

Е. Н. Буфалова, П. П. Стрелков, М. В. Католикова, А. А. Сухотин, М. Б. Козин

МИДИИ Р. *MYTILUS* ГУБЫ ТЮВА (КОЛЬСКИЙ ЗАЛИВ, БАРЕНЦЕВО МОРЕ)*

Введение. Масштабные исследования мидий *Mytilus* Кольского залива и Мурманского побережья проводились в 1960-1970-х годах [1, 2, 3, 7]. В частности, было показано резкое сокращение обилия мидий в течение 1960-х годов [4]. В качестве причинных факторов динамики рассматриваются низкие температуры воды в конце этого десятилетия, негативно повлиявшие на пополнение поселений [1, 2, 8]. Современные данные о состоянии мидий Кольского залива отсутствуют.

В предшествующих исследованиях мидий северных морей принималось, что в районе обитает исключительно мидия съедобная *Mytilus (edulis) edulis*. В последнее время с помощью молекулярно-генетических методов показано, что в водах севера Скандинавии и Кольского полуострова обитает еще одна генетическая форма мидий - тихоокеанская *Mytilus (edulis) trossulus* [6, 10, Väinölä, Strelkov, неопубликованные данные] Ареал *M. trossulus* также включает Балтийское море, северо-западную Атлантику и северную часть Тихого океана [9]. Структура и динамика поселений мидий в зонах смешения и гибридизации *M. edulis* и *M. trossulus* в Баренцевом море не изучались.

Согласно нашим предварительным данным, одним из крупнейших поселений мидий в Кольском заливе в настоящее время является мидиевая банка (сплошное поселение мидий, далее - МБ) в устье р. Тюва (губа Тюва); здесь же, в поселениях Тювы, с большой частотой встречаются обе формы *Mytilus* и их гибриды. Это делает губу Тюву перспективным районом исследований популяционной динамики мидий. Задачей настоящей работы является описание современного состояния мидий губы Тюва - пространственного распределения, возрастной и генетической структуры поселений, а также темпов роста моллюсков.

Материалы и методы исследования. Губа Тюва расположена в северо-восточной части Кольского залива (координаты 69°11' с.ш. 33°37' в.д., рис. 1). Берега устьевой части губы высоки и обрывисты, осушная зона узка, грунт преимущественно скальный и крупнообломочный. По мере продвижения к куту губы берег понижается, осушная зона становится более отлогой, каменистые фунты сменяются гравийными, а затем илисто-песчаными. Литораль кутовой части губы представляет собой обширную илисто-песчаную отмель, пересекаемую по отливу руслом р. Тюва. Общая длина правого берега губы составляет примерно 3,0 км, левого - 3,6 км. На литорали обоих берегов губы обнаружены разреженные поселения мидий, а в устье реки - МБ, занимающая диапазон глубин от +0,5 до -2,0 м. Протяженность МБ вверх по руслу реки превышает километр, эта часть МБ подробно не обследовалась. На периферии литоральной части МБ моллюски формируют на песчаном грунте характерные агрегации типа друз - небольшие дискретные скопления, разделенные свободными от моллюсков участками. Эти три типа поселений - разреженные поселения литорали берегов (далее - «литораль»), сплошное поселение в куту губы (МБ) и друзы выбраны нами как объекты сравнительного анализа поселений мидий губы Тюва.

Для изучения поселений литорали берегов пробы взяты вдоль пяти вертикальных разрезов, трех на левом берегу - в устьевой, средней и кутовой частях губы и двух на правом - в устьевой и средней частях губы (см. рис. 1). На каждом разрезе, в пределах населенной мидиями зоны отобрано по 3-4 количественных пробы площадью 0,01 м². На мористой части МБ заложено два вертикальных разреза, на каждом из которых отобрано по 4 пробы той же площади. В ходе последующей обработки данных, пробы с каждого разреза через МБ группировались по глубине: -0,5 ... +0,5 м (верх) и -1 ... -2 м (низ). Три пробы друз были отобраны с глубины +0,6 м в районе 2 разреза через МБ. Сбор проб на МБ и литорали берегов осуществлен в июле 2004 г., друз - в августе 2003 г. Все моллюски из

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 04-04-57808).

© Е. Н. Буфалова, П. П. Стрелков, М. В. Католикова, А. А. Сухотин, М. Б. Козин, 2005



Рис. 1. Карта-схема района исследований.

