

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МАРИКУЛЬТУРЕ МИДИИ
БЕЛОГО МОРЯ
СПб., 1993 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т. 253)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 594.124

С. О. Сергиевский, А. А. Сухотин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ПОСЕЛЕНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ
(КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)**

В июле 1991 г. изучена демографическая и фенотипическая структура поселения *Mytilus edulis* L. на мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря. Для популяционного анализа разработана система фенотипических признаков, включающая окраску раковины моллюсков (наличие/отсутствие радиальных полос на кристаллическом слое) и характер пигментации ноги (комбинаторное сочетание двух типов пигментов — «пурпурного» и «коричневого»). Возрастная и фенотипическая структура изученного поселения по признаку полосатости раковины оказалась упорядоченной в трехмерном пространстве и отличающейся от структуры соседнего литорального поселения. Доля полосатых мидий максимальна по краям хозяйства и в поверхностном слое (0.5 м). В целом в пределах хозяйства наблюдается незначительная изменчивость частот фенотипов окраски ноги, однако генерации мидий 3 и 4 лет различаются по фенотипическому составу.

К изучению природных популяций можно подходить с разных сторон — анализа их демографической или генетической структуры, оценки их роли в потоках вещества и энергии, взаимодействия с популяциями других видов и т. д. Изучение отдельных аспектов популяционной биологии, безусловно, позволяет достигнуть интересных результатов, но достаточно цельное представление о структуре и функционировании природных популяционных систем возможно лишь на основе применения комплексного эколого-генетического подхода. Необходимость этого обусловлена двойственной природой популяций, являющихся одновременно экологическими и генетическими системами.

Одной из прикладных задач популяционной биологии является проблема аквакультуры, которая призвана практически осуществлять создание искусственных популяций хозяйственно ценных видов. Можно полагать, что успешное решение этой задачи должно базироваться на комплексном использовании как экологических, так и генетических методов.

Мидия съедобная — *Mytilus edulis* L. — традиционный объект

марикультуры во многих странах (Mason, 1972; Mussel Culture..., 1980; Гершанович, 1988). Широкое распространение мидий, их важная роль в морских экосистемах и хозяйственное значение обусловили популярность этих моллюсков как объекта экологических и генетических исследований (Marine Mussels..., 1976; The Biology..., 1991).

Организация марикультуры мидий *Mytilus edulis* L. на Белом море способствовала усилению исследования самых разных сторон биологии этих моллюсков. В последние годы нами предпринимаются попытки изучения популяционной организации беломорских мидий как из естественных, так и из культивируемых поселений на основе комплексного экологического (демографические показатели) и генетического (биохимический полиморфизм и фены окраски раковины и внутренних органов) подхода (Сергиевский, Сухотин, 1990, 1992). Подробное изучение отдельного поселения мидий дает широкие возможности для анализа его пространственной структуры в разных аспектах, а также для выявления различных взаимодействий между используемыми признаками. Настоящая работа посвящена результатам комплексного обследования одного из хозяйств по выращиванию мидий в Кандалакшском заливе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом настоящего исследования было поселение мидий *Mytilus edulis* L. на искусственных субстратах промышленного мидиевого хозяйства, расположенного в проливе Оборина Салма (губа Чупа, Кандалакшский залив). Хозяйство было установлено в 1988 г. и занимало площадь около 2 га. Оно состояло из 18 линий плотов-носителей и в плане имело ромбовидную форму (рис. 1). К плотам крепились 3-метровые искусственные субстраты-коллекторы, представляющие собой капроновые канаты диаметром 16 мм или жгуты капроновой сети. Оседание моллюды на субстраты произошло в 1988 г. Количественные пробы мидий на хозяйстве были взяты в июле 1991 г. по схеме, представленной на рис. 1, причем на станциях 1—5 пробы были отобраны 12.07.91, а на станциях 6—9 — 01.08.91. На каждой из станций доставали один субстрат и вырезали из него 3 пробы длиной 10 см с трех горизонтов глубины — 0.5, 1.5 и 2.5 м. Таким образом, всего было взято 27 проб, равномерно распределенных по площади хозяйства. Кроме того, 01.08.91 были взяты 4 пробы ($1/200 \text{ м}^2$) на литоральном мидиевом поселении, расположенном в кутовой части бухты (см. рис. 1).

Все пробы были промыты, мидии отделены от сопутствующих видов. Каждая мидия была измерена с точностью до 0.1 мм. По кольцам зимней остановки роста на раковинах определяли возраст каждой особи. Поскольку исследование проводили в конце июля, мидий данного (1991) года оседания было еще крайне мало,

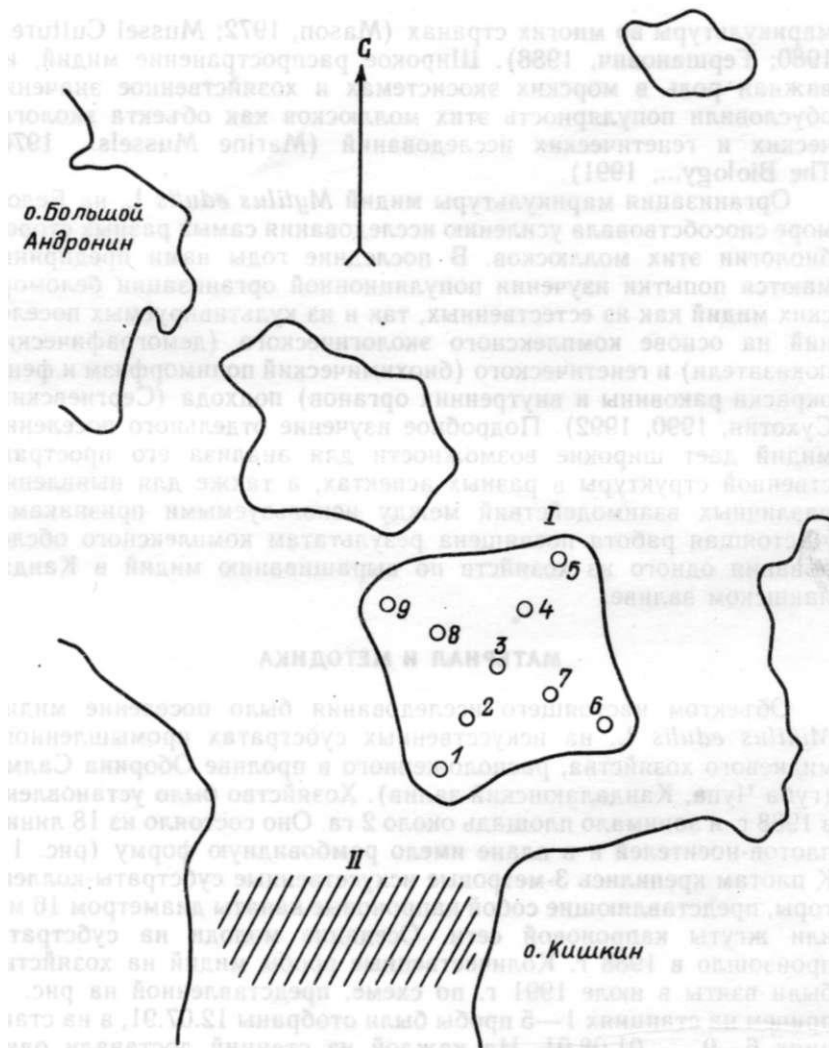


Рис. 1. Схема расположения исследуемых поселений в Обориной Салме:
 I — хозяйство по выращиванию мидий, II — литоральное мидиевое поселение
 1—9 — номера станций взятия проб на хозяйстве

