

УДК 594.124 (262.5)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Золотницкий А.П.

Исследование закономерностей прохождения половых циклов и реализация исторически сложившихся адаптаций, связанных с размножением различных видов гидробионтов, представляет теоретический интерес для сравнительной и эволюционной физиологии и экологии [1-3]. В то же время выявление экологических механизмов, обеспечивающих их устойчивое воспроизводство, является основой биотехнологий культивирования тех или иных видов водных организмов [4-6].

Двустворчатый моллюск мидия – *Mytilus galloprovincialis* Lam. является важным промысловым видом и одним из наиболее перспективных объектов культивирования в Черном море [7-9]. В связи с этим для разработки теоретических основ марикультуры моллюсков большое значение приобретает исследование закономерностей размножения мидии в связи с особенностями биотопа.

В большинстве имеющихся работ материалы о процессах размножения черноморской мидии базировались либо на результатах планктонных съемок, характеризующих сроки появления и концентрации личинок этого вида в различных районах моря, либо на анализе прижизненных (витальных) препаратов [10-13]. Вместе с тем, общеизвестно, что визуальное определение стадий зрелости не дает полного представления о процессах, происходящих в генеративной ткани [14], что и обуславливает проведение более детальных гистологических исследований закономерностей прохождения половых циклов в различных районах Черного моря, что и явилось целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор проб осуществлялся в Керченском проливе, западном побережье Крыма (лиман Донузлав), северо-западной части Черного моря (Тендровский залив) и у побережья Северного Кавказа (мыс Большой Утриш). Моллюсков собирали с коллекторов и обрастаний пирса, распределяли на размерные группы с интервалом 5 мм. При индивидуальном анализе измеряли длину и высоту раковины, определяли общую массу соматических тканей, гонад, гепатопанкреаса. Отдельные участки половых желез фиксировали в жидкости Буэна и после 3 - 4-недельного выдерживания обрабатывали по общепринятым методикам – проводили через

спирты возрастающей концентрации и ксилол, после чего заливали в парафин. Серийные сагиттальные и фронтальные срезы, толщиной 5 - 7 мкм окрашивали железным гематоксилином и азаном по Гейденгайну [15]. Для выявления наличия гликопротеиновых веществ проводили ШИК-реакцию по Мак-Манусу и Хочкиссу, с докраской квасцовым гематоксилином и оранжем Ж с контролем амилазой [16].

Для характеристики функционального состояния гонад использовали следующие показатели: размеры ацинусов, число половых клеток, размеры их и ядер, количество ядрышек, степень заполнения цитоплазмы желтком. Всего обработано 282 проб гонад мидии, собранные в разные периоды годового цикла.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения состояния желез в различные сезоны года в репродуктивном цикле мидии было выделено 6 стадий зрелости гонад: 1 – половой инертности (индифферентного состояния), 2 – начало гаметогенеза, 3 – интенсивного гаметогенеза, 4 – преднерестового состояния, 5 – созревания и нереста, 6 – посленерестовой перестройки (рис. 1). В целом, сходную картину этапности развития половых желез черноморской мидии выявили и другие авторы [17-19]. На основе выделенных стадий зрелости нами проанализированы сезонные изменения в гонадах самок в течение годового репродуктивного цикла.

Описание состояния половых желез мы начнем с летнего периода, когда завершается нерест мидии и большая часть особей переходит в стадию половой инертности (рис.1). Как правило, в июне, в гонадах основной части популяции моллюсков, завершаются процессы резорбции невыметанных зрелых яиц и ооцитов различных фаз периода трофоплазматического роста. Гонады в это время представлены практически одной соединительной тканью с "вкраплениями" мелких (140 - 170 мкм) сжатых ацинусов (ампул) с гониями, размером 7 - 10 мкм неопределенной половой принадлежности – индифферентное состояние или 1 стадия зрелости (рис. 1.1). У отдельных особей пол можно определить по наличию в ампулах мелких ооцитов генеративной фазы. Указанное состояние половых желез обычно продолжается до середины июля, после чего начинается новый цикл гаметогенеза.

Со второй половины июля в гонадах самок начинается процесс перехода оогоний в ооциты генеративной фазы (малого роста), во время которого наиболее значительные изменения происходят в ядре – период ядерных преобразований (2-ая стадия зрелости). Размеры ацинусов увеличиваются до 240 – 250 мкм, ооцитов до 20 – 25 мкм (рис.1.2), в соединительной ткани появляются включения гликогена. В августе процессы гаметогенеза резко интенсифицируются, в гонадах самок видны ооциты разных фаз трофоплазматического роста, в цитоплазме которых происходят процессы вителлогенеза – синтеза и отложение в цитоплазме желтка (3-я стадия зрелости). Размеры ацинусов увеличиваются до 280 – 300 мкм (рис. 1.3), площадь соединительной ткани заметно уменьшается. В это время в ацинусах наблюдается заметная асинхронность роста ооцитов, которые находятся на разных стадиях роста.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