А - Кольский полуостров, Кольский залив; Б - Кольский залив, губа Тюва; В - схема губы Тюва, стрелками показаны места сбора материала.

проб подсчитывались, у всех или у пропорциональной части (1/2) определялись длина раковины, «живой» вес с раковинной и мантийной жидкостью и возраст. Возраст оценивали путем подсчета колец зимней остановки роста на раковинах. Индивидуальный рост моллюсков реконструировался путем измерения расстояний между макушкой раковины и всеми кольцами зимней остановки роста (размеры колец), групповой рост - путем усреднения данных по размерам одноименных колец между всеми моллюсками в пробах. Все измерения длин проведены штангенциркулем либо с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм. Линейный рост описан уравнением Бергаланфи. Парное сравнение кривых роста производилось путем оценки дисперсии вариант относительно индивидуальных и объединенной кривых [5]; достоверность различий между рядами проверялась по соотношению остаточных дисперсий (F-критерий); как мера расстояния использовано отношение статистики F к критическому значению F-критерия ($\alpha < 0,05$) - F/F_{cr} ; в качестве статистически достоверных принимались различия при $p < 0,01$. Для изучения возможного влияния фактора температуры на обилие генерации использовали среднегодовые значения температуры поверхностного 100-метрового слоя воды на Кольском гидрологическом разрезе (The 2003/2004 ICES Annual Ocean Climate Status Summary).

Генетическому анализу подвергнуты моллюски из двух проб 2004 г. сбора - с нижней литорали устьевой части левого берега губы (+0,5 м, 56 особей), с МБ (+0,5 м, 203 особей), и одной пробы 2003 г. сбора, представляющей друзы (+0,6 м, 109 особей). Генетическая принадлежность моллюсков (*M. edulis*, *M. trossulus* и гибриды) определена методом аллозимного гель-электрофореза, процедура анализа приведена в работе Р. Вайнолы и М. Хвильсом [13]. Все мидии изучены по четырем ферментным локусам, которые являются (полу)диагностическими для дискриминации *M. edulis* и *M. trossulus*. фосфоглюкомутаза (PGM), октопин дегидрогеназа (ODH), глюкоза-6-фосфат дегидрогеназа (GPI) и эстераза (Est); различия между «чистыми» формами по частотам аллелей этих локусов составляют от 70 до 95% [11]. К «чистым» формам мы относили особей, у которых по четырем локусам не менее

7 аллелей были типичными для одной формы. Такая процедура, очевидно, несколько занижает в пробах численность «чистых» форм.

Результаты исследований и их обсуждение. Плотность и биомасса. Плотность моллюсков в разреженных литоральных поселениях варьирует от 600 экз/м^2 до 7000 экз/м^2 (среднее $3160 \pm 1011 \text{ экз/м}^2$) и составляет 11000 и 12000 экз/м^2 на двух разрезах через МБ (среднее $11500 \pm 500 \text{ экз/м}^2$). Связь между весом моллюсков (W , г) и длиной раковины (L , мм) наилучшим образом описывается степенной функцией ($W = 0,0002L^{2,9}$). Средняя биомасса на МБ составляет $20 \pm 2 \text{ кг/м}^2$, при том, что только разведанный участок МБ занимает площадь порядка 18000 м^2 . Эти цифры иллюстрируют, насколько велики запасы мидий в этом поселении. На литоральных разрезах биомасса варьирует от $0,17$ до $5,14 \text{ кг/м}^2$ (среднее $2,50 \pm 0,77 \text{ кг/м}^2$). По данным Т. В. Антиповой и соавторов (1984), биомасса мидий в Тюве составляла $1,4 \text{ кг/м}^2$ в 1972 г. против $8,4$ в 1962 г. В цитированной работе детали сбора и анализа материала не приводятся, что затрудняет сравнение литературных данных с нашими. Мы высказываем предположение, что запасы мидий Тювы в настоящее время превышают таковые в начале 1960-х годов.