и в дальнейшем они не учитывались. Для всех моллюсков получены значения двух фенотипических признаков — наличие радиальных полос на призматическом слое раковины и характер пигментации ноги. Подробнее о признаках — см. «Результаты».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Демографическая структура

Возрастная структура исследуемого поселения мидий определяется временем существования данного хозяйства. По численности доминирующим (76.6%) оказались моллюски 3-летнего возраста, т. е. осевшие на субстраты в год установки хозяйства (1988). В дальнейшем этот возрастной класс мы будем называть «основной генерацией». Поскольку оседание молодежи происходило ежегодно, на субстратах присутствуют также мидии возраста 1 и 2 года (2.5 и 5.4% соответственно) (табл. 1). Кроме того, в данном поселении встречаются мидии, возраст которых превышает возраст основной генерации. Вероятно, эти моллюски попадают на хозяйство с литорали и верхней sublиторали с фукоидами, фрагменты которых отрываются при штормах, дрейфуют по поверхности воды и прибывают к плавучим конструкциям хозяйства. После этого происходит миграция животных с водорослей на искусственные субстраты. Мидии возраста 4 года составляют на хозяйстве в среднем 15.5% от общей численности (см. табл. 1).

Распределение моллюсков разных возрастов по глубине представлено в табл. 1 и имеет следующие закономерности. С увеличением глубины возрастает доля особей основной генерации. В поверхностном горизонте они составляют чуть больше 2/3 (68.8%) от общей численности, а на горизонте 2.5 м их доля в среднем 84.1% (на отдельных станциях — до 93%). Моллюски младших возрастных классов сосредоточены главным образом в верхней части субстратов, где их суммарная доля составляет в среднем 15.4% — На горизонтах 1.5 и 2.5 м их присутствие незначительно — 3—4%. 4-летние моллюски распределены по глубинам относительно равномерно.

Распределение мидий основной генерации по станциям симметрично относительно длинной оси хозяйства — море-кут (рис. 2, Б). На рисунке выделены зоны с условными градиентами доли мидий возраста 2 года. Видно, что наибольшую часть (>80%) они составляют в центральном участке хозяйства, а наиболее «разбавлены» — со стороны пролива. На станциях 5 и 6 (рис. 2, А) наблюдается резкое увеличение доли мидий возраста 1 и 2 года (>18%). Это свидетельствует о том, что с «мористого» края ежегодно происходит более интенсивное оседание или относительно меньшая элиминация молодежи, чем на остальной площади хозяйства. Значительное оседание молодежи в конце лета 1991 г. также было отмечено именно в этой части хозяйства (Кулаковский, Сухотин, Халаман, наст. сб.). В центре хозяйства доля 1—2-летних мидий была минимальна. Относительное количество 4-летних мидий колеблется на разных станциях в пределах 7.2—28.1%, причем так же, как и молодежь, в минимальном количестве они присутствуют в центре (рис. 2, В). В основном эти мидии представлены на периферии хозяйства в кутовой области.

Таблица 1

Демографическая структура поселения культивируемых мидий

Глубина, и	0.5			1.5			2.5			Суммарно		
	л	S	mS	я	s	mS	л	S	mS	n	S	mS
1	31	5.1	0.89	8	1.5	0.53	3	0.5	0.30	42	2.5	0.38
2	63	10.3	1.24	13	2.5	0.68	14	2.6	0.68	90	5.4	0.55
3	418	68.8	1.88	412	78.0	1.80	459	84.1	1.56	1289	76.6	1.03
4	96	15.8	1.48	95	18.0	1.67	70	12.9	1.43	261	15.5	0.88

Примечание. n — численность мидий данного возраста в выборке, экз; S — доля мидий данного возраста в выборке, %; mS — стандартная ошибка величины S.

Изученное литоральное поселение мидий располагается на илисто-песчаном грунте с крупными камнями и имеет вид обширных агрегаций мидий, перемежающихся незаселенным пространством. Средняя плотность мидий в агрегациях — около 15000 экз/м². Размерно-частотное распределение имеет три выраженных максимума — 6–8 мм, 20–24 мм и около 33 мм. Возрастная структура характеризуется преобладанием моллюсков возраста 5 и 6 лет (около 50% от общей численности). Более молодые мидии (кроме сеголетков) представлены примерно поровну — 7–11%.

Фенотипическая структура: окраска раковины

Система признаков. Изменчивость окраски раковины мидий определяется рядом составляющих, из которых наиболее пригодным для популяционных исследований является признак наличия (*Str+*) или отсутствия (*Str-*) радиальных полос (Сергиевский, Сухотин, 1990). Наличие фена «полосатости» (*Str*)

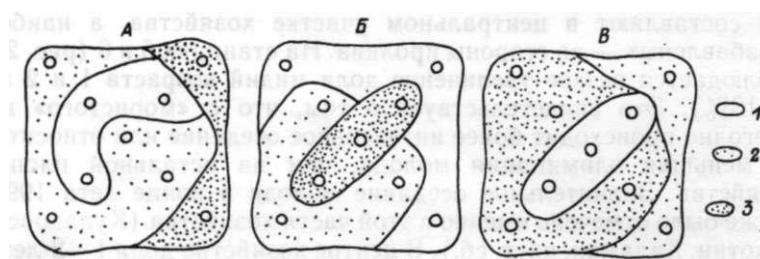


Рис. 2. Пространственное распределение мидий разных возрастов в пределах хозяйства:
 А — 1- и 2-летние моллюски (1 — <5%, 2 — 5–10%, 3 — >10% от общей численности); Б — 3-летние моллюски (1 — <70%, 2 — 70–80%, 3 — >80% от общей численности); В — 4-летние моллюски (1 — <11%, 2 — 11–15%, 3 — >15% от общей численности)

определялось как чередование секторов темно-синего и светло-серого цвета в призматическом слое раковины. Характер чередования секторов и их относительные площади варьируют в широких пределах. Фен «бесполосости» (Str^-) определялся как равномерно окрашенный призматический слой. Достаточная прозрачность периостракума позволяет в большинстве случаев легко идентифицировать фенотип раковины; при интенсивно-черной окраске конхиолина периостракум приходилось удалять. Наличие фенов (Str^+) и (Str^-) надежно определяется у моллюсков длиной 8–10 мм и сохраняется на протяжении всей жизни. Моногенное наследование этого признака показано в работе (Innes, Haley, 1977).