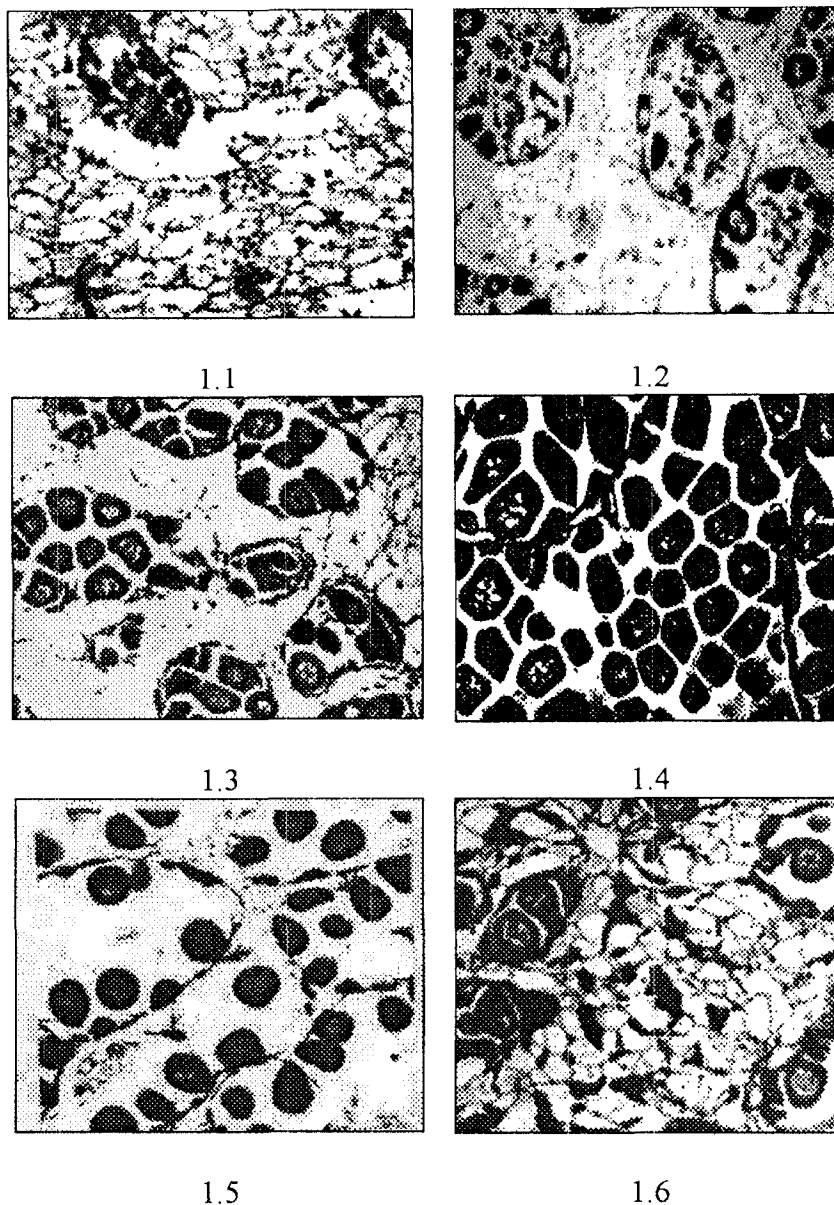


Рис. 1. Стадии зрелости половых желез черноморской мидии. 1.1 – индифферентное состояние (1 стадия); 1.2 – начало гаметогенеза (2 стадия); 1.3 – интенсивный гаметогенез (3 стадия); 1.4 – преднерестовое состояние (4 стадия); 1.5 – созревание и нерест (5 стадия); 1.6 – посленерестовой перестройка (6 стадия).

К концу августа в гонадах моллюсков происходит завершение процессов гаметогенеза – в ооцитах самок заканчиваются процессы дейтоплазматического

роста, они достигают размера 50 – 55 мкм, но все они еще остаются связанными с базальной мембраной своеобразным цитоплазматическим выростом – «ножкой». Такое состояние гонад можно определить как 4-ую стадию зрелости (рис. 1.4).

Процессы нереста обычно протекают до середины октября, хотя могут и сдвигаться в ту или иную сторону в зависимости от гидрометеорологических условий. С конца октября до конца ноября в гонадах моллюсков начинается посленерестовая перестройка – атрезия невыметанных зрелых половых клеток (6-я стадия зрелости) и фагоцитоз некротической клеточной массы. Вместе с тем, в отличие от завершающих фаз весеннего нереста эти процессы не заканчиваются переходом гонад в индифферентное состояние. Параллельно с резорбцией невыметанных гоноцитов, в конце ноября – начале декабря в гонадах начинается новая волна гаметогенеза, с той лишь разницей, что развитие половых клеток протекает более медленно, чем летом, что обусловлено значительно более низкой, чем летом температурой воды. Однако, несмотря на это процессы оогенеза завершаются в сжатые сроки, и уже к концу января – началу февраля особи вновь готовы к очередному нересту.