Возрастная структура и рост. В литоральных пробах встречены мидии 2-11 лет, на МБ 2—12 и 14-15 лет, в друзах - 2-6 лет. Поселения во всех случаях характеризуются унимодальной возрастной структурой. На литорали доминируют четырехлетние моллюски - генерации 2000 г. оседания, которые составляют более 30% от общей численности. На мидий 5 и 6 лет (генерации 1999 и 1998 годов) приходится от 15 до 20%, а на особи остальных генераций - менее 10% от общей численности. Возрастная структура друз близка к таковой на литорали, за исключением того, что здесь не отмечены моллюски старше 6 лет (генерации 1997 г.). На МБ самыми многочисленными - более 20% от общей численности - оказались особи 5 лет (генерация 1999 г.), тогда как каждая из возрастных групп - 4, 6 и 7 лет составляли 15-20%, остальные генерации - менее 15% от общей численности. Гетерогенность МБ связана в первую очередь с тем, что моллюски старших возрастов (10 лет и старше) были встречены исключительно в пробах с верхней части второго разреза. Связать гетерогенность возрастной структуры поселений литорали с такими градиентами, как глубина или расстояние от устья не удается. Согласно гидрологическим данным, среднегодовые температуры воды в Баренцевом море с 1998 г. повышались, и достигли своего максимума в 2000 г. (рис. 2).



Рис. 2. Плотность мидий разных генераций в поселениях губы Тюва

По оси ординат показаны значения среднегодовых аномалий температуры воды по Кольскому меридиану. Приведены стандартные ошибки средних значений (то же для рис. 3, 4).