Фенотипический состав и пространственная структура поселения. Во всех пробах среди 3-летних особей преобладают полосатые моллюски — в среднем 80.5% (размах варьирования 69.0–94.1%) (табл. 2).

В распределении частоты фена полосатости в пределах поселения выявляется отчетливая неравномерность: доля полосатых ниже в пробах, расположенных на линии, направленной от кута к горловой части губы (станции 1–5) (рис. 3) по сравнению с пробами 6–9. Такой характер распределения частот выявляется на всех трех горизонтах (рис. 4). Следует отметить, что на глубине 2.5 м доля полосатых ниже, чем в верхних горизонтах ($P < 0.01$) (см. табл. 2).

Сравнение разных генераций выявляет более высокую частоту фена (Str^+) у 3- и 4-летних моллюсков по сравнению с 2-летними особями (см. табл. 2). Эти различия обнаруживаются как для плантации в целом, так и при сравнении отдельных горизонтов. Относительная немногочисленность моллюсков, не принадлежащих к основной генерации, позволяет оценить лишь распределение

Таблица 2

Распределение мидий по признаку «полосатости» раковины в культивируемом поселении

Глубина, м	0.5			1.5			2.5			Суммарно		
	л	$S(r^+)$	$mStr$	л	Str^+	$mStr$	л	Str^+	$mStr$	л	Str^+	$mStr$
2	63	71.0	5.76	13	66.7	13.61	14	69.2	12.80	90	70.1	4.91
3	418	81.3	1.91	412	83.5	1.83	459	77.1	1.96	1289	80.5	1.10
4	96	78.1	4.22	95	88.3	3.32	70	80.0	4.78	261	82.3	2.37
Σ	577	78.6	1.71	520	84.1	1.65	543	77.3	1.80	1640	79.9	0.99

Примечание, n — численность полосатых мидий данного возраста в выборке, экз; Str^+ — доля полосатых мидий данного возраста в выборке, %; $mStr$ — стандартная ошибка величины Str^+ .

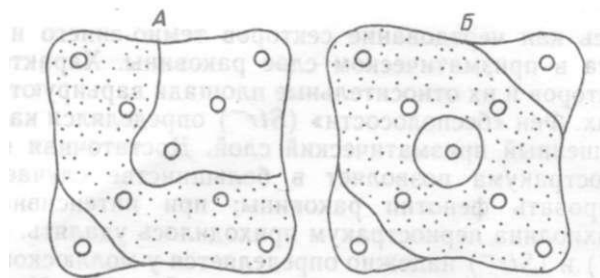


Рис. 3. Пространственное распределение полосатых мидий 3- (А) и 4-летней (Б) генераций в пределах хозяйства
Заштрихованная область ограничивает станции, где доля полосатых особей составляла более 80% от численности данного возрастного класса

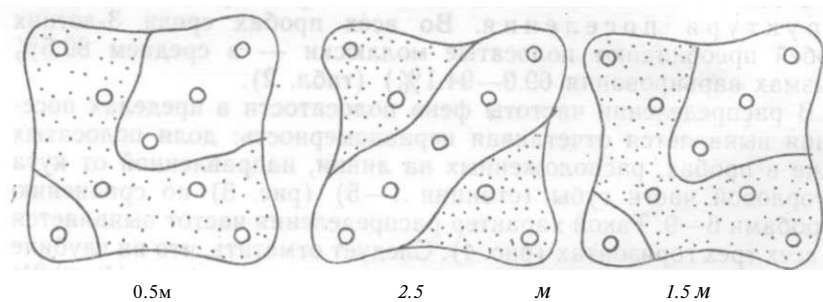


Рис. 4. Распределение полосатых мидий возраста 3 года на каждом из 3 горизонтов глубины в пределах хозяйства
Заштрихованная область ограничивает станции, где доля полосатых особей была больше средней для данного горизонта (81.3% для 0.5 м, 83.5% — для 1.5 м, 77.1% — для 2.5 м)

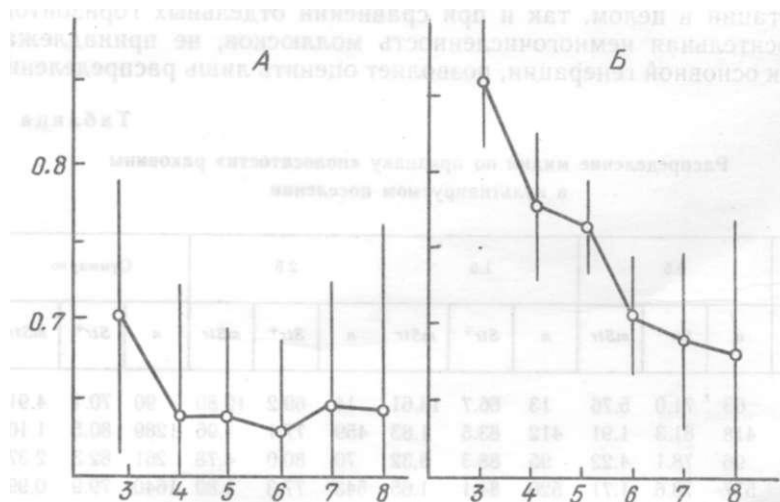


Рис. 5. Частоты встречаемости фена Str^+ (А) и аллеля Prg^+ (Б) у мидий разных возрастов на литоральном поселении
По оси абсцисс — возраст моллюсков (лет); по оси ординат — частота встречаемости. Вертикальные штрихи ограничивают стандартную ошибку средних

Таблица 3

Различные показатели фенотипической структуры
культивируемого и литорального поселений мидий

Биотоп	Str^+	(n)	Pur^+	(n)	Bro^+	(n)	Ib	τ	л
Хозяйство	79.9	(1682)	0.74	(1610)	0.68	(100)	0.19	5.8	0.5
Литораль	63.4	(301)	0.74	(237)	0.59	(11)	0.20	5.6	0.4

Примечание. Str^+ — доля полосатых мидий данного возраста в выборке, %; Pur^+ и Bro^+ — частоты встречаемости аллелей пурпурной и коричневой окраски ноги; Ib — индекс, показывающий суммарную частоту фенотипов, характеризующихся наличием коричневого пигмента, определяемую для выборки, из которой исключены моллюски с пурпурной ногой; m — среднее число фенотипов; A — доля редких морф.