Зимой картин массовой резорбции половых клеток в гонадах не наблюдались, атрезии подвергались лишь наиболее крупные, готовые к нересту ооциты, завершившие трофоплазматический рост. Параллельно этому процессу происходил рост других вителлогенных ооцитов, которые, достигнув дефинитивного состояния, вновь подвергались некробиозу и лизису. Кроме того, в это время наблюдалось появление новых ацинусов, при одновременном уменьшении площади соединительной ткани. Низкая температура воды в зимнее время синхронизирует завершающие процессы трофоплазматического роста и переход разных размерных групп моллюсков в преднерестовое состояние. Сопряженное протекание процессов резорбции и возобновления роста ооцитов осуществлялось до тех пор, пока физиологическое состояние особей не приходит в соответствие с экологическими условиями, необходимыми для перехода моллюсков в нерестовое состояние. Следует отметить, что в весенний преднерестовый период гонады мидии хорошо отличаются от «августовских» особей более сильным развитием генеративных элементов и у моллюсков летней генерации между ампулами наблюдается более значительное развитие соединительнотканной прослойки.

Основным триггером этих процессов являлся прогрев воды до 8 – 9°C, инициирующий нерест, которые по мере последующего повышения температуры воды еще больше интенсифицируются, наиболее активно протекая при 14 – 15°C. О нижней границе нерестовых температур свидетельствует тот факт, что мидии, взятые из естественных условий обитания и перенесенные в аквариальные условия (где температура воды составляла 5 – 6°C) не нерестились. Однако при повышении температуры воды до 8 – 10°C начинался вымет половых клеток. Весенний нерест обычно протекает с апреля до начала или середины мая. Сравнительно быстрый прогрев воды до 15 – 17°C в значительной степени синхронизирует процессы размножения разноразмерных особей популяции и способствует массовому нересту особей.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Последующее возрастание температуры до 20⁰С и выше блокирует гаметогенетические процессы и останавливает размножение, после чего начинается период посленерестовой перестройки. Поскольку циклы гаметогенеза протекают в разные сезоны года и при разной температуре воды, очевидно, что сумма эффективных температур (D, сумма градусо-дней) будет различна [10]. Сопоставление протекания цикла развития гонад с изменениями температуры воды показало, что для зимнего гаметогенеза величина D составляла 490 – 550 градусо-дней, тогда как для летнего периода развитие женских половых клеток происходило при “сумме тепла” почти в два раза большей: 860 – 1020 градусо-дней. Аналогичное явление отмечается не только у мидии, но также и у некоторых других видов моллюсков, например, гребешка, макры [16].

Указанная этапность прохождения годового цикла развития гонад мидии характерна для некоторого “среднего” хода гаметогенеза, синхронизированного со среднемноголетней динамикой термического режима и трофическими условиями Керченского пролива. Гидрометеорологические условия, в первую очередь температура и, по-видимому, соленость и трофическая база, могут вносить существенные коррективы как на сроки прохождения полового цикла, так и синхронизацию нереста популяции.

Гистологический анализ гонад и данные планктонных съемок по распределению и численности личинок в акватории свидетельствовали, что весенний нерест может заметно сдвигаться или даже не реализовываться, особенно в весенний нерестовый период. У мидии Керченского пролива в отдельные годы наблюдаются значительные изменения в годовом цикле развития гонад и нересте особей и популяций. Нами обнаружено [20], что зимой, при благоприятных термических условиях, мидии могут нереститься не только весной и осенью, но и зимой. В отдельные теплые зимы, например, 1983, 1986 и 1991 гг., при гистологическом обследовании гонад моллюсков Керченского пролива наблюдались процессы опустошения ампул в феврале, указывающие о прошедшем частичном нересте особей. Реализация третьего нереста характерна для мидии из южных акваторий Черного моря, с более высокой зимней температурой воды, о чем свидетельствуют данные об высокой концентрации личинок этого вида у южного берега Крыма [13, 19, 21].

Зимний нерест может происходить при более низкой, чем 8 – 10⁰С температуре воды, но при дополнительном влиянии других факторов, в частности, при изменении солености воды. Нами было обнаружено, что зимой (в феврале) при температуре 4 – 5⁰С, после ветров южного направления, при быстром возрастании (перепаде) солености на 2 – 3 ‰, в проливе происходило значительное увеличение концентрации личинок. Этот факт можно было бы отнести за счет переноса личинок с более теплого предпроливного пространства. Однако, оказалось, что температура воды в этом районе также была субнерестовой, близкой к 5 – 6⁰С, т.е. несколько ниже 8⁰С. Вероятно, перепад температуры и солености инициирует продуцирование биологически-активных веществ нейроэндокринной системы (НЭС) моллюсков, которые вызывают изменение гормонального баланса половых и стероидных

гормонов (гидрокортизона, кортикостерона и др.), в результате чего происходит эмиссия половых клеток – нерест особей [6, 22, 23].