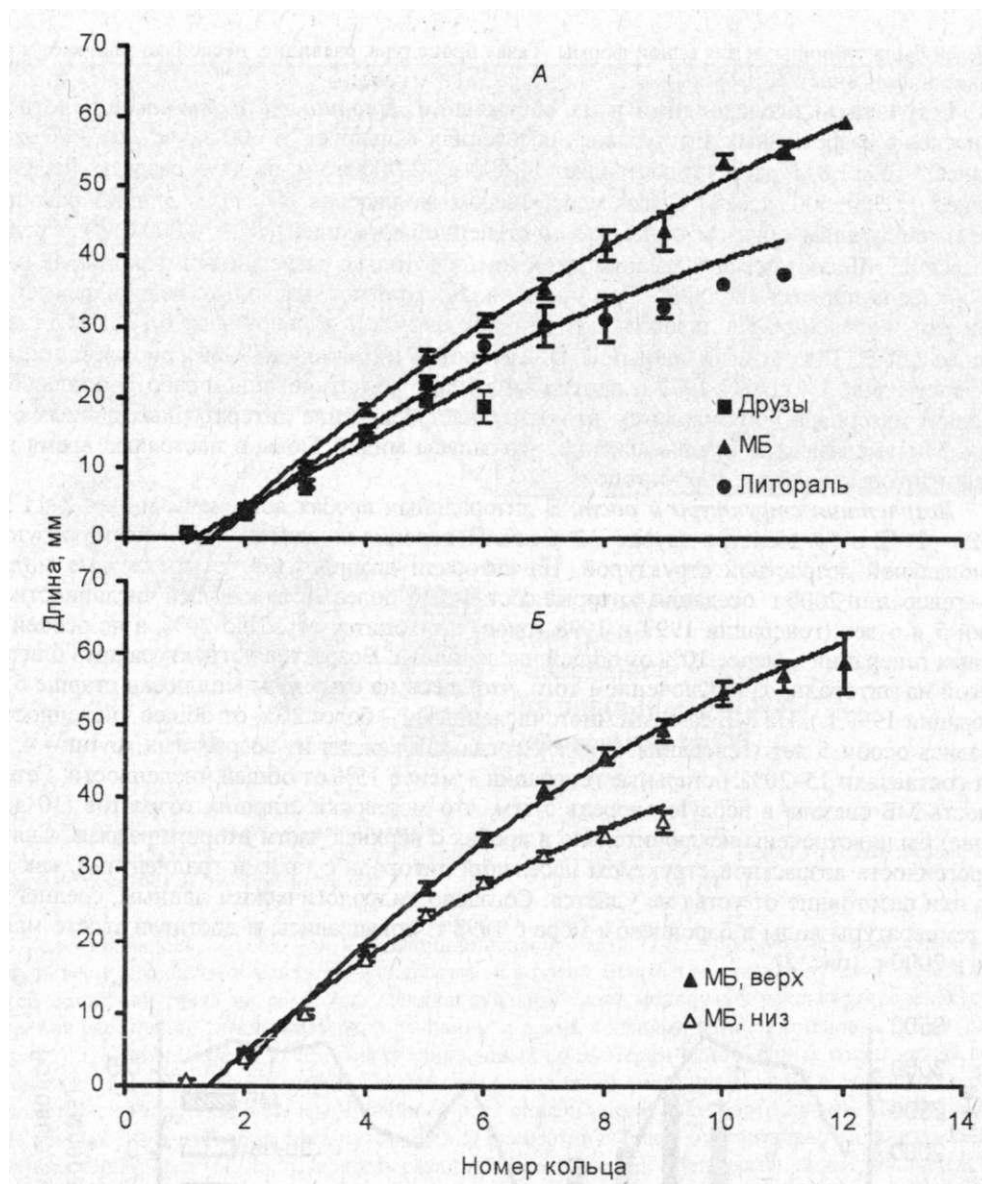


Рис. 3. Кривые роста мидий из разных поселений губы Тюва (А) и участков МБ (Б), реконструированные по средним значениям годовых колец.

Обилие мидий 1999-2000 годов рождения в поселениях Тювы не противоречит гипотезе о положительном влиянии высоких температур на пополнение поселений этих моллюсков. В то же время 2001-2002 гг. также были достаточно теплыми, однако наблюдается повсеместный дефицит особей, осевших в эти годы, относительно предыдущих генераций. Это может быть объяснено при помощи двух гипотез: 1) вследствие конкуренции с особями массовых генераций 2000-1999 гг. в последующие годы оседание спата было незначительным, или наблюдалась высокая смертность молоди, 2) молодь приурочена к иным биотопам, нежели взрослые моллюски.