частоты полосатых по станциям для 4-летних особей (рис. 3, Б). Пониженная частота фена полосатости наблюдается на станциях 1—5, расположенных по линии «кут—горло». Сходство в распределении полосатых моллюсков для 3- и 4-летних генераций достаточно очевидно. Стоит отметить, что в обоих случаях минимальная частота фена (Str^+) наблюдается в центре хозяйства (станция 3).

Интересно сопоставление фенотипической структуры культивируемого и литорального поселения, расположенного в куту губы (табл. 3). Частота фена (Str^+) стабильна для моллюсков в возрасте 3—8 лет (рис. 5, А); при этом в целом на литорали доля полосатых ниже, чем на хозяйстве. Этот результат подтверждается и отдельным сопоставлением частоты полосатых для 3-летних (80.5% хозяйство — 70.6% литораль; $P < 0.01$) и 4-летних моллюсков (82.5% хозяйство — 63.6% литораль; $P < 0.01$).





Таким образом, фенотипическая структура поселения на искусственных субстратах по признаку полосатости раковины оказывается достаточно упорядоченной в трехмерном пространстве и в целом отличающейся от структуры соседнего литорального поселения.

Фенотипическая структура: окраска ноги

Система признаков. Нога мидий имеет необычайно разнообразную окраску, обусловленную сочетанием нескольких типов пигмента с различными вариантами их распределения в эпителии. Разработанная нами для целей популяционного анализа система классификации фенотипов (Сергиевский, Сухотин, 1990), является комбинаторной. По этой системе конкретные варианты окраски (фенотипы) рассматриваются как комбинаторные сочетания двух групп фенов: группа «пурпурной окраски» и группа «коричневой окраски». В каждой группе выделяются 4 фена: 1) равномерно-темная окраска; 2) пестрая окраска — на темном фоне отдельные непигментированные пятна; 3) пестрая окраска — отдельные темные пятна на непигментированном фоне; 4) непигментирован-

ная светлая нога (рис. 6). Возможные сочетания фенотипов двух групп формируют 16 фенотипов. Проявление фенотипов коричневой окраски может быть определено только при частичном или полном отсутствии пурпурной окраски, обусловленной, по всей видимости, меланиновыми пигментами. Также фенотипы *P/WB* и *P/BW* определялись нами фактически как один. Таким образом, реально идентифицируются 12 фенотипов.

Ранее нами было высказано предположение, что окраска ноги определяется в основном двумя локусами — «пурпурным» (*Pur*) и «коричневым» (*Bro*) с парой кодоминантных аллелей в каждом (Сергиевский, Сухотин, 1990). По этой схеме фен равномерно-темной окраски соответствует одной гомозиготе ($Pur^{++}; Bro^{++}$),

I \ II	<i>Bro⁻⁻</i>	<i>Bro⁺⁺</i>	<i>Bro^{+/-}</i>	<i>Bro⁺⁺</i>
				
<i>Pur⁻⁻</i>	<i>WHIT</i> <i>Pur⁻⁻Bro⁻⁻</i>	<i>W/BR</i> <i>Pur⁻⁻Bro⁺</i>	<i>B/WH</i> <i>Pur⁻⁻Bro⁺</i>	<i>BROW</i> <i>Pur⁻⁻Bro⁺⁺</i>
<i>Pur^{+/-}</i>	<i>W/PU</i> <i>Pur⁺Bro⁻⁻</i>	<i>W/BP</i> <i>Pur⁺Bro⁺</i>	<i>B/WP</i> <i>Pur⁺Bro⁺</i>	<i>B/PU</i> <i>Pur⁺Bro⁺⁺</i>
<i>Pur⁺⁺</i>	<i>P/WH</i> <i>Pur⁺Bro⁻⁻</i>	<i>P/WB</i> <i>Pur⁺Bro⁺</i>	<i>P/BW</i> <i>Pur⁺Bro⁺</i>	<i>P/BR</i> <i>Pur⁺Bro⁺⁺</i>
<i>Pur⁺⁺</i>	<i>PURP</i> <i>Pur⁺⁺Bro[?]</i>	<i>PURP</i> <i>Pur⁺⁺Bro[?]</i>	<i>PURP</i> <i>Pur⁺⁺Bro[?]</i>	<i>PURP</i> <i>Pur⁺⁺Bro[?]</i>




Рис. 6. Варианты окраски ноги мидий
 Варианты окраски (фенотип) рассматриваются как комбинативное сочетание фенотипов двух групп — «коричневой» (вертикальные столбцы — I) и «пурпурной» (горизонтальные ряды — II). В каждой клетке даны (сверху вниз): обозначение фенотипа, предполагаемый генотип, схематическое распределение пигментов (1 — отсутствие, 2 — коричневый, 3 — пурпурный). Для ряда фенотипов идентификация аллелей *Bro* невозможна, поэтому предполагаемый генотип обозначен *Bro*

Таблица 4

Матрица фенотипических частот по признакам окраски ноги
для мидий возрастов 3 (А) и 4 (Б) года в культивируемом поселении

А. ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО ПРОАНАЛИЗИРОВАННЫХ МИДИЙ = 1610

	Bro ⁺		
<i>Pur</i> ⁻⁻⁻	<i>WHIT</i> 0.01	<i>W/BR</i> 0.01 <i>B/WH</i> 0.01	<i>BROW</i> 0.04
<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>W/PU</i> 0.22 <i>P/WH</i> 0.14	<i>W/BP</i> 0.02 <i>B/WP</i> 0.00 <i>P/WB</i> 0.00	<i>B/PU</i> 0.02 <i>P/BR</i> 0.00
<i>Pur</i> ⁺⁺		<i>PURP</i> 0.53	

Б. ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО ПРОАНАЛИЗИРОВАННЫХ МИДИЙ = 260

	Bro ⁻	Bro ⁻	Bro ⁺⁺
<i>Pur</i> ⁻⁻⁻	<i>WHIT</i> 0.03	<i>W/BR</i> 0.00 <i>B/WH</i> 0.00	<i>BROW</i> 0.02
<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>W/PU</i> 0.21 <i>P/WH</i> 0.16	<i>W/BP</i> 0.02 <i>B/WP</i> 0.004 <i>P/WB</i> 0.00	<i>B/PU</i> 0.02 <i>P/BR</i> 0.004
<i>Pur</i> ⁺⁺		<i>PURP</i> 0.53	

Примечание. Обозначения фенотипов и генотипов — на рис. 6.