Каждый год характеризуется своими специфическими гидрометеорологическими условиями, которые могут существенно изменить прохождение репродуктивного цикла. В условиях затяжной холодной весны и медленного прогрева воды, когда вплоть до мая температуре может сохраняться на уровне 10 – 12^oC происходит смещение сроков массового размножения моллюсков на более поздний период – май – июнь, что зарегистрировано нами и другими авторами в разные годы. Это приводит к более длительному во времени, вялотекущему нересту особей разных размерных групп, обусловленному неполным (частичным), порционным выметом зрелых половых клеток, что приводит к нарушению синхронности размножения популяции. Но в данном случае картин полной атрезии желтковых ооцитов и перехода гонад в индифферентную стадию не наблюдается. Температура воды, превышающая нерестовую, блокирует нерест и вызывает процессы массовой резорбции половых клеток. Однако, после непродолжительного периода остановки развития половых клеток, в июле начинается новая волна гаметогенеза, причем трофический материал, образующийся в процессе атрезии гамет, используется на последующие синтетические процессы в гонадах. Следствием этого является раннее и более мощное развитие генеративной ткани и соответственно, более высокий репродуктивный потенциал популяции. Иными словами, основной период весеннего нереста мидии как бы переносится на осеннее время. Начинаясь понижение воды инициирует более раннее начало осеннего нереста, что удлиняет личиночный период жизни мидии, ввиду продолжительного, более растянутого, чем обычно периода оседания различных генераций (когорт) спата на естественные или искусственные субстраты.

В предельном случае, при холодной зиме и весне, с последующим очень быстрым прогревом воды (когда в конце мая температура становится выше 18 – 20^oC) размножение моллюсков, едва начавшись, прекращается – происходит «срыв» нереста. Однако полной атрезии желтковых ооцитов и их переходе в индифферентную стадию не происходит. На гистологических препаратах гонад самок в это время видно, что в половых железах вновь возобновляются процессы гаметогенеза. Вследствие этого в августе гонады особей представлены ацинусами, заполненными, преимущественно, зрелыми половыми клетками, с узкими тяжами соединительной ткани между ними. Следовательно, нереализованный в полной мере весенний нерест как бы переносится на осень. Таким образом, с помощью резорбционных процессов к осени популяция моллюсков в значительной мере сохраняет и реализует свой биотический потенциал, недоиспользованный в весенний период. Сдвиги в процессах размножения в значительной степени десинхронизируют период нереста популяции, делая его более растянутым.

Если теперь обратиться к материалам по другим районам Черного моря, то можно обнаружить, что отклонения от обычного хода гаметогенеза, имеющие место в Керченском проливе вызванные гидрометеорологическими условиями, для других районов являются не исключением, а уже правилом. Изучение полового цикла мидии в оз. Донузлав показало, что развитие половых желез мидии в нем протекало по

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

схеме, аналогичной таковой для моллюсков Керченского пролива [5]. В этой акватории так же наблюдались два четко выраженных цикла гаметогенеза – короткий летне-осенний (июль – август) и растянутый – зимнее-весенний. Зимний нерест, вследствие пониженной температуры воды ($-0,7 - 2^{\circ}\text{C}$) и практически ежегодного образования в акватории залива льда, как правило, не реализуется. Последующий, сравнительно быстрый прогрев воды, начинающийся с мелководий и захватывающий более глубокую часть озера, инициирует синхронный нерест моллюсков, пик которого происходит, как правило, на май. После весеннего нереста, как и в проливе, наблюдалось кратковременное состояние половой инертности, после чего в июле начинается новая волна гаметогенеза и в конце августа – начале сентября мидии уже готовы к размножению. Однако в связи со значительной закрытостью залива и, как следствие этого, более высокой прогреваемостью вод в летний период, снижение температуры до $18 - 19^{\circ}\text{C}$.- нерестового порога происходит лишь в сентябре, что сдвигает период массового нереста на конец сентября – начало октября. В свою очередь это приводит к более позднему завершению процессов атрезии не выметанных половых клеток и посленерестовая перестройка в гонадах совпадает с новым гаметогенетическим циклом. Таким образом, половой цикл мидии оз. Донузлав протекает практически аналогично таковому Керченского пролива [20], с небольшими сдвигами во времени периодов массового весеннего и осеннего размножения.

В то же время, при анализе планктонных проб обнаружено, что весеннее оседание спата на коллекторы часто бывает немногочисленным и не обеспечивает необходимого количества моллюсков на искусственных субстратах. В значительной степени это было обусловлено тем, что весной, в период установки ГБТС в планктоне озера регулярно наблюдалась низкая концентрация личинок ($5 - 30$ экз./м³), что и обуславливало весьма слабое оседание молоди на коллекторы, тогда как осенью численность осевшей молоди была высокой (в пределах $3 - 5 \cdot 10^3$ экз./м). Анализ изменений, происходящих в гонадах и сопоставление их с динамикой ряда абиотических факторов среды ($T^{\circ}\text{C}$, S %, pH, O₂) показал, что в марте – апреле в период созревания гонад и нереста моллюсков в верховьях оз. Донузлав наблюдается сильное распреснение воды. Оно обусловлено таянием снега и дождями, вследствие чего соленость снижается с $17 - 17,5$ до $11 - 12$ % (рис. 2).

