

УДК 594.124:639.4(262.5)

ПРИЧИНЫ УВЕЛИЧЕНИЯ КОЛИЧЕСТВА САМЦОВ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARK, 1819), КУЛЬТИВИРУЕМОЙ НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ (КРЫМ, Г. СЕВАСТОПОЛЬ)

© 2019 г. Н. С. Челядина^{1,*}, М. А. Попов¹, Н. В. Поспелова¹, Л. Л. Смирнова²

¹ Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

² Институт природно-технических систем, Севастополь, Россия

*e-mail chelydina2007@mail.ru

Поступила в редакцию 12.09.2018 г.

После доработки 01.02.2019 г.

Принята к публикации 25.04.2019 г.

DOI: 10.1134/S0044452919050036

В последние десятилетия экосистема Черного моря претерпевает значительные изменения природного и антропогенного характера, что приводит к изменению видовой структуры таксоцены моллюсков, трансформируется популяционная структура их массовых видов – половая, размерная, пространственная [1]. Динамика половой структуры тесно связана с эволюционной пластичностью вида, экологической специализацией вида и физиологическим состоянием популяции [2]. Массовым видом двустворчатых моллюсков в Азово-черноморском бассейне является мидия *Mytilus galloprovincialis*. Ранее показано, что у мидий рода *Mytilus* в природных популяциях соотношение полов близко к 1:1 [3]. В последние годы в черноморской популяции *M. galloprovincialis* отмечается сдвиг половой структуры в сторону увеличения количества самцов [4]. Известно, что соотношение самцов и самок в популяции мидий зависит как от генетических механизмов формирования пола, так и от экологических условий среды [5]. У мидий, культивируемых у берегов Крыма, соотношение полов зависит от месторасположения мидийной фермы, при этом количество самцов увеличивается при неблагоприятных условиях среды, техногенной нагрузке [4]. Данные о соотношении полов в популяции моллюсков часто представлены в виде долей самцов и самок взрослых особей без учета их смертности, размера или других особенностей, которые могут потенциально влиять на их соотношение, а дифференциальная смертность в зависимости от пола может исказить соотношение полов у взрослых особей [5]. Информация о смене пола в онтогенезе у *M. galloprovincialis* практически отсутствует.

Исследование проводили на мидийно-устричной ферме, расположенной на внешнем рейде г. Севастополя (44°37'13.4" N; 33°30'13.6" E), и в по-

лузакрытой гавани (44°36'56.4" N; 33°30'10.6" E) в период 2015–2018 гг. Ферма хорошо “вентируется” даже при незначительных ветро-волновых перемешиваниях, относительное содержание кислорода составляет 93–125% от насыщения. Воды в районе фермы классифицированы как мезотрофные [8]. Кормовые условия в акватории морской фермы благоприятны для роста и развития моллюсков. Полузакрытая гавань расположена в 200 м от аварийного выпуска хозяйственно-бытовых сточных вод, сброс которых происходит два-три раза в месяц. В летний период, когда температура воды достигает максимальных значений (до 26.0–29.9°C), внутри гавани относительное содержание кислорода снижается до 60% от насыщения. Расположение фермы и гавани на одной географической широте позволяет пренебречь незначительным перепадом температур 0.1–0.3°C в периоды зимнего выхолаживания и весеннего прогрева.

Целью настоящей работы было выявить причины сдвига соотношения полов и увеличения доли самцов в популяции культивируемой мидии *M. galloprovincialis* в прибрежных водах юго-западного Крыма.

Мидию *M. galloprovincialis* с размером раковины 50–60 мм отбирали с экспериментальных веревочных коллекторов фермы (глубина 6 м). Возраст моллюсков (1–1.5 года) определяли по времени экспозиции экспериментального коллектора в акватории фермы. Нерест стимулировали в лабораторных условиях индивидуально для каждой мидии [3]. Пол мидий определяли после нереста с помощью микроскопа Jenaval; гермафродитных особей исключали. В конце апреля 2015 г. (при t воды = 11.9°C) отобранных самок и самцов мидий помещали в отдельные садки (по 100 экз. в каждый) и вывешивали в гавани. В середине апреля 2016 г. (t воды = 11.6°C) экспериментальную работу про-

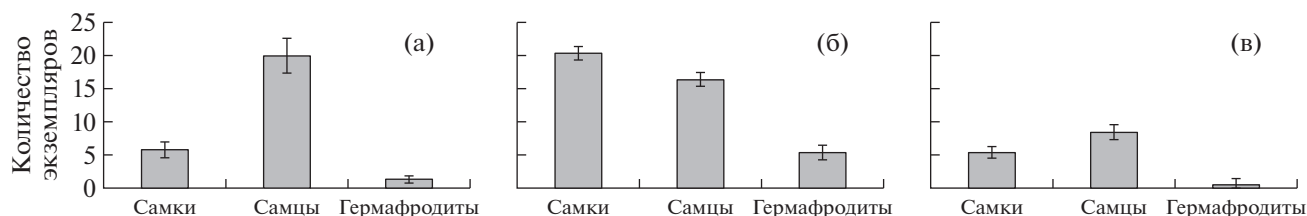


Рис. 1. Соотношение полов в садках с самками *M. galloprovincialis* после 6-месячной экспозиции (а – загрязненная акватория, 2015 г.; б – мидийно-устричная ферма, 2016 г.; в – загрязненная акватория, 2016 г.)

должны только с самками мидий, которых помещали в отдельные садки (по 100 экз. в каждый) и вывешивали на мидийно-устричной ферме и в гавани на глубине 3 м. Продолжительность экспозиции садков с мидиями в море составила 6 мес. (с апреля по октябрь). Соотношение полов в поселениях мидий на дне под коллекторами мидийно-устричной фермы (глубина 15.5 м) и на экспериментальных веревочных коллекторах (глубина 3 м) изучали в июне 2017 г. – после значительного волнения моря (4–5 баллов) и в сентябре 2017 г. и феврале 2018 г. – после длительного слабого волнения (1–2 балла). Стадии зрелости гонад и пол определяли методом визуального изучения мазков под микроскопом Jenaval [3]. Температуру воды измеряли *in situ* автономным CD-зондом SD204 “SAIV A/S Norway”.

Всего использовано 1600 мидий. Для статистической обработки полученных результатов использовали метод случайных псевдовыборок. Из каждого садка случайным образом отбирали трижды по 33 экз. моллюсков и анализировали каждую выборку отдельно. Для статистического анализа материала использовался пакет программ Microsoft Office Excel 2010. Определяли среднее арифметическое (\bar{x}), стандартное отклонение (S), доверительный интервал (Δx). Результаты на рисунках и тексте представлены как $\bar{x} \pm \Delta x$. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента.

После 6 мес. экспозиции в гавани, загрязненной бытовыми стоками, отмечена высокая смертность моллюсков в обоих садках: смертность самок была выше (48%), по сравнению с самцами (25%). У самцов *M. galloprovincialis* смену пола не наблюдали. Из

оставшихся в живых самок 75% особей поменяло пол ($p \leq 0.01$) (рис. 1).

Помимо влияния антропогенного загрязнения, экспериментальные мидии, размещенные в гавани, по-видимому, испытывали недостаток корма в период формирования половых продуктов. Несмотря на то, что моллюски находились на стадии активного гаметогенеза и преднерестовой стадии, гонады мидий обоих полов были тонкие.

Смертность самок мидий на мидийно-устричной ферме в 2016 г. составила 19%, в загрязненной акватории возросла до 69%. Смена пола моллюсков отмечена в обеих акваториях, при этом часть самок стали гермафродитами ($p \leq 0.01$). Доля гермафродитов на ферме была выше, по сравнению с гаванью (рис. 1).