Фен непигментированной ноги — другой гомозиготе (*Pur*⁻⁻⁻; *Bro*⁻⁻⁻), а два фена пестрой окраски — гетерозиготе (*Pur*⁺⁻; *Bro*⁺⁻) (см. рис. 6). Определение генотипических и аллельных частот для локуса *Pur* возможно на всем объеме материала, для локуса *Bro* — только при отсутствии пурпурного пигмента.

При анализе фенотипической структуры поселения нами определялись как фенотипические частоты и базирующиеся на них показатели разнообразия, так и предполагаемые генотипические и аллельные частоты. К показателям фенотипического разнообразия относятся такие характеристики, как «среднее число фенотипов» — *m* и «доля редких морф» — *h* (Животовский, 1991).

Фенотипический состав и пространственная структура поселения. Среди 3-летних моллюсков на хозяйстве обнаружены почти все возможные фенотипы (табл. 4). Достаточно характерна структура фенотипического разнообразия как для поселения в целом, так и по отдельным станциям и горизонтам. Основу фенооблика формируют три фенотипа — *PURP*, *W/PU*, *P/WH* (суммарная частота более 80%), остальные фенотипы имеют невысокую частоту встречаемости (рис. 7). Такие показатели как среднее число фенотипов и доля редких морф практически не различаются по горизонтам (табл. 5).

Группа фенов пурпурной окраски. На основе пред-

Таблица 5

Показатели фенотипической структуры культивируемого поселения мидий по признакам окраски ноги

Глубина, м	Возраст, лет	Pur^+	(n)	Bro^+	(n)	lb	m	h
0.5	2	0.71	(47)				5.1	0.3
	3	0.71	(418)	0.69	(32)	0.18	5.8	0.4
	4	0.74	(96)	0.20	(5)	0.14	5.1	0.4
1.5	2	0.75	(6)				2.9	0.0
	3	0.75	(412)	0.75	(24)	0.20	5.6	0.5
	4	0.74	(94)	0.80	(5)	0.19	4.7	0.3
2.5	2	0.86	(7)				1.9	0.0
	3	0.75	(459)	0.81	(26)	0.22	5.1	0.4
	4	0.73	(70)	0.33	(3)	0.14	5.3	0.3
В целом	2	0.73	(60)				4.8	0.3
	3	0.73	(1289)	0.74	(82)	0.20	5.8	0.4
	4	0.74	(260)	0.46	(13)	0.16	5.4	0.4

Примечание. Обозначения как в табл. 3.

полагаемой схемы наследования фенотипов были определены генотипические и аллельные частоты для культивируемого поселения в целом, а также в отдельности для проб, станций и горизонтов (см. табл. 5). Принципиально важным подтверждением гипотезы о наследовании форм окраски ноги является соответствие наблюдаемых генотипических частот ожидаемым из соотношения Харди—Вайнберга. В нашем случае обнаруживается очень высокая степень соответствия наблюдаемых и ожидаемых частот как для поселения в целом, так и по каждому горизонту (табл. 6, Б). Следует отметить постоянный, хотя и статистически не достоверный, избыток гетерозигот.

Распределение фенотипических и генотипических частот для «пурпурной группы» достаточно стабильно в пределах хозяйства (см. рис. 7). Тем не менее прослеживается определенная закономерность в пространственном распределении частот аллеля Pur^+ : пробы с повышенной концентрацией аллеля формируют «язык», начинающийся от нескольких проб в горловой части хозяйства и расширяющийся с глубиной по направлению к куту. Сходная тенденция наблюдается и в распределении частоты гетерозигот (см. рис. 7).

Высокая стабильность частоты аллеля Pur^+ выявляется при сравнении разных генераций, при этом для каждой генерации распределение генотипических частот хорошо соответствует распределению Харди—Вайнберга (см. табл. 6, А).

Сопоставление хозяйства с литоральной банкой обнаруживает ряд особенностей последней. На суммарном материале для генераций возраста 3—8 лет средняя частота аллеля Pur^+ составляет 0.74, что идентично для генераций 2—4 года на хозяйстве (0.73—0.74) (см. табл. 3), а размах варьирования частот между пробами

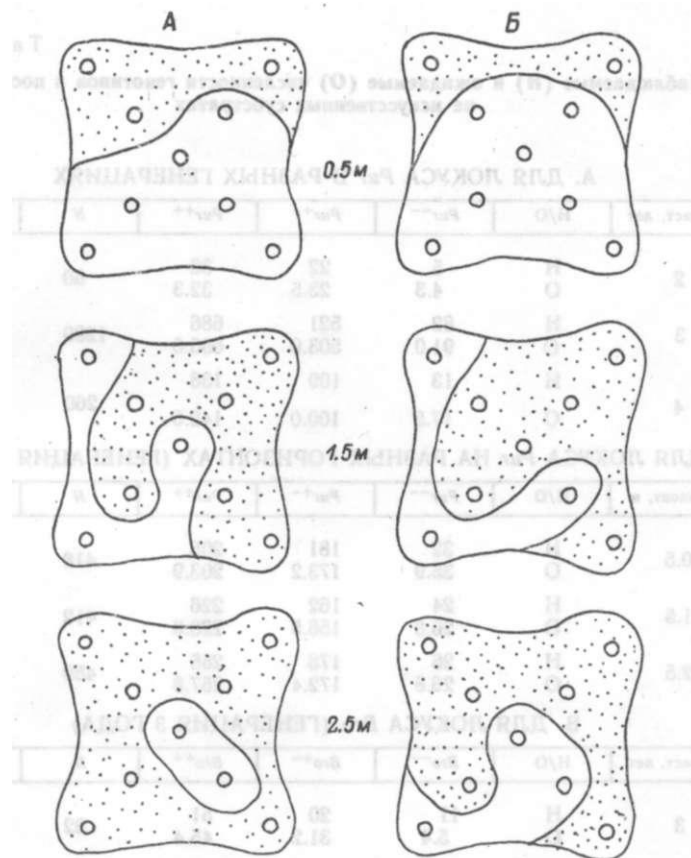


Рис. 7. Пространственное распределение в пределах хозяйства на разных горизонтах глубины (0,5, 1,5 и 2,5 м) частот разных признаков по окраске ноги среди 3-летних мидий:
 А — частота встречаемости аллеля Pur^+ (заштрихованная область — частота Pur^+ больше среднего значения для хозяйства — 0,73), Б — частота встречаемости гетерозигот по локусу Pur (заштрихованная область — частота Pur^+ больше среднего значения для хозяйства — 0,404)

незначителен (0,72—0,78). Однако сравнение разных генераций на литорали выявляет отчетливую тенденцию к уменьшению частоты аллеля Pur^+ с возрастом (см. рис. 5, Б). При этом 3-летние моллюски по частоте этого аллеля на литорали (0,86) существенно отличаются от мидий с хозяйства (0,72). В литоральном поселении для каждой генерации наблюдается избыток гетерозигот (см. табл. 7), достоверный ($P < 0,05$) на суммарном материале ($\chi^2 = 2,55$).

Группа фенотипов коричневой окраски. Ограниченность выборки, для которой могут быть определены генетический и аллельные частоты по локусу Bro , фактически позволяет охарактеризовать лишь поселение в целом. Для генерации 3-летних

Таблица 6

Наблюдаемые (Н) и ожидаемые (О) численности генотипов в поселении на искусственных субстратах

А. ДЛЯ ЛОКУСА *Pur* В РАЗНЫХ ГЕНЕРАЦИЯХ

Возраст, лет	Н/О	<i>Pur</i> [—]	<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
2	Н	5	22	33	60	0.22
	О	4.3	23.5	32.3		
3	Н	82	521	686	1289	1.65
	О	91.0	503.0	695.0		
4	н	13	109	138	260	2.11
	о	17.5	100.0	142.5		

Б. ДЛЯ ЛОКУСА *Pur* НА РАЗНЫХ ГОРИЗОНТАХ (ГЕНЕРАЦИЯ 3 ГОДА)

Горизонт, м	н/о	<i>Pur</i> [—]	<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
0.5	Н	32	181	205	418	0.85
	О	35.9	173.2	203.9		
1.5	Н	24	162	226	412	0.52
	О	26.8	156.5	228.8		
2.5	Н	26	178	255	459	0.48
	О	28.8	172.4	257.8		

В. ДЛЯ ЛОКУСА *Bro* (ГЕНЕРАЦИЯ 3 ГОДА)

Возраст, лет	н/о	<i>Bro</i> [—]	<i>Bro</i> ⁺⁻	<i>Bro</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
3	Н	11	20	51	82	10.53
	О	5.4	31.2	45.4		

Примечание. *N* — общее количество особей, экз.

моллюсков соотношение предполагаемых генотипов близко к равновесному, при этом наблюдается достоверный дефицит гетерозигот (см. табл. 6, *B*). Недостаток гетерозигот отмечен для каждого горизонта, причем частота аллеля *Bro*⁺ увеличивается с глубиной (см. табл. 5).

Дополнительную информацию о распределении фенотипов этой группы дает использование показателя суммарной частоты фенотипов, характеризующихся наличием коричневого пигмента, определяемой для выборки, из которой исключены моллюски с пурпурной ногой (при этой окраске наличие коричневого пигмента установить не удается). Полученный таким образом индекс *I_b* имеет тенденцию к увеличению с глубиной (см. табл. 5).

В отличие от фенотипов «пурпурной группы» фены «коричневой группы» по-разному представлены у моллюсков генерации 3 и 4 года (см. табл. 5). Недостаточный объем выборки не позволяет оценить частоту этих фенотипов для 2-летних мидий.

Имеющийся объем материала с литорального поселения также

Таблица 7

Наблюдаемые (Н) и ожидаемые (О) численности генотипов для локуса *Pur* в литоральном поселении

Возраст, лет	н/о	<i>Pur</i> ⁻	<i>Pur</i> ⁺	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>
3	Н	0	9	23	32
	О	0.6	7.8	23.6	
4	Н	1	13	20	34
	О	1.7	11.7	20.6	
5	Н	4	29	44	77
	О	4.4	28.1	44.5	
6	Н	3	33	30	66
	О	5.7	27.5	32.8	
7	н	1	15	12	28
	о	2.6	11.8	13.6	
8	н	1	7	6	14
	о	1.4	6.1	6.5	
	н	11	100	126	237
	о	15.7	90.6	130.7	

Примечание. *N* — общее количество особей, экз.

позволяет лишь в целом оценить частоты фенотипов этой группы (см. табл. 3). Следует отметить, что по этим показателям литоральные мидии ближе к 4-летним особям с хозяйства, чем к 3-летним.

Дополнительные характеристики фенотипической структуры дает оценка некоторых взаимодействий фенотипов двух групп — таких показателей, как частота встречаемости фенотипа *WHIT* (двойная гомозигота) и фенотипов *W/BP*, *B/WP* и *P/WB* (двойные гетерозиготы). Для 3-летних особей на хозяйстве отчетливо выражена тенденция к изменению указанных показателей с увеличением глубины (доля фенотипа *WHIT* — 1.67; 0.73; 0.22; и доля двойных гетерозигот — 1.44; 2.18; 2.18). Моллюски разных возрастов также различаются по частотам этих фенотипов, но судить о значимости этих различий имеющийся материал не позволяет. Наименьшие значения обоих показателей отмечены для литоральной банки (0.42 — доля фенотипа *WHIT* и 1.29 — доля двойных гетерозигот).

Использование обобщенных показателей фенотипической структуры (таких как *m* и *L*) дополнительно характеризует указанную систему. Значения этих характеристик достаточно близки для литорального и культивируемого поселений (см. табл. 3), а также у моллюсков разных возрастов в пределах хозяйства (см. табл. 5). Следует отметить статистически значимое снижение *m* с глубиной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Демографическая структура изученного поселения культивируемых мидий характерна для поселений на искусственных субстратах. Выставленные в море коллекторы для сбора спата в первый же год заселяются молодью мидий, и в первые годы существования хозяйства пополнение поселения за счет молодежи почти не происходит (Sukhotin, Kulakowski, 1992).

На изученном хозяйстве «разбавление» исходно одновозрастного поселения мидий почти не затрагивает центральную область и имеет два встречных направления: из кута идет заселение береговыми пришельцами, а с мористой стороны — молодью. При этом распределение мидий основного возрастного класса имеет вид симметричной перевернутой воронки, т. е. увеличение их доли с глубиной и снижение от центра к краям. Наиболее однородной в возрастном отношении областью является центральная часть хозяйства на глубине 1.5—2.5 м. Водоросли с сидящими на них мигрантами с береговых поселений дрейфуют по поверхности, что, вероятно, и объясняет указанное распределение мидий разных возрастных групп. Направление заселения хозяйства молодью обусловлено, очевидно, тем, что основная масса личинок поступает не изнутри хозяйства, а с основными течениями — со стороны пролива. 4-летние мидии колонизируют хозяйство в периферической области, наиболее близкой к берегам. Проникновение и тех, и других иммигрантов в центральную часть хозяйства препятствуют как надводные конструкции (дрейфующие водоросли удерживаются по краям хозяйства), так и сами субстраты с мидиями, предоставляющие поверхность для оседания большинства спата уже «на входе».

Проведенные нами ранее обследования поселений мидий в Кандалакшском заливе выявили четкую зависимость соотношения полосатых и бесполосых форм от условий обитания: доля полосатых минимальна в литоральных поселениях и максимальна — в сублиторальных (Сергиевский, Сухотин, 1990). Структура поселения мидий на хозяйстве в Обориной Салме вполне вписывается в общую картину: доля полосатых особей очень высока (80.5% для 3-летних), как и в других изученных хозяйствах по выращиванию мидий (не менее 70%). Пониженная доля полосатых мидий в литоральном поселении (в среднем 63.4%) также находится в соответствии с данными по другим поселениям.

На примере хозяйства в Обориной Салме нами впервые была достаточно подробно изучена пространственная структура отдельного поселения. Фенотипическая структура по признаку окраски раковины оказалась в высокой степени упорядоченной. Обращает на себя внимание сходство демографической и фенотипической структуры — наличие оси «кут—горло» и зонального градиента. Существенно, что пространственное распределение частоты встречаемости полосатых форм принципиально сходно

для моллюсков из разных генераций — 3-и 4-летних. Важен и тот факт, что для каждой из этих генераций доля полосатых выше на хозяйстве, чем на соседнем литоральном поселении. В совокупности с ранее полученными эти факты дают веские основания предполагать, что наличие или отсутствие фена «полосатости» скоррелировано с важнейшими физиологическими различиями маркированных им особей, а фенотипическая структура поселений в целом и особенности их пространственной организации формируются под действием селективных факторов.

Наследственно обусловленные признаки окраски раковины у моллюсков, как правило, оказываются связанными с физиологическими различиями организмов, а структура полиморфных популяций контролируется отбором (Clarke, 1978; Sergievsky, 1992). В основном эти данные получены для брюхоногих моллюсков, тогда как для двустворчатых комплексные исследования полиморфизма практически не проводились. Попытки выявить связь пигментации периостракума с другими признаками организма предпринимались и для *Mytilus galloprovincialis* из Черного моря (Булатов, Звездина, 1987; Шурова, 1987, 1989) и для *M. edulis* (Newkirk, 1980). Моллюски с черной и коричневой окраской раковины различаются по интенсивности дыхания и особенностям биссусообразования (Сагайдачный, Лучина, 1986, 1987; Булатов, Звездина, 1987). Соотношение форм с разной окраской зависит от типа поселения: в мелководных поселениях на скалах преобладают черные, а в глубине на илистых грунтах — коричневые (Иванов и др., 1989; Булатов, Иванов, 1990). Показан наследственный характер этого признака с доминированием черной окраски (Innes, Haley, 1977). Вместе с тем имеются данные, что степень меланизации конхиолинового слоя зависит от освещения и может меняться на протяжении жизни моллюсков (Trevelyan, Chang, 1987). Это заставляет относиться к использованию признака «пигментация конхиолинового слоя» в популяционных исследованиях с осторожностью. Используемый нами признак «полосатости» связан с особенностями микроструктуры призматического слоя и не меняется на протяжении жизни. Наличие полос определяется генетически и не связано с признаками меланизации конхиолина (Innes, Haley, 1977). Это позволяет с достаточной долей уверенности интерпретировать фенотипическую структуру поселений по этому признаку как отражение их генотипической структуры. Полученные нами данные позволяют рассматривать фен «полосатости» как весьма перспективный маркерный признак в популяционных исследованиях мидий.

Использование нескольких независимых систем признаков в популяционно-фенетическом анализе дает более цельное представление об организации изучаемых популяций. В нашем случае использованы две системы: 1) структура призматического слоя раковины и 2) типы пигментов и особенности их распределения на ноге. Если признаки окраски раковины постоянно используются

в популяционных исследованиях мидий (см. выше), то применение изменчивости окраски ноги для решения популяционных задач по литературе нам неизвестно. Полученные нами данные по Обориной Салме и другим поселениям (Сергиевский, Сухотин, 1992) дают все основания считать использование этой системы признаков весьма перспективным. В отличие от окраски раковины, где реально выделяются только 2 фенотипа, в окраске ноги легко идентифицируются 12 фенотипов, классификация которых строится по комбинаторному принципу. Такая система позволяет при популяционном анализе использовать сочетание характеристик как фенотипического разнообразия в целом, так и отдельных фенов. Две группы фенов выделяются по типу пигмента — пурпурный и коричневый; варианты распределения пигмента в каждой группе сходные. Высказанное нами ранее предположение о характере наследования окраски ноги у мидий находит веское подтверждение в характере распределения частот основных фенотипов в исследуемом поселении. Для обоих предполагаемых локусов *Pur* и *Bro* наблюдаемые и ожидаемые частоты генотипов находятся в высокой степени соответствию Харди—Вайнберга для генерации как 3-летних, так и 4-летних мидий. Следует отметить, что только в условиях марикультуры возможно получить достаточно репрезентативную выборку моллюсков одной генерации, что необходимо для анализа соответствия частот генотипов распределению Харди—Вайнберга.

Для наиболее массовой генерации 3-летних мидий как фено-, так и генотипические частоты очень стабильны в пределах плантации. Наличие достаточно плавного клина по частоте аллеля Pur^+ лишь оттеняет эту стабильность. Различия выявляются при сравнении разных генераций — 3-й 4-летние моллюски определенно характеризуются разными частотами фенотипов «коричневой» группы. Частотные характеристики 4-летних мидий с хозяйства близки к полученным для совокупности разновозрастных моллюсков с литорального поселения, откуда они, вероятно, и мигрировали на хозяйство. Небольшие объемы выборок каждого возраста с литорали позволяют оценить лишь частоту аллеля Pur^+ , которая явно ниже у старших генераций. Имеющиеся материалы не позволяют судить, является ли это снижение результатом отбора против аллеля Pur^+ на литорали, либо разные генерации изначально различаются по частоте этого аллеля.

По-видимому, фены окраски ноги если и подвержены действию отбора, то лишь в незначительной степени. Об этом свидетельствует относительно невысокая изменчивость фено- и генотипов и их соответствие распределению Харди—Вайнберга как в пределах данного поселения, так и при сопоставлении разных популяций в пределах Белого моря. Такие достаточно нейтральные фены могут служить хорошими маркерами при разделении генетически изолированных популяций (Яблоков, 1980). В случае с мидиями поселения из Белого и Баренцева морей четко разли-

чаются по частотам фенотипов (Стрелков, 1992). Мидии, обитающие в одном месте, но принадлежащие к разным поколениям, могут иметь различное происхождение. Оно также может быть маркировано относительно нейтральными фенотипами — различия между 3- и 4-летними моллюсками на хозяйстве по фенотипам «коричневой» группы, вероятно, именно такого рода.