Так, имеющиеся в литературе данные свидетельствуют, что пониженная соленость наиболее отрицательно воздействует на зрелые половые клетки у *M. edulis* [24, 25]. В то же время показано, что наиболее чувствительными к изменению осмотической концентрации оказались клетки, находящейся в фазе синтеза белка и при гипотонии происходит блокирование мейотических процессов на стадии промета-, мета- и анафаза [26]. Если учесть, что вымет ооцитов у моллюсков происходит на метафазе I деления созревания профазы мейоза, то весьма вероятно, резкий перепад солености приводит к абберациям мейотического аппарата и массовой аномалии выметываемых половых клеток. Кроме того, возможен и третий механизм влияния гипотонии на высокую смертность мидии в раннем онтогенезе.

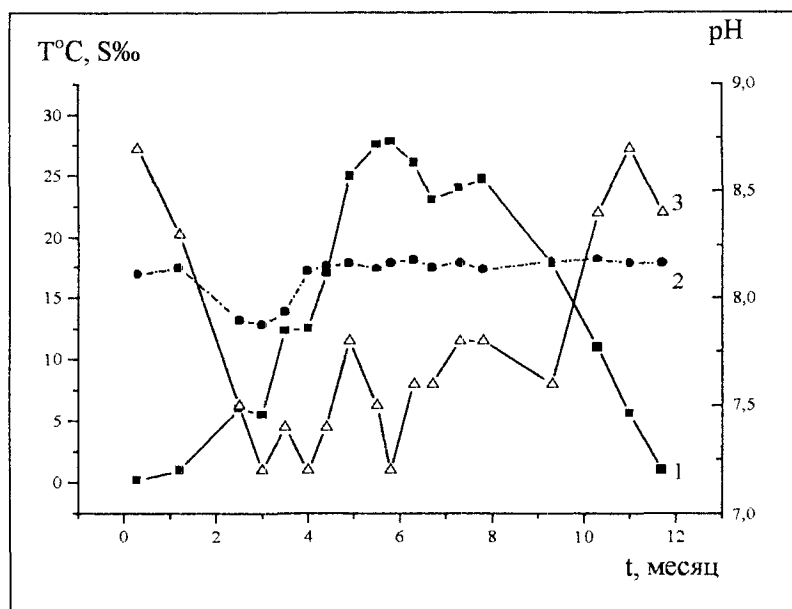


Рис. 2. Динамика температуры (1), солёности (2) и рН (3) воды в оз. Донузлав в течение года.

Как видно на рис. 2, параллельно с резким снижением солёности значительно уменьшается и рН.

Между тем, хорошо известно, что изменение рН вызывает изменение клиренса нейросекреторных и стероидных гормонов и переход моллюсков в нерестовое состояние, на чем основан метод получения от них зрелых половых клеток путем добавки в воду перекиси водорода (H_2O_2). В связи с этим, вполне вероятно, что перепад солёности индуцирует abortивный нерест моллюсков в фазе незавершенного трофоплазматического роста, т.е. особей, половые клетки которых не достигли дефинитивного состояния.

Анализ имеющихся данных по другим районам Черного моря показал, что описанная выше схема прохождения полового цикла характерна и для других районов моря. При гистологическом анализе половых желез мидии, собранных нами у мыса Б. Утриш (побережье Северного Кавказа) обнаружено, что там цикл развития гонад был во многом сходен с таковым в проливе, но в то же время наблюдались определенные различия. Основное отличие заключалось в том, что в этой акватории зимний нерест моллюсков происходил не эпизодически, а достаточно регулярно, что отмечено и другими авторами.

Это обусловлено тем, что зимой в указанном районе моллюски существуют при субнерестовой температуре воды, близкой к 6-7°C (рис. 2), и даже небольшие перепады температуры воды вызывают нерест моллюсков. Кроме того, раннее начало и достаточно длительное протекание нерестового периода часто приводит к т. н. «капельному» вымету половых клеток, т. е. растянутости и десинхронизации нерестового периода. Это подтверждает существующее эмпирическое обобщение о

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

том, что вид, распространенный в зоне умеренного климата, характеризуется более длительным нерестовым периодом в южной части его ареала. В осенний период, по мере постепенного снижения температуры воды, вымет зрелых половых продуктов мидии северного побережья Кавказа осуществляется сравнительно в сжатые сроки, сходно с таковым Керченского пролива.