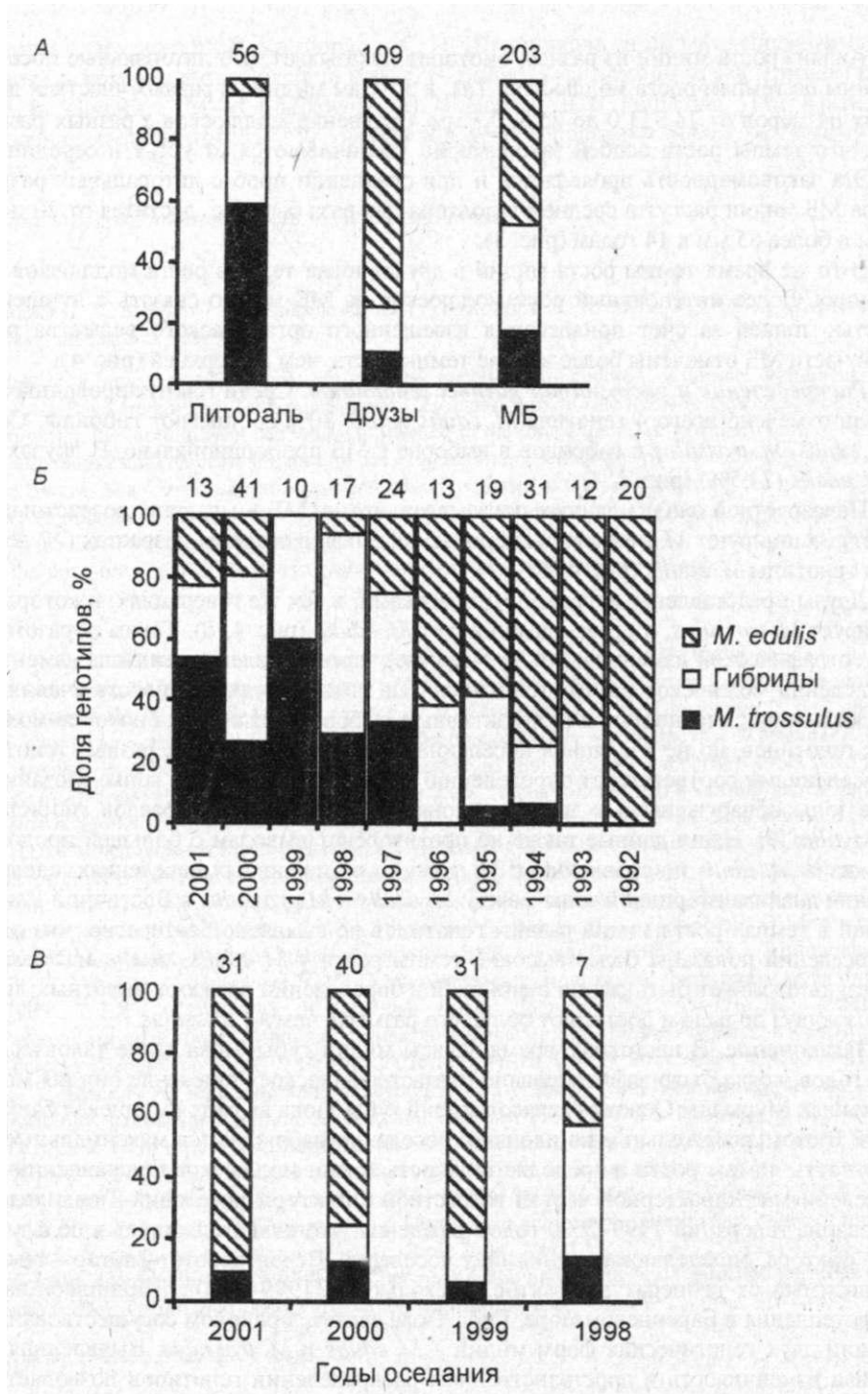


Рис. 4. Генетическая структура выборок мидий из губы Тюва (А), разных генераций мидий на МБ (Б) и на друзах (В).
 Над столбцами - численность выборок (А) и генераций (Б, В).

Анализ роста мидий из разных биотопов показывает, что литоральные поселения гетерогенны по темпам роста моллюсков. Так, к 5 годам мидии на разных участках достигают средних размеров от $14,3 \pm 1,0$ до $25,8 \pm 0,3$ мм. Сравнение моллюсков с разных разрезов показало, что темпы роста особей закономерно увеличиваются от устья и середины к куту губы. Эта закономерность проявляется и при сравнении проб с литоральных разрезов и с МБ - на МБ мидии растут в среднем в полтора-два раза быстрее, достигая от 20 до 30 мм к 5 годам и более 65 мм к 14 годам (рис. 3).

В то же время темпы роста мидий в друзах ниже темпов роста моллюсков в других поселениях. Более интенсивный рост моллюсков на МБ можно связать с лучшей обеспеченностью пищей за счет привнесения взвешенного органического вещества рекой. На нижней части МБ отмечены более низкие темпы роста, чем на верхней (рис. 4).

Распределение и рост мидий разных генотипов. Среди генотипированных мидий с литорали отмечено всего 4 генотипа *M. edulis* из 56, 30% составляют гибриды. Соотношение *M. edulis*, *M. trossulus* и гибридов в выборке с МБ пропорционально. В друзах доминирует *M. edulis* (74,5%) (рис. 4, А).

Повозрастной анализ данных показывает, что на МБ в младших возрастных классах (3-6 лет) доминируют *M. trossulus* и гибриды, тогда как в старших возрастах (> 7 лет) преобладают генотипы *M. edulis* (рис. 4, Б).

Друзы представлены молодыми моллюсками; в тех же генерациях, в которых на МБ доминирует *M. trossulus*, в друзах доминирует *M. edulis* (рис. 4, В). Таким образом, помимо микрогеографической изменчивости (кут - устье), нами выявлена локальная изменчивость в распределении моллюсков разных генотипов. Эта локальная изменчивость очевидно связана с селективной смертностью и (или) активным выбором различных биотопов моллюсками разных генотипов, но не изоляцией поселений. Такое распределение разных генотипов между поселениями соответствует определению мозаичной гибридной зоны. Мозаичные гибридные зоны обнаружены и в других районах соприкосновения ареалов гибридирующих форм *Mytilus* [9]. Наши данные также не противоречат выводам о большей продолжительности жизни *M. edulis* по сравнению с *M. trossulus* в смешанных поселениях, сделанных на основании анализа гибридной зоны между *M. edulis* и *M. trossulus* в Восточной Канаде [12]. Различий в темпах роста мидий разных генотипов не выявлено. Интересно, что для канадских поселений показаны более высокие темпы роста у *M. edulis*, чем у *M. trossulus* [12]. Этот результат может быть связан с ошибкой в определении возраста животных: поскольку *M. edulis* живут дольше и достигают большего размера, чем *M. trossulus*.