Фенотипы полосатости раковины, напротив, можно охарактеризовать как подверженные действию отбора. Об этом свидетельствует высокая степень изменчивости частоты этих фенотипов как в пределах одного поселения, так и между поселениями, а также четкая связь частоты полосатых особей с типом местообитания (Сергиевский, Сухотин, 1990). В пределах хозяйства в Обориной Салме частота встречаемости полосатых особей закономерно меняется с глубиной и в зависимости от местоположения станции, причем сходным образом для мидий разных поколений (3- и 4-летних). Достаточно выразительное сходство пространственной демографической и фенотипической (по признаку полосатости) структуры поселения мидий дополнительно свидетельствует, что последняя формируется под сильным воздействием селективных факторов.

Наглядно демонстрирует специфику использования двух систем признаков при популяционном анализе сопоставление разновозрастных мидий на литорали: быстрое выравнивание частоты полосатых после 3 лет в сочетании с различиями поколений по частоте аллеля Pur^+ (см. рис. 5).

Единовременное использование «нейтральной» и «селективной» систем фенотипических маркеров позволяет решать достаточно широкий круг популяционных задач.

ЛИТЕРАТУРА

- Булатов К. В., Звездина Т. Ф. Различия в прикреплении к субстрату мидий разных генотипов // Цитол. и генет., 1987. Т. 21. № 1. С. 71–72.
- Булатов К. В., Иванов В. Н. Популяционная структура мидий Черного моря // 5 Всесоюз. конфер. по промысл. беспозвоночным: Тез. докл.— М., 1990. С. 104–105.
- Гершанович А. Д. Аквакультура в европейских странах // Рыб. хоз-во, 1988. № 9. С. 16–19.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия.— М., 1991. 271 с.
- Иванов В. И., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. Биология культивируемых мидий.— Киев, 1989. 112 с.
- Сагайдачный А. Ю., Лучина Н. П. Дыхание мидий северо-восточной части Черного моря // Ин-т океанологии АН СССР.— М., 1986. 14 с. (Деп. в ВИНТИ 26.06.86, № 4681—В).
- Сагайдачный А. Ю., Лучина Н. П. Цветовой полиморфизм и дыхание черноморских мидий // Биол. объектов марикультуры: Экол. и культивир. беспозвоноч. и водорослей.— М., 1987. С. 49–51.
- Сергиевский С. О., Сухотин А. А. Подходы к популяционно-генетическому анализу *Mutilus edulis* в Кандалакшском заливе Белого моря // Проб. изуч., рац. использ. и охраны природ. ресурсов Белого моря: Тез. докл. 4 регион. конфер.— Архангельск, 1990. С. 112–114.

- Сергиевский С. О., Сухотин А. А.* Демографическая и фенетическая структура поселения культивируемых мидий // Тез. докл. 5 регион. конфер. по Белому морю.— Петрозаводск, 1992. С. 244—246.
- Стрелков П. П.* Фенетическое сравнение поселения мидий из Белого и Баренцева морей // Тез. докл. 5 регион. конфер. по Белому морю.— Петрозаводск, 1992. С. 149—151.
- Шурова Н. М.* Различия в отношении к солености у мидий *Mytilus galloprovincialis* разных фенотипов в Черном море // 8 Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков: Автореф. докл.— Л., 1987. С. 255—256.
- Шурова Н. М.* Фенотипические различия показателей роста культивируемых черноморских мидий // Науч.-техн. пробл. марикультуры: Тез. докл. Всесоюз. конф.— Владивосток, 1989.— С. 138—139.
- Яблоков А. В.* Фенетика: эволюция, популяция, признак.— М., 1980. 136 с.
- The Biology and Cultivation of Mussels.* International Symposium on mussels: Spain, 1989.—Aquaculture, 1991. Vol. 94. N 2/3.
- Clarke B.* Some contributions of snails to the development of ecological genetics // Ecological genetics: the interface. R. F. Brussard (Ed.).— Academic Press, N. Y., 1978. P. 159—170.
- Innes D. J., Haley L. E.* Inheritance of a shell colour polymorphism in the mussel // J. Heredity, 1977. Vol. 68. P. 203—204.
- Marine Mussels: Their Ecology and Physiology.* B. L. Bayne (Ed.). Cambridge Univ. Press, 1976. 506 p.
- Mason J.* The cultivation of the European mussel *Mytilus edulis* L. // Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev., 1972. Vol. 10. P. 437—460.
- Mussel Culture and Harvest: a North American Perspective.* R. A. Lutz (Ed.). Elsevier Sci. Publ. Corp., Amsterdam, 1980. 339 p.
- Newkirk G. F.* Genetics of shell colour in *Mytilus edulis* L. and the association of growth rate with shell colour // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1980. Vol. 47. P. 89—94.
- Sergievsky S. O.* A review of ecophysiological studies of the colour polymorphism of *Littorina obtusata* (L.) and *L. saxatilis* (Olivi) in the White Sea // Proc. 3 International Symp. on Littorinid Biol., 1992. P. 235—245.
- Sukhotin A. A., Kulakowski E. E.* Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P. 59—73.
- Trevelyan G. A., Chang E. S.* Light-induced shell pigmentation in post-larval *Mytilus edulis* and its use as a biological tag // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1987. Vol. 39. P. 137- 144.

Summary

S. O. Sergievsky, A. A. Sukhotin

DEMOGRAPHICAL AND PHENOTYPICAL STRUCTURE OF CULTURED MUSSEL POPULATION (KANDALAKSHA BAY, THE WHITE SEA)

In July 1991 the demographical and phenotypical structure of *Mytilus edulis* L. settlement on mussel culture farm in Chupa Inlet of the White Sea have been studied. The system of phenetic features have been worked out for the purposes of population analysis. It includes 1. shell colour of molluscs (presence/absence of radial streaks) and 2. foot pigmentation (combination of two types of pigments — „purple” and „brown”). Age and phenetic structure of the investigated settlement on shell colour appeared to be spatially organized and differ from the structure of tidal settlement located nearby. Number of mussels with streaks on shells were maximal in surface water layer (0.5 m) and at the edges of the farm. In the whole the insignificant variability of frequencies of foot colour phenotypes have been observed within the farm. However mussel age classes of 3 and 4 years differed in phenetic composition.