Аналогичный ход полового цикла наблюдается и у мидии южного берега Крыма. Судя по материалам разных авторов, полученных на основе изучения планктонных проб и гистологического анализа, у мидии в зимнее время, как правило, осуществляется 3-й нерест. Поскольку он происходит в условиях нижней границы нерестовых температур, то по данным А. В. Пирковой [4, 19] он нередко приводит к растянутости (размытости) весеннего периода размножения моллюсков. В связи с этим весной часто отсутствует четкий пик массового размножения мидии, синхронное размножение популяции моллюсков, большей частью, осуществляется осенью. В то же время при сравнительно холодных веснах зимнее размножение не реализуется, а это, в свою очередь, приводит к синхронизации нереста популяции. Об этом свидетельствуют данные, полученные на мидиях черноморского побережья Болгарии [9], где годовой ход температуры близок к таковому берегов Крыма и Кавказа.

Заметно иное прохождение полового цикла наблюдается в северных районах Черного моря. При общей схожести этапности прохождения полового цикла в Гендровском заливе с другими районами Черного моря, здесь имели место заметные различия в хронологии его отдельных фаз, что существенно отражается на процессах нереста популяции, численности личинок в планктоне и, соответственно, на интенсивности и продолжительности оседания на естественные или искусственные субстраты. Судя по среднесезонным данным, в Гендровском заливе в течение года наблюдается более низкая температура воды, составляющая около 10°C [29]. Зимой на акватории происходит образование льда, что приводит к более позднему ее прогреву весной, а также более низким значениям температуры воды летом (рис. 2).

Гистологический анализ гонад, а также материалов планктонных съемок, собранных в Гендровском заливе, показал, что зимний нерест в этом районе, как правило, не реализуется из-за значительно пониженной температуры воды и замерзания его вод. Поздний прогрев и более медленное возрастание температуры воды весной сдвигает начало нереста на май – июнь, т.е. в более поздние сроки, чем в Керченском проливе. Как и в аномальные годы в проливе, в Гендровском заливе это приводит к растянутому, более продолжительному нересту особой разных размерных групп, обусловленному порционным выметом зрелых половых клеток и десинхронизацией размножения всей популяции.

В этом случае картин полной атрезии желтковых ооцитов и перехода гонад в индифферентную стадию не наблюдается. В большинстве случаев, на фоне сравнительно кратковременного прекращения нереста, вызванного повышенной температурой воды, летом, в июле, начинается новая летне-осенняя волна гаметогенеза. Это удлиняет сроки пребывания личинок мидии в планктоне из-за более продолжительного и растянутого периода оседания различных генераций

(когорт) спата на естественные или искусственные субстраты. Вместе с тем, такой ход полового цикла не постоянен. В разные годы климатические условия и, в первую очередь, температурный режим, могут вносить значительные коррективы в протекание весеннего цикла гаметогенеза. При более благоприятных температурах воды в зимне-весенний период нерест мидии может осуществляться в более ранние сроки, причем протекать достаточно синхронно, о чем свидетельствуют характерные пики численности личинок и более раннее и интенсивное оседание спата на коллекторы.

Анализ собственных и имеющихся литературных материалов по всем акваториям показал, что независимо от биотопа начальные стадии гаметогенеза (пролиферация гоний и переход их в ооциты генеративной фазы, а также начало трофоплазматического роста) протекают у моллюсков в одни и те же сроки: летом (конец июня – начало июля) и поздней осенью – зимой (ноябрь-декабрь), что позволяет предполагать наличие у моллюсков эндогенного, генетически закрепленного, пускового механизма, инициирующего пролиферацию гоний и переход их к последующим фазам гаметогенеза. Сигналом для реализации этих процессов могут быть абиотические факторы среды – фотопериод (принимая во внимание тот факт, что их начало совпадает с периодами, близкими к наибольшей и наименьшей длине светового дня), критические, выходящие за пределы биокинетической зоны, значения температуры воды или резорбционные процессы, происходящие в это время в гонадах.

Несмотря на огромную важность температуры воды в жизнедеятельности моллюсков, она вряд ли является триггером, инициирующим ранние стадии гаметогенеза мидии. Они осуществляются не только в холодные, но и теплые зимы, а в летнее время – как в условиях высокой температуры (до 30°C), так и при пониженном тепловом фоне, когда она не поднимается выше 20–22°C. Синхронизатором указанных процессов на наш взгляд является фотопериод, который наиболее устойчив в своей динамике, не зависит от других воздействий и имеет четкую сезонную периодичность [30, 31]; его влияние может быть лишь модифицировано комплексом внешних условий. По-видимому, длина светового дня, а также функциональное состояние организма – процессы резорбции и лизиса невыметанных половых клеток являются своеобразным сигналом, после которого включается НЭС моллюсков, индуцирующая синтез стероидных гормонов, которые, в свою очередь, стимулируют размножение половых клеток ранних фаз гаметогенеза. Это предположение подтверждается данными, указывающими на эндокринную регуляцию как процессов резорбции, так и митотических делений гоний, осуществляемых под влиянием нейрогормонов, синтез и продукция которых осуществляется церебро-плевральными и висцеральными ганглиями [6, 22, 23].

