7	48.3	21.7	48.3 : 50.0 :1.7	60
25.03	2.7	2.7	13.3	8.0	64.0	9.3	44.0 : 54.7 :1.3	75
29.04	0	15.3	54.2	23.7	3.4	3.4	50.8:49.2:0	59
13.05	7.1	32.1	51.8	7.1	1.8	0	44.6 : 55.4 : 0	56
08.07	26.9	21.2	50.0	0	0	1.9	25.0 : 75.0 : 0	52
13.09	3.8	43.4	47.2	5.7	0	0	34.0 : 66.0 : 0	53
28.10	0	3.8	38.5	17.3	28.8	11.5	38.5 : 61.5 : 0	52
17.11	3.8	7.7	38,5	26.9	9.6	13.5	32.7 : 67.3 : 0	52
14.12	5.9	3.9	41.2	7.8	21.7	19.6	31.3:66.7:2.0	51
20.01.2011	30.0	0	26,2	30.8	23.1	16.9	46.5 : 50.7 : 2.8	71
28.02	0	4.3	27.7	19.1	21.0	16.1	53.2:43.5:3.2	62
18.03	0	1.7	1.7	8.6	77.8	10.3	44.4 : 55.6 : 0	58

Примечание: 1–3 стадии – гаметогенеза; 4 стадия – преднерестовая; 5 стадия – нерестовая; 6 стадия – посленерестовой перестройки; ♀ – самка; ♂— самец; ♀ – гермафродит.

Продолжительное воздействие высокой температуры, при которой скорость фильтрации снижена, как и недостаток пищи, замедляет процессы гаметогенеза мидий [9]. Весенний массовый нерест отмечали в течение февраля-марта с пиком в конце марта – более 70 % нерестящихся мидий (суммарная доля мидий на 5 и 6 стадиях) (см. рис. 3). В этот период биомасса фитопланктона составила более 200 мг·м⁻³. Доминировали по численности кокколитофорида *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W. Hay & H.P. Mohler, 1967 и скелетонема Skeletonema costatum (Greville) Cleve, 1873 – основные кормовые объекты мидий. Во второй половине лета и в сентябре при стабильно высокой температуре воды (выше 25°C) мидии не нерестились. При оптимальной для нереста температуре воды (около 8°C) и низкой биомассе фитопланктона (около 100 мг·м-3) наблюдался слабо выраженный осеннезимний нерест (около 40 % нерестящихся особей). Он продолжался в течение октября-декабря 2010 г. и января-марта 2011 г. с пиком в марте 2011 г при биомассы кормового фитопланктона (более представленного видами: S. costatum, Prorocentrum cordatum (Ostenfeld) J.D.Dodge, 1975, P. micans Ehrenberg, 1834, Gymnodinium wulffii J. Schiller, 1933, Gyrodinium pingue (Schütt) Kofoid & Swezy, 1921, E. huxleyi, Scrippsiella trochoidae(Stein) Loeblich III, 1976.

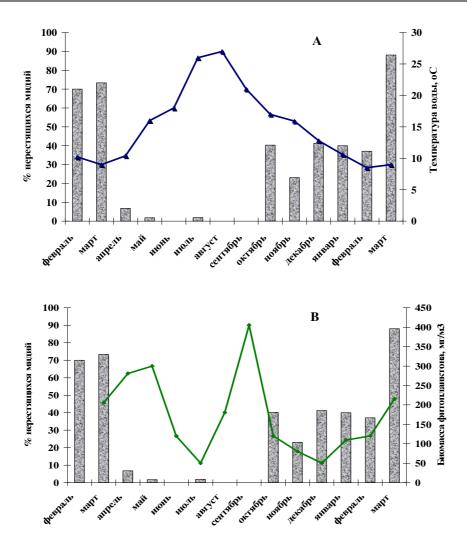


Рис.3. Динамика нереста коллекторных мидий в зависимости от: A – температуры воды; B – биомассы фитопланктона. Примечание: A, B столбцы – % нерестящихся мидий; A линия – температура воды, $^{\circ}$ C; B линия – биомасса фитопланктона, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Посленерестовая перестройка протекала одновременно с массовым нерестом и по его окончании параллельно с гаметогенезом. Половая структура коллекторных мидий различалась в разные периоды исследования (см. табл. 4). В период весеннего массового нереста в феврале-мае 2010 г. отмечено примерно равное соотношение полов. В пробах за июль-декабрь 2010 г. – достоверное преобладание доли самцов. Причиной, вероятно, было частичное опадание после нереста самок крупных размеров, что подтверждается как сравнением максимальных размеров

моллюсков за апрель и июль 2010 г., которые достоверно не отличались (см. табл. 1), так и сравнением соотношения самок и самцов мидий товарного размера (≤50 мм). По данным за 29 апреля доля самок составила 70,8 %, а в пробе за июль − 17,4%. Выравнивание доли самок и самцов в поселении мидий на коллекторах произошло только в январе 2011 г., в период реализации пола у моллюсков, осевших весной 2010 г. Следовательно, уместно предположить наличие внутрипопуляционной регуляции реализации пола.

Синхронные гермафродиты были обнаружены в пробах в весенний и осеннезимний периоды массового нереста мидий. Их доля составила от 1.3% – в марте 2010 г. до 3.2 % – в феврале 2011 г. (см. табл. 4). В гонадах гермафродитов ацинусы со сперматозоидами и ацинусы с ооцитами соприкасаются между собой (рис. 4A, В). Причём, ацинусы с мужскими половыми клетками располагаются как мозаично среди ацинусов с женскими половыми клетками (рис. 4C), так и отдельно – группами (рис. 4B, D).

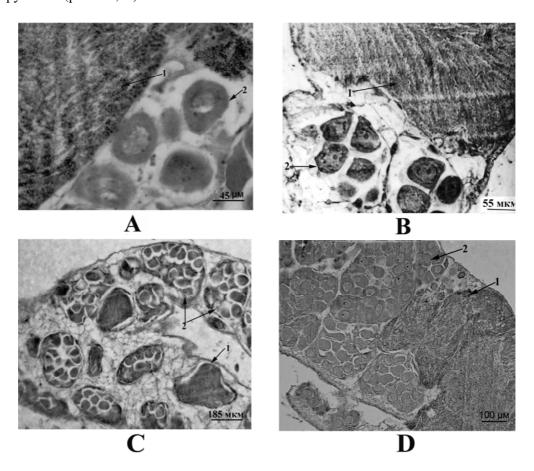


Рис. 4. Гонады гермафродитов *Mytilus galloprovincialis*: 4-я преднерестовая стадия. Обозначения: 1 – ацинусы со сперматозоидами; 2 – ацинусы с ооцитами.

В других районах Чёрного моря встречаемость двуполых мидий в природных поселениях составила от 0.1 до 2% [1, 5, 6, 10].

Известно, что у трёх видов *М. edulis, М. galloprovincialis и М. trossulus* есть две довольно необычные особенности. Во-первых, у них есть система передачи митохондриальной ДНК (мтДНК), унаследованной от обоих родителей, т. е. они содержат два различных типа мтДНК, один из которых передается по материнской линии, а другой - передается по отцовской линии [14], в отличие от наследования материнской мтДНК, которое является правилом среди животных. Во-вторых, соотношение полов у потомства от парных скрещиваний может сильно отличаться от 1:1 [14].

Исследования показали, что у большинства парных скрещиваний существует большое смещение отношения полов в пользу самцов или самок. Степень смещения является характерным свойством самки-производителя, так как скрещивание одной и той же самки с разными самцами приводит к одинаковому соотношению полов, но скрещивание одного и того же самца с разными самками приводит к разным соотношениям полов. Кроме того, эти данные свидетельствуют о том, что этот контроль осуществляется ядерным, а не митохондриальным материнским генотипом [15]. Анализируя результаты разных типов скрещивания Mytilus spp., предложена модель определения пола, согласно которой пол определяется тремя различными локусами, включая ядерные и митохондриальные. Причём обнаружено как отцовское, так и материнское воздействие на соотношение полов у потомства [16]. Это утверждение предполагает наличие трех типов самок в популяции мидий: генотипа zz, производящего яйцеклетки, в которых митохондрии спермы не сохраняются, эти особи будут развиваться как самки. Генотипа ZZ, которые производят яйцеклетки, в которых митохондрии спермы сохраняются, и они будут развиваться как самцы. И генотипа Zz, который будет производить особей обеих полов в равном соотношении [15].