Поскольку одной из причин изменения половой структуры мидийной популяции может быть их опадание на дно при штормах и несвоевременном прореживании мидийных коллекторов, было изучено соотношение полов мидий, отобранных одновременно с коллекторов мидийно-устричной фермы и на дне под фермой.

На дне под фермой в июне 2017 г. обнаружены единичные моллюски (длина раковины 60.2 ± 2.2 мм), в сентябре 2017 г. мидии на дне находились в группах, а в феврале 2018 г. встречались единичные мелкие особи (размер раковины – 40.5 ± 1.2 мм). Среди опавших мидий в июне и феврале преобладали самки, в сентябре – самцы, доля гермафродитов составила 2–6%. На коллекторах фермы в течение всего периода исследований отмечен сдвиг соотношения полов в сторону самцов (табл. 1). Доля гермафродитов составила 5–6%.

Наши данные показали, что инверсия пола у культивируемой *M. galloprovincialis* происходит

Таблица 1. Соотношения полов в популяции культивируемой мидии *M. galloprovincialis* в различных условиях обитания (2017–2018 гг.)

Параметры	Мидийно-устричная ферма			Дно под фермой		
	Июнь ($n = 115$)	Сентябрь ($n = 110$)	Февраль ($n = 105$)	Июнь ($n = 105$)	Сентябрь ($n = 100$)	Февраль ($n = 110$)
♀ : ♂	1 : 2.9	1 : 3	1 : 2	2.6 : 1	1 : 2.2	1.8 : 1
$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}$	24.5	23.6	7.5	11	23.1	7.3

только в одном направлении – от самки к самцу, что может быть одной из причин увеличения численности самцов в поселениях мидий в прибрежной зоне Крыма. Полученные ранее результаты [4] показали, что наибольший сдвиг половой структуры культивируемых мидий в сторону увеличения количества самцов (соотношение – 1 : 7) наблюдался на марихозаиствах, размещенных в акваториях с неблагоприятными гидрохимическими и гидрологическими условиями. Одной из причин сдвига половой структуры в сторону увеличения количества самцов в популяции черноморских мидий может быть низкая выживаемость самок. Предположительно изменение пола связано с наличием пищи: при хороших пищевых условиях моллюски развиваются как самки, при неудовлетворительных условиях питания или при стрессе – как самцы, что подтверждается и нашими результатами. Аналогичные результаты были получены на моллюсках *Pinctada margaritifera*, *Mytella charruana* [6]. Потребности в энергетических ресурсах у самцов и самок различны, выработка женских гамет более энергозатратный процесс, чем выработка мужских гамет [6]. Состояние гонад моллюсков перед нерестом косвенно указывает на кормовые условия в течение репродуктивного цикла [7].

Увеличение количества гермафродитов также вносит вклад в соотношение полов. Предполагают, что у раздельнополых видов гермафродиты являются переходной стадией при смене пола [7], что согласуется с нашими данными. Одной из причин изменения соотношения полов в мидийной популяции может быть опадание самок на дно, что, по-видимому, связано с менее прочным биссусным аппаратом особей женского пола. Согласно эволюционной теории пола [2] соотношение полов является регулятором численности популяции, при этом женские особи отвечают за количество, а мужские – за качество потомков. При стабильных оптимальных экологических условиях более важную роль играет количественный аспект (тогда в популяции больше самок), а в период изменяющихся, и даже экстремальных, условий увеличивается количество самцов. В этом случае неблагоприятные условия среды требуют больше мужских особей для быстрого приспособления.