Прохождение последующих стадий трофоплазматического роста мидии зависит как от термического режима, так и трофических условий местообитания. Это предположение подтверждается тем, что процессы гаметогенеза быстрее протекают при высокой температуре воды, и лишь ее экстремальные значения могут приостанавливать оо- и сперматогенез, тогда как пищевой фактор может играть существенное значение в формировании фонда зрелых половых клеток и влиять на

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

их качество [1, 3, 19]. В настоящее время показано, что пищевой фактор может с успехом перекрывать действие температуры воды [3, 19]. В свете полученных данных, представляется весьма сомнительным, что для каждой стадии гаметогенеза необходимо строго определенная сумма тепла (градусо-дней), как это полагает С. Кауфман [2], определяя температурные требования разных стадий гаметогенеза по температуре, при которой они происходят.

Из приведенных данных видно, что одни и те же стадии гаметогенеза протекают совершенно при разных температурных условиях, что также отмечено как для мидии [2, 32, 33], так и для других видов моллюсков, например, гребешка [6].

Летний цикл гаметогенеза черноморской мидии протекает несколько быстрее, чем зимний, однако, сопоставление суммы градусо-дней для прохождения этих процессов свидетельствует, что для достижения преднерестового состояния зимой нужно значительно меньше общего «количества тепла», чем летом. Поэтому нам ближе точка зрения В.Л. Касьянова [1], который считает, что в более благоприятные периоды года осуществляются более ответственные и «рискованные», с точки зрения биологии вида, процессы, тогда как ранние стадии гаметогенеза, по-видимому, не связаны со значительными расходами вещества и энергии. В то же время нерест особей в определяющей степени зависит от сложившихся на данный момент экологических условий биотопа и, в первую очередь, температуры воды. Созревание и вымет половых клеток в популяции осуществляется лишь при наличии комплекса необходимых факторов среды. Но нерест может прерываться при изменениях температуры, например, в период сгонно-нагонных ветров, при подъеме холодных глубинных вод, изменениях солености (при северных ветрах), рН, возрастании концентрации фитопланктона и др. В связи с этим полная реализация репродуктивного (биотического) потенциала популяции не всегда осуществляется в полной мере. Длительные подготовительные процессы к центральному периоду жизни популяции мидии – весеннему и осеннему нересту, отражаются на величине их индивидуальной плодовитости и, по-видимому, на качестве потомства.

Ранее отмечалось, что гонады весенненерестующих моллюсков перед овуляцией почти полностью представлены ацинусами, заполненными зрелыми ооцитами с узкими тяжами соединительной ткани между ними. В то же время после завершения летнего цикла гаметогенеза наблюдалось более значительное развитие соединительной ткани, а число ампул со зрелыми половыми клетками на единице площади среза было в среднем в 1,5 раза меньше, чем весной. Данный факт подтверждает мнение ряда авторов [2, 19, 34] об определяющей роли весеннего нереста на величину пополнения естественных популяций мидии. Об этом также свидетельствует и то, что в весенний период продукция фитопланктона представлена в значительной степени мелкими диатомовыми водорослями, наиболее предпочитаемыми моллюсками, с более высоким содержанием липидов, чем у динофлагеллат. В то же время летом, в ходе сукцессии фитопланктонного сообщества, происходящей вследствие истощения биогеоценоза альгофлорой, представлена преимущественно перидиниями, т.е. менее ценной для мидии пищей.

Этот факт, а также небольшой промежуток времени для формирования зрелых половых клеток летом может служить дополнительным подтверждением настоящего предположения. О заметных различиях размеров ооцитов весной и осенью, косвенно свидетельствующих о разном уровне депонирования в них трофических веществ, указывают также материалы других авторов [1, 4, 19].

ВЫВОДЫ

1. Полученные данные свидетельствуют о весьма широкой экологической пластичности процессов размножения у черноморской мидии.

2. Выраженная цикличность развития половых клеток, связанная с сезонными изменениями функционального состояния половых желез, обусловлена исторически сложившимися и генетически закрепленными адаптивными реакциями к наиболее общим, генерализованным параметрам среды обитания, каковыми являются климатические факторы.

3. Для реализации репродуктивного цикла большое значение имеют лабильные адаптивные механизмы, связанные с регуляцией плодовитости и временными изменениями периода массового размножения и числа нерестов, в которых важнейшую роль играют процессы резорбции.

4. Процессы автолиза и некробиоза в зависимости от сложившейся текущей ситуации в одних случаях затрагивают лишь отдельные генерации половых клеток, тогда как в других происходит массовая атрезия половых клеток всех фаз их развития.