Основываясь на этих данных по наследованию пола у мидий, можно предположить, что соотношение полов в одновозрастных поселениях коллекторных мидий может зависеть от синхронности нереста производителей. Синхронность нереста, в свою очередь, определяется температурой воды, при которой происходит половое созревание [9].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование поселений мидий на коллекторах фермы в бухте Ласпи, интенсивность линейного роста моллюсков, сроки наступления продолжительность массового нереста мидий зависят от сезонных изменений экологических факторов: температуры воды и биомассы фитопланктона. Замедление роста отмечено у мидий возраста более 2 лет, что указывает на нецелесообразность выращивания дольше указанного срока. Аллометрические соотношения размерных и весовых характеристик моллюсков зависят от размерного состава поселений мидий на коллекторах фермы и полового созревания. Сроки достижения моллюсками половозрелости и товарного размера определяются начальными темпами роста, которые выше у мидий весенней генерации, что

подтверждает преимущество сбора спата в весенний сезон. В период весеннего и осенне-зимнего массового нереста отмечено примерно равное соотношение полов. Доля гермафродитов составила в разные месяцы от 0 до 3.2 %. После весеннего массового нереста отмечено достоверное преобладание доли самцов, что объясняется частичным опаданием с коллекторов фермы самок крупных размеров. Выравнивание доли самок и самцов в поселениях коллекторных мидий произошло после реализации пола у моллюсков весенней генерации, что уместно предположить наличие внутрипопуляционной регуляции реализации пола.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (гос.рег. № AAAA-A18-118021350003-6).

Список литературы

- 1. Киселёва Г. А. Размножение и развитие скальной и иловой мидий в Чёрном море / Киселёва Г. А. // Биология моря. 1972. Вып. 26. С. 88–98.
- 2. Консулова Ц. Темп на нарастване на культивирани миди (*Mytilus galloprovincialis* L.) в условиях на българското черноморско крайбрежие / Консулова Ц. // Рибно стопанство. 1979. Т. 26, № 6. С. 12–14.
- 3. Заграничный С. В. Динамика размножения, оседания и рост мидий в Судакском заливе у юговосточного берега Крыма / Заграничный С. В., Куликова В. И., Переладов М. В. // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по научно-техн. пробл. марикульт. (Владивосток, сент., 1983). Владивосток, 1983. С. 159–160.
- 4. Иванов А. И. Оседание и рост мидий на коллекторах у западных берегов Крыма / Иванов А. И., Решетникова В. И., Крук Л. Г. // Эколого-физиологические аспекты аквакультуры на Чёрном море. М., 1981. С. 100–105.
- 5. Монин В. Л. Половая структура и величина индивидуальной плодовитости черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) и устрицы (*Ostrea edulis*) / Монин В. Л., Золотницкий А. П. // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по пром. беспозв. (Севастополь, апр., 1986.). М., 1986. Ч. 2. С. 261–262.
- 6. Консулова Ц. Размножаване и развитие на культивирани миди (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в Черно море пред българския бряг / Консулова Ц. // Хидробиология. 1988. № 33. С. 75–86.
- 7. Пиркова А. В. Размножение мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. и элементы биотехнологии её культивирования.: дис. канд. биол. наук: 03.00.18. / Пиркова А. В. Севастополь, 1994. 198 с.
- 8. Финенко Г. А. Экологическая энергетика черноморской мидии / Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. // Биоэнергетика гидробионтов К.: Наук. думка. 1990. С. 32–72.
- 9. Холодов В. И. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. 2-е издание, дополненное. / Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Воронеж: ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 2017. 508 с.
- 10. Bancu A. S. Intersexuality in *Mytilus galloprovincialis* Lam. / Bancu A. S. // Cercetari marine recherches. 1972. N 3. P. 123–128.
- 11. Касьянов В.Л. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. / Касьянов В. Л., Медведева Л. А., Яковлев С. Н. М.: Наука, 1980. 204 с.
- 12. Сеничкина Л.Г. Объемные характеристики овальных и конических форм клеток планктонных водорослей / Сеничкина Л. Г. // Гидробиол. журн. 1995. Т.31, № 2. С. 103–106.
- Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. / Заика В. Е. К.: Наук. думка, 1985. 192 с.
- 14. Zouros E. The exceptional mitochondrial DNA system of the mussel family Mytilidae / Zouros E. // Genes Genet. Syst. 2000. N 75. P. 313–318.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ МИДИЙ MYTILUS ...