Таким образом, увеличение количества самцов у мидии *M. galloprovincialis*, культивируемой на черноморском побережье Крыма, может происходить вследствие инверсии пола самок, их повышенной смертности и опадания на дно. При неблагоприятных экологических условиях, в том числе техногенной нагрузке, инверсия пола у самок *M. galloprovincialis* возрастает.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ (№ гос. рег. темы НИР АААА-А18-118021350003-6) и

ФГБНУ ИПТС (№ гос. рег. темы НИР АААА-А17-117021310101-2).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии / Под ред. Г.Е. Шульмана, А.А. Солдатова. Севастополь. 2014. [Chernomorskie molluski: elementy sravnitel'noj i ekologicheskoy biohimii [Black Sea mollusks: elements of comparative and ecological biochemistry]. Eds. G.E. Shulman, A.A. Soldatov. Sevastopol. 2014 (in Russ).]
2. Геодакян В.А. Эволюционная теория пола. Природа. 8: 60–69. 1991. [Geodakyan V. A. Evolyucionnaya teoriya pola. [Evolutionary theory of a sex]. Priroda [Nature]. 8: 60–69. 1991 (in Russ).]
3. Челядина Н.С. Морфологические, биохимические и химические характеристики мидии *Mytilus galloprovincialis* lam., культивируемой в Чёрном море: Автореф. канд. дис. Севастополь. 2014. [Chelyadina N.S. Morfologicheskie, biohimicheskie i himicheskie harakteristiki midii *Mytilus galloprovincialis* lam., kul'tiviruemoj v Chyornom more: Avtoref. kand. Diss. [Morphological, biochemical and chemical characteristics of a mussel *Mytilus galloprovincialis* lam., cultivated in the Black Sea: PhD dissertation abstract]. Sevastopol. 2014 (in Russ).]
4. Пиркова А.В. Размножение мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. и элементы биотехнологии ее культивирования: Автореф. канд. дис. Севастополь. 1994. [Pirkova A.V. Razmnozhenie midii *Mytilus galloprovincialis* lam. i elementy biotekhnologii eyo kul'tivirovaniya: Avtoref. kand. Diss. [Reproduction of a mussel of *Mytilus galloprovincialis* lam. and elements of biotechnology of its cultivation: PhD dissertation abstract]. Sevastopol. 1994 (in Russ).]
5. Yusa Y., Breton S., Hoeh W.R. Population Genetics of Sex Determination in *Mytilus* Mussels: Reanalyses and a Model. Journal of Heredity. 1–7. 2013. <https://doi.org/10.1093/jhered/est014>
6. Teaniniuraitemoana V., Leprêtre M., Levy P., Vanaa V., Parrad S., Gaertner-Mazouni N., Gueguen Y., Huvet A., Le Moullac G. Effect of temperature, food availability, and estradiol injection on gametogenesis and gender in the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. J. Exp. Zool. A. Ecol. Genet. Physiol. 325A: 13–24. 2015. <https://doi.org/10.1002/jez.1992>
7. Chávez-Villalba J., Soyez C., Aurentz H., Le Moullac G. Physiological responses of female and male black-lip pearl oysters (*Pinctada margaritifera*) to different temperatures and concentrations of food. Aquat. Living Resour. 26 (3): 263–271. 2013.
8. Рябушко Л.И., Поспелова Н.В., Балычева Д.С., Ковригина Н.П., Троценко О.А., Капранов С.В. Исследования

ния микрофитобентоса эпизоона *Mytilus galloprovincialis* Lam., фитопланктона и гидролого-гидрохимических характеристик акватории мидийной фермы (Севастополь, Черное море). Морской биологический журнал. 2 (4): 67–83. 2017. [Ryabushko L.I., Pospelova N.V., Balycheva D.S., Kovrigina N.P.,

Troshchenko O.A., Kapranov S.V. Epizoon microalgae of the cultivated mollusk *Mytilus galloprovincialis* lam. 1819, phytoplankton, hydrological and hydrochemical characteristics in the mussel-and-oyster farm area (Sevastopol, Black sea). Marine Biological Journal. 2 (4): 67–83. 2017 (in Russ).]

**Reasons for the Increasing Number of Males
of the Mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamark, 1819) Cultivated
at the Black Sea Coast (Crimea, Sevastopol)**

N. S. Chelyadina^{a,#}, M. A. Popov^a, N. V. Pospelova^a, and L. L. Smirnova^b

^a A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

^b Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Russia

[#]e-mail: chelyadina2007@mail.ru