Список литературы

1. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. – Л.: Наука, 1989. – 182 с.
2. Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных (как адаптация к существованию в условиях высоких широт). Морфологические и эволюционные аспекты. – Л.: Наука, 1977. – 264 с.
3. Sastry A.N. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. – Physiology and Ecology of Estuarine Organisms (Ed F. J. Vernberg). – Columbia – Carolina, 1975. – P.279-299.
4. Иванов В.Н., Холодов В.И., Сеничева М.И., Пиркова А.В., Булатов К.В. Биология культивируемых мидий. – Киев: Наукова думка, 1989. – 97 с.
5. Золотницкий А.П., Орленко А.Н., Вижевский В.И. Репродуктивный цикл черноморской мидии в оз. Догузлав // Рыбное хозяйство. – 1989. – № 7. – С. 62 – 64.
6. Мотавкин П.А., Хотимченко Ю.С., Деридович И.И. Регуляция размножения и биотехнология получения половых клеток у двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1990. – 216 с.
7. Иванов А. И. Распределение и запасы мидий в Керченском проливе // Океанология. – 1987. – 27. – № 5. – С. 839-843.
8. Иванов А. И., Решетникова В.И., Крук Л.С., Ковальчук Г.Ф. Оседание и рост мидии на коллекторах у западных берегов Крыма // В сб.: Эколого-физиологические основы аквакультуры на Черном море. – М.: ВНИРО, 1981. – С. 100–105.
9. Коисулова Ц. Размножаване развитие на культивирани миди (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в Черно море пред българския бряг // Хидробиология. – 1988. – 33 – С.75-86.
10. Виноградова З.А. Материалы по биологии черноморских моллюсков // Тр. Карад. Биол. стан. – Севастополь, 1950. – В. 9 – С. 100–158.
11. Долгопольская М.А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Труды Севаст. биол. стан. – Севастополь, 1954. – № 8. – С. 155-173.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МИДИИ (MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

12. Киселева Г. А. Размножение и развитие скальной и иловой мидии в Черном море // Биология моря. – Киев: Наукова думка, 1972. – С. 88–98.
13. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Экологическая энергетика черноморской мидии//Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наукова думка, 1990. – С. 32–71.
14. Кудинский О.Ю., Мартынова Н.В., Столетова Т.В. Половое созревание мидии в современных условиях северо-западной части Черного моря // Биологические основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. – М.: Наука, 1986. – С. 169–180.
15. Ромейс В. Микроскопическая техника. – М.: Иностранная литература, 1953. – 718 с.
16. Пирс Э. Гистохимия. – М.: Иностранная литература, 1962. – 906 с.
17. Кудинский О.Ю., Мартынова Н.В., Мецнер С.А., Супрунович А.В. Различия в размножении мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. из одесского и карадагского регионов// VIII Всес. совещ. по изучению моллюсков: авторефераты докладов. – Л.: Наука, 1987. – С. 356–358.
18. Остроумова Т.В., Садыкова И.А., Лучинская Н.Н., Казакова Н.И. Сравнение цикла гаметогенеза у двух групп черноморской мидии в районе мыса Большой Утриш // Биология и культивирование моллюсков. – М.: ВНИРО, 1987. – С. 159–169.
19. Пиркова А.В. Размножение мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. и элементы биотехнологии ее культивирования: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь. – 1994. – 25 с.
20. Золотницкий А.П., Штыркина Л.Ф. Оогенез и половой цикл мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) Керченского пролива // Экология, систематика и экогенез двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1984. – С. 34–35.
21. Переладов М.В. Распределение в планктоне, сезонная динамика численности и оседания личинок мидии в Судакском заливе Черного моря // Биология и культивирование моллюсков. – М.: ВНИРО, 1987. – С.99–108.
22. Houtteville P. Lubet P. Analyse experimentale en culture organotypique de l'action des ganglions cerebro-pleuraux et visceraux sur le manteau de la moule male, *Mytilus edulis* L. (mollusque, pelecypode) // С. г. Acad. Sci. – 1974 – V. 5, № 278. – P. 2469–2472.
23. Lubet P.E. Limited letales thermiques et action de la temperature sur les gametogeneses et l'activite neurosecretrice chez la moule // Haliotis. – 1987. – V. 16. – P. 309–316.
24. Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености воды. – Л.: Наука, 1986. – 216 с.
25. Хлебович В.В. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе // Проблемы биологии развития: внешняя среда и развивающийся организм. – М.: Наука, 1977. – С. 257–292.
26. Поликар А., Бесси М. Элементы патологии клетки. – М.: Мир, 1972. – 127 с.
27. Loosanoff V. L., Davis H.C. Rearing of bivalve mollusks // Mar. Biol. – 1963. – V. 1. – P. 1–136.
28. Mann R. On the selection of aquaculture species: a case study of marine mollusks // Aquaculture. – 1984. – V. 39, № 1–4. – P. 245–253.
29. Черное море / Ред. А. Вылканов. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 407 с.
30. Наумов Н.П. Экология животных. – М.: Высшая школа, 1963. – 514 с.
31. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
32. Яковлев Ю.М. Репродуктивный цикл съедобной мидии в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. – 1986. – № 4. – С.47–51.
33. Sacres-Martinez J., Figueras A. Long-term survey on wild and cultured mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) reproductive cycles in the Ria de Vigo (NW Spain). // Aquaculture. – 1998. – V. 162, № 1–2. – P. 141–156
34. Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Труды ИОАН СССР. – 1970. – Т.88. – С.113–148.

Поступила в редакцию 21.09.2005 г.