- 15. Kenchington E., MacDonald B., Cao L., Tsagkarakis D., Zouros E. Genetics of Mother-Dependent Sex Ratio in Blue Mussels (*Mytilus* spp.) and Implications for Doubly Uniparental Inheritance of Mitochondrial DNA // Genetics. 2002. Vol. 161, N 4. P. 1579–1588.
- 16. Yusa Y. Population Genetics of Sex Determination in *Mytilus* Mussels: Reanalyses and a Model / Yusa Y., Breton S., Hoeh W. R. // Journal of Heredity. 2013. Vol. 104, is. 3. P. 380–385.

FORMATION OF SETTLEMENTS OF MUSSEL MYTILUS GALLOPROVINCIALIS (LAMARCK, 1819) ON COLLECTORS OF THE LASPI BAY FARM DEPENDING ON ENVIRONMENTAL FACTORS

Pirkova A. V., Ladygina L. V., Shchurov S. V.

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Crimea, Russia

E-mail: maricultura@mail.ru

Mussel M. galloprovincialis is one of the main objects of industrial cultivation in the Azov-Black Sea basin. The modern technology of mussel cultivation is based on growing of young mollusks collected in natural conditions on farm collectors in the period of mass settling of their larvae. The dynamics of the larvae abundance in plankton is determined by spawning of mussels of silt and rock biotopes. Obtaining the brood stock requires reliable information about the conditions and features of reproduction of these mollusks. Characteristics of the reproductive cycle of mussels depending on the environmental conditions of the habitat area are also important due to the seasonal changes in mussels' weight. The mollusks collected in the form of druses from collectors of the mussel farm located in Laspi Bay (southern coast of Crimea) at a depth of 3 m were used as the research material. Over the period from February 2010 to March 2011, the variations in the mass-size characteristics, gonadal maturity, and gender distribution were studied. The gender and reproductive cycle stages of mussels were determined by microscopic examination of gonadal smears, basing on the analysis of histological preparations of gonads. Micrographs of histological preparations of gonads at the six stages of the reproductive cycle of mussel females and males and gonads of hermaphrodites are presented. The mussel settlement on farm collectors was forming over 2.5 years, and it is represented by five generations of mollusks aged from 8 months to 2.5 years. The times of reaching sexual maturity and commercial size by mussels are determined by the initial growth rate which is higher in mussels of spring generation. This confirms the advantage of collecting spat on farm collectors in the spring season. The most probable duration of mussel growing to the marketable size in Laspi Bay is about 20 months. The total weight and the weight of soft tissues of commercial-size mussels (≤50 mm) were highest in the pre-spawning period and in the period of mass spawning. Allometric ratios of size and weight characteristics of mussels are shown to depend on size composition of the mussel populations on the farm collectors and their sexual maturity. At the end of March 2010, the spring spawning peak was observed at a water temperature of 8.5°C and phytoplankton biomass around 200 mg·m⁻³. At the temperature optimal for spawning (about 8°C) and low biomass of phytoplankton (about 100 mg·m⁻³), modest autumn-winter spawning (around 40% of mussels) was observed. Over the periods of the spring and autumn-winter spawning, a nearly equal ratio of females and males was noted. The proportion of hermaphrodites in different months ranged from 0 to 3.2%. There was a significant predominance of males after the spring spawning, which is attributed to the partial falling-off of big females from the farm collectors. The proportion of females and males in the collector mussels became balanced in winter after the sexual maturation of mollusks settled in spring. The issue of realization of gender in mussels is discussed. Thus, the mussel settlement formation on farm collectors in Laspi Bay, mollusks' linear growth rate, time to sexual maturation, and duration of the mass spawning of mussels depend on seasonal changes in environmental factors.