Заключение. В настоящее время запасы мидий губы Тюва выше таковых в начале 1970-х годов, когда было зафиксировано «катастрофическое» снижение обилия моллюсков в поселениях Мурмана. Основой запасов мидий губы Тюва является мидиевая банка в устье р. Тюва. В этом значительном по площади поселении наблюдаются максимальные биомасса, плотность, темпы роста и продолжительность жизни моллюсков по сравнению с другими поселениями. Характерной чертой возрастной структуры поселений Тювы является доминирование генераций 1999-2000 годов рождения, что свидетельствует в пользу наличия общего фактора, определяющего динамику поселений. Вероятно, этот фактор - температура или зависимый от температуры фактор, поскольку на 1999-2000 гг. пришлось начало периода потепления в Баренцевом море. Губа Тюва является районом сосуществования и гибридации двух генетических форм мидий - *M. edulis* и *M. trossulus*. Выявленная высокая локальная изменчивость в пространственном распределении генотипов позволяет предполагать селективную смертность и (или) активный выбор различных биотопов моллюсками разного происхождения. *M. edulis*, вероятно, имеют большую продолжительность жизни, чем *M. trossulus* и гибриды. В губе Тюва различий в темпах роста между *M. edulis*, *M. trossulus* и гибридами не выявлено.

Авторы благодарят В. В. Клименко и С. Н. Штинникова за информацию о мидиевой банке в Тюве и помощь в организации работ, Р. Вайнолу за помощь в экспериментальной работе, Е.В. Шошину, М. М. Ганцевича, Н.В. Усова, Д. В. Редькина, Г.Г. Паскерову, С.С. Малавенду и студентов МГТУ, участников летней практики 2004 г. в Тюва-губе, за содействие.

Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.

Summary

Bufalova E.N., Strelkov P.P., Katolikova M.V., Sukhotin A.A., Kozin M.V. Mussels *Mytilus* of Tuva Inlet (Kola Bay, the Barents Sea).

Spatial distribution, age structure, growth, and genetical composition of mussel settlements in the Tuva Inlet (Kola Bay) are studied. Maximum density, biomass, growth rate and life expectancy of mollusks are observed within the large mussel bed which is situated in the top of the inlet. The main feature of the age structure of all studied settlements is the dominance of generations settled during the beginning of a warming period in the Barents Sea. This observation supports the hypothesis of temperature being the main factor governing mussel population dynamics. Local spatial variation in the distribution of *Mytilus trossulus*, *M. edulis* and their hybrids are shown; such pattern may be determined by selection and (or) genotype-depended settlement. At the same time, no differences in growth rate between genotypes are recorded.

Литература

1. Агарова И.Я. Результаты многолетних наблюдений за популяцией *Mytilus edulis* L. на одной из литоральных отмелей Восточного Мурмана // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979. С. 8-10.
2. Антипова Т.В., Герасимова О. В., Панасенко Л.Д. и др. Количественное распределение хозяйственно-ценных беспозвоночных у побережья Мурмана // Бентос Баренцева моря - распределение, экология и структура популяций. Апатиты, 1984. С. 113-131.
3. Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. Особенности некоторых донных экосистем в южной части Баренцева моря и у мыса Желания (Новая Земля) // Биология моря. 1977. № 2. С. 63-67.
4. Карпович В.Н., Шкляревич Г.А. О возможной зависимости динамики численности обыкновенной гаги в Кандалакшском заповеднике от естественных колебаний биомассы мидий // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты, 1997. С. 44-66.
5. Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. № 4. С. 18-25.
6. Милютина И. А., Петров Н.Б. Межпопуляционная дивергенция уникальных последовательностей ДНК у мидий *Mytilus edulis* // Биология моря. 1997. № 23. С. 319-324.
7. Романова Н. Н. О промысловых моллюсках Баренцева моря // Труды ВНИРО. 1969. Т. LXV. С. 436-448.
8. Стрелков Л. П., Добрецов С. В., Зубаха М.А., Максимович Н. В. Репродуктивный цикл и популяционная динамика мидии *Mytilus edulis* L. в условиях Восточного Мурмана (Баренцево море) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2001. Вып. 4 (№ 27). С. 46-50.
9. Gosling E.M. Systematics and geographic distribution of *Mytilus* // E. M. Gosling. The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Amsterdam; Elsevier, 1992. P. 1-20.
10. Ridgway G., Naevdal G. Genotypes of *Mytilus* from waters of different salinity around Bergen, Norway // Helgoland Marine Research. 2004. Vol. 58, N 2 P. 104-109.
11. Riginos C., Cunningham C.W. Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus*) hybrid zone // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 381-400.
12. Toro J., Innes D.J., Thompson R.J. Genetic variation among life-history stages of mussels in a *Mytilus edulis* - *M. trossulus* hybrid zone // Mar. Biol. 2004. Vol. 145. P. 713-725.
13. Väinölä R., Hvilson M.M. Genetic divