УДК 591.4:594.124

В.Н. Золотарев,
доктор биологических наук, заведующий отделом
(Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины, Одесса)

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МИДИЙ ГРУППЫ MYTILUS EDULIS

Здійснено аналіз будови раковин у мідій групи Mytilus edulis, які раніше були ідентифіковані по алозімним характеристикам, з 19 районів Північної Півкулі. Безперервний зовнішний призматичний шар під лігаментом виявлено лише в раковинах M. trossulus. Частка M. trossulus з Тихого Океану, мідії цього виду з Балтийського моря та деякі M edulis мають інший тип будови раковин з частковим розвитком призматичного шару під передньою та задньою частками лігаменту. В раковинах M. galloprovincialis та більшості M. edulis призматичний шар відсутній під лігаментом або заходить тільки під його задню частину.

Мидии трех близких видов рода *Mytilus* (*M. edulis, M. trossulus* и *M. galloprovincialis*) широко распространены в прибрежных водах многих районов Мирового Океана. Эти виды и их межвидовые гибриды достаточно надежно идентифицируются генетико-биохимическими методами [1–4], но их разделение по конхологическим признакам осложнено значительным перекрыванием их многих морфологических характеристик. Наиболее эффективны оценки морфологических различий между мидиями рода *Mytilus* различными вариантами многомерного морфологического анализа с расчетами индексов, определяющих очертание раковины и форму мускульных отпечатков на внутренней поверхности створок [3; 5–7].

Весьма перспективным признаком для диагностики тихоокеанских *M. trossulus* оказалась непрерывность наружного призматического слоя раковины под лигаментом [6–8]. Однако принадлежность мидий с таким строением створок к *M. trossulus* основывалась, главным образом, на том, что районы обитания изученных моллюсков находятся в пределах ареала этого вида, выявленного генетико-биохимическими исследованиями [1–3]. В связи с косвенным характером такой видовой идентификации мидий, нами был проведен анализ строения раковин у *M edulis, M. trossulus* и *M. galloprovincialis*, которые ранее были определены по аллозимным характеристикам [3]. Раковины этих мидий из 19 районов Северного полушария (по 10–12 створок из каждого района) были предоставлены Музеем Истории Природы (Лондон) с любезного разрешения д-ра Дж. Мак-Дональда – одного из авторов работы, посвященной аллозимным и морфометрическим характеристикам мидий [3].

При анализе особенностей строения раковин основное внимание было уделено характеру развития наружного призматического слоя на внутренней поверхности створки в районе лигамента. По этому признаку каждая раковина была отнесена, согласно ранее предложенной классификации [7], к одной из 4-х морфологических групп: *A* – призматический слой отсутствует под лигаментом, *B* – призматический слой заходит под заднюю часть лигамента, *C* – призматический слой заходит под переднюю и заднюю части лигамента, *D* – призматический слой непрерывен под лигаментом, отделяя последний от внутреннего перламутрового слоя.

Из полученных данных (см. таблицу) следует, что по характеру развития наружного призматического слоя *M. edulis* является наиболее изменчивым из сравниваемых видов – 3 типа раковины (*A*, *B* и *C*) встречаются одновременно в большинстве рассмотренных районов. У *M. galloprovincialis* обнаружены лишь два фенотипа раковины (*A* и *B*) с вариациями их соотношений в разных районах. Для *M. trossulus* характерны два других типа створок (*C* и *D*), которые не встречаются у *M. galloprovincialis*, причем фенотип *D* обнаружен лишь у *M. trossulus*.

Непрерывность наружного призматического слоя раковины под лигаментом (тип *D*) проявляет большинство тихоокеанских *M. trossulus*. В то же время мидии этого вида из некоторых частей ареала (тихоокеанское прибрежье США, Балтийское море) относятся к иной морфологической группе с частичным развитием призматического слоя под передней и задней частями лигамента. Аллозимные характеристики таких моллюсков из Тилламука (США, Тихий океан), Тварминне (Финляндия) и мидий с непрерывным призматическим слоем из Посьета (Японское море), Магадана, Петропавловска-Камчатского, практически, идентичны. Различия между ними наблюдаются лишь по аллелю Gpi^{86}, который, судя по опубликованным аллозимным спектрам [1, 2], характерен для *M. trossulus* тех районов, где были встречены мидии только с непрерывным призматическим слоем под лигаментом. В большинстве районов все *M. trossulus* относятся к одной из отмеченных морфологиических групп и лишь в некоторых районах западного побережья США (Ньюпорт, Соуэрс Лэндинг) мидии с раковинами этих двух типов встречены совместно (см. таблицу).

© В.Н. Золотарев, 2001

Распространение различных типов развития наружного призматического слоя раковины в районе лигамента (*A, B, C, D* – объяснения в тексте) у мидий рода *Mytilus*, определенных по аллозимным характеристикам [3].

Таблица

Район	*Количество особей с различным типом строения раковины*			
	A	*B*	*C*	*D*
Mytilus edulis				
Магдален Айсленд (Канада, Атлантический океан	1	6	3	-
Портланд (США, Атлантический океан)	4	3	3	-
Шиннекок (США, Атлантический океан)	9	1	-	-
Стони Брук (США, Атлантический океан)	1	8	1	-
Кандалакша (Россия, Белое море)	1	2	7	-
Аархус (Дания, Балтийское море)	-	7	3	-
Mytilus galloprovincialis				
Венеция (Италия, Средиземное море)	1	9	-	-
Залив Посьета (Росия, Японское море)	2	8	-	-
Санрику (Япония, Тихий океан)	5	5	-	-
Гонгконг (Желтое море)	5	5	-	-
Лос-Анжелес (США, Тихий океан)	2	8	-	-
Сан-Диего (США, Тихий океан)	8	2	-	-
Mytilus trossulus				
Твармине (Финляндия, Балтийское море)	-	-	12	-
Магадан (Россия, Охотское море)	-	-	-	10
Залив Посьета (Россия, Японское море)	-	-	-	12
Петерсберг (Аляска, Тихий океан)	-	-	-	10
Тилламук (США, Тихий океан)	-	-	10	-
Ньюпорт (США, Тихий океан)	-	-	2	8
Соуэрс Лэндинг (США, Тихий океан)	-	-	5	5

Таким образом, анализ строения раковин мидий рода *Mytilus*, идентифицированных генетико-биохимическими методами, показал обоснованность более ранних предположений [6–8] о том, что непрерывность наружного призматического слоя раковины в районе лигамента является признаком, который у мидий северной части Тихого океана присутствует исключительно у *M. trossulus*. Такое же непрерывное развитие наружного призматического слоя имеет раковина голотипа этого вида [7]. В связи с этим появляются дополнительные основания полагать, что мидии других районов, строение раковин которых соответствует типу *D*, также относятся к *M. trossulus*. В частности, такие моллюски были обнаружены на литорали Баренцева моря в районе Мурманска и Дальних Зеленцов, на коллекторах в Белом море [7]. Предполагаемые *M. trossulus* этих морей довольно значительно отличаются от обитающих совместно с ними мидий не только характером развития призматического слоя раковины, но и комплеком иных морфологических характеристик. В результате, дискриминантным анализом, учитывающим 9 таких морфометрических индексов, к *M. trossulus* отнесено 89,7% особей с непрерывным призматическим слоем из Баренцева моря и 67,9% – из Белого [7].

Возможность присутствия *M. trossulus* в прибрежных водах Баренцева моря ранее была показана также при изучении степени дивергенции уникальных последовательностей ДНК, выявленной у мидий рода *Mytilus* разных районов методом ДНК-РНК гибридизации [9]. По этим характеристикам, баренцевоморские моллюски, собранные в районе Дальних Зеленцов, очень близки к *M. trossulus* Японского моря и к мидиям Финского залива, которые, как ранее было показано при изучении их аллозимных спектров [2, 3], также относятся к *M. trossulus*.

Основываясь на филогенетической схеме мидий группы *M. edulis*, построенной на основе матрицы значений $\Delta T_{пл}$ гетеродуплексов уникальных последовательностей ДНК по программе, не предполагающей равенства скоростей дивергенции сестринских ветвей [9], можно определить основные эволюционные направления изменчивости развития призматического слоя в раковинах моллюсков этого рода. Исходным морфологическим типом, очевидно, следует рассматривать раковины без призматического слоя под лигаментом (тип *A*), характерные также для ряда других видов мидий: *Mytilus coruscus, M. californianus, Crenomytilus grayanus* и др. Наиболее ранняя дивергенция выделила из группы *M. edulis* линию *M. trossulus*. При этом ранние формы ("финские мидии" [9]) имели раковины с призматическим слоем под задним и передним концами лигамента (тип *C*), а моллюски с непрерывным призматическим слоем ("баренцевоморские мидии") являются эволюционно более молодыми либо имеют скорость дивергенции более высокую, чем мидии Финского залива.

В другой основной эволюционной линии разделение *M. edulis* и *M. galloprovincialis* произошло значительно позже, чем дивергенция их предковой формы и *M. trossulus*. При этом у *M. galloprovincialis*, наряду с предковым типом раковины (*A*), появился еще лишь один тип ее строения (*B* - призматический слой в той или иной мере заходит под заднюю часть лигамента), тогда как у *M. edulis* к типам раковин *A* и *B* добавился еще тип *C*, свойственный также части *M. trossulus*.

Таким образом, непрерывность наружного призматического слоя по внешнему краю створки является признаком, который позволяет достаточно уверенно отличать *M. trossulus* от морфологически близких *M. edulis* и *M. galloprovincialis.* Однако другой тип развития призматического слоя (под передней и задней частями лигамента), характерный для *M. trossulus* отдельных районов, встречен также и у *M. edulis*. Поэтому для видовой диагностики мидий с таким строением раковины требуется привлечение дополнительных морфологических характеристик. В рассматриваемой системе морфологических характеристик показательны также различия между *M. trossulus* и *M. galloprovincialis*. Эти виды не имеют общих типов развития призматического слоя (*C, D* у первого, *A, B* у последнего), что обеспечивает высокую степень их идентификации по этипу признаку. Различия между этими видами, показанные ранее на основе многомерного морфологического анализа [3], были наименьшими по сравнению с другими парами видов: *M. edulis – M. trossulus*, *M. edulis – M. galloprovincialis*.