Keywords: mussel *Mytilus galloprovincialis*, marine farm, mass-size characteristics, reproductive cycle, gender distribution, Black Sea.

References

- Kiselyova G. A. Razmnozhenie i razvitie skal'noj i ilovoj midij v Chyornom more, *Biologiya morya*, 26. (1972)
- 2. Konsulova C. Temp na narastvane na kul'tivirani midi (*Mytilus galloprovincialis* L.) v usloviyah na b"lgarskoto chernomorsko krajbrezhie, *Ribno stopanstvo*, **26**, 6 (1979)
- 3. Zagranichnyj S. V., Kulikova V. I., Pereladov M. V. Dinamika razmnozheniya, osedaniya i rost midij v Sudakskom zalive u yugo-vostochnogo berega Kryma, Tez. dokl., Vladivostok (1983)
- Ivanov A. I., Reshetnikova V. I., Kruk L. G. Osedanie i rost midij na kollektorah u zapadnyh beregov Kryma. In: Ekologo-fiziologicheskie aspekty akvakul'tury na Chyornom more, (Москва, 1981)
- 5. Monin V. L., Zolotnickij A. P. Polovaya struktura i velichina individual'noj plodovitosti chernomorskoj midii (*Mytilus galloprovincialis*) i ustricy (*Ostrea edulis*), Tez. dokl , Sevastopol', (1986)
- 6. Konsulova C. Razmnozhavane i razvitie na kul'tivirani midi (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) v Cherno more pred b"lgarskiya bryag, *Hidrobiologiya*, 33 (1988)
- 7. Pirkova A. V. Razmnozhenie midii *Mytilus galloprovincialis* Lam. i ehlementy biotekhnologii eyo kul'tivirovaniya [dissertation], 198 p, (Sevastopol', 1994)
- 8. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. *Ehkologicheskaya ehnergetika chernomorskoj midii. In.: Bioehnergetika gidrobiontov.* (K: Nauk. dumka, 1990)
- 9. Holodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midij i ustric v Chyornom more*. 2-e izdanie, dopolnennoe. 508 p, (Voronezh, 2017)
- 10. Bancu A. S. Intersexuality in Mytilus galloprovincialis Lam. // Cercetari marine recherches, 3 (1972)
- 11. Kas'yanov V. L., Medvedeva L. A., Yakovlev S. N. Razmnozhenie iglokozhih i dvustvorchatyh mollyuskov, 204 p (M.: Nauka, 1980)
- 12. Senichkina L.G. Obyemnyie harakteristiki ovalnyih i konicheskih form kletok planktonnyih vodorosley, *Gidrobiol. jurn.* **31**, 2. (1995)
- 13. Zaika V. E. Balansovaya teoriya rosta zhivotnyh,192 p. (K: Nauk. dumka, 1985)
- 14. Zouros E. The exceptional mitochondrial DNA system of the mussel family Mytilidae, *Genes Genet. Syst.*, 75. (2000)
- Kenchington E., MacDonald B., Cao L., Tsagkarakis D., Zouros E. Genetics of Mother-Dependent Sex Ratio in Blue Mussels (*Mytilus* spp.) and Implications for Doubly Uniparental Inheritance of Mitochondrial DNA, *Genetics*, 161, 4. (2002)
- 16. Yusa Y., Breton S., Hoeh W. R. Population Genetics of Sex Determination in *Mytilus Mussels*: Reanalyses and a Model, *Journal of Heredity*, **104**, 3 (2013)