Особый интерес представляет анализ характера развития наружного призматического слоя в связи с проблемой выявления случайно интродуцированных видов. В частности, находки в Белом и Баренцевом морях мидий с непрерывным призматическим слоем, по комплексу других морфологических признаков близких тихоокеанским *M. trossulus* [7], дают основания для пересмотра представлений о видовом составе мидий этих районов. Строение раковин, свойственное *M. trossulus*, обнаружено нами также у мидий из прибрежных вод Чили. По аллозимным характеристикам эти особи были отнесены к *M. edulis* [3], хотя их аллозимные спектры не типичны для последнего.

Не исключена интродукция *M. trossulus* также в Средиземное и Черное моря, о чем свидетельствует успешная акклиматизация в этом районе других беспозвоночных Индо-Пацифики [10]. Показанная специфичность строения раковин большей части *M. trossulus* может быть использована при выявлении этого вероятного интродуцента и возможных его гибридов с нативными *M. galloprovincialis*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. McDonald J.H., Koehn R.K. The mussels Mytilus galloprovincialis and M. trossulus on the Pacific coast of North America // Mar. Biol. – 1988. – Vol. 99. – N 1. – P. 111-118.

2. Мак-Дональд Дж. Ч., Коэн Р.К., Балакирев Е.С., Манченко Г.П., Пудовкин А.И., Сергиевский С.О., Крутовский К.В. Видовая принадлежность "съедобной мидии", обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биология моря. – 1990. – № 1. – С. 13-22.

3. McDonald J.H., Seed R., Koehn R.K. Allozymes and morphometric characters of three species of Mytilus in the Northern and Southern Hemispheres // Marine Biology. – 1991. – Vol. 111. – P. 323-333.

4. Hummel H., Colluci F., Bogaards R.H., Strelkov P. Genetic traits in the bivalve Mytilus from Europe, with an emphasis on Arctic populations // Polar Biology. – 2001. –Vol. 24. – P. 44-52.

5. Innes D.J., Bates J.A. Morphological variation of Mytilus edulis and M. trossulus in eastern Newfoundland // Marine Biology. – 1999. – Vol. 133. – N 4. – P. 691-699.

6. Кепель А.А., Озолиньш А.В. Морфологический анализ мидий рода Mytilus (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) морей СССР // Зоологический журнал. – 1992. – Т. 79. – № 9. – С. 33-40.

7. Золотарев В.Н., Шурова Н.М. Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий Mytilus trossulus // Биология моря. – 1997. – Т. 23. – № 1. – С. 26-30.

8. Ivanova M.B., Lutaenko K.A. On the distribution of Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819 (Bivalvia, Mytilidae) in Russian Far Eastern seas // Bull. Inst. Mal. Tokyo. – 1998. – Vol. 3. – N 5. – P. 67-71.

9. Милютина И.А., Петров Н.Б. Межпопуляционная дивергенция уникальных последовательностей ДНК мидий Mytilus edulis // Биология моря. – 1997. – Т. 23. – № 5. – С. 319-324.

10. Цветков Л.П., Маринов Т.М. Фаунистическое пополнение Черного моря и изменения его донных экосистем // Гидробиология. – 1986. – Т. 27. – С. 3-21.

Матеріал надійшов до редакції 02.07.01.

Золотарев В.Н. Морфологические различия мидий группы Mytilus edulis.

Проведен анализ строения раковин у мидий группы Mytilus edulis (M. edulis, M. trossulus и M. galloprovincialis), ранее идентифицированных по аллозимным характеристикам, из 19 районов Северного полушария. Выявлено, что наружный призматический слой непрерывен под лигаментом только в раковинах M. trossulus. Части тихоокеанских M. trossulus, мидиям этого вида из Балтийского моря, а также некоторым M. edulis свойственен иной тип строения створок с частичным развитием призматического слоя под передней и и задней частями лигамента. В раковинах M. galloprovincialis и большинства M. edulis призматический слой отсутствует под лигаментом либо заходит только под его заднюю часть.

Zolotarev V.N. Morphological differences in mussels of Mytilus edulis group.

The analysis of the shell structure in the mussels of Mytilus edulis group (M. trossulus, M. trossulus, M. galloprovincialis) from 19 regions of the Northern Hemisphere was carried out. These molluscs were earlier identified by allozyme characters. The mussels with unabridged prismatic layer deposited under the ligament all belong to M. trossulus. In some M. trossulus from the Pacific region, in all M. trossulus from the Baltic Sea and in some M. edulis the partial development of the prismatic layer under anterior and posterior parts of ligament was found. In M. galloprovincialis and in the most of M. edulis prismatic layer occurs only under posterior part of ligament or is absent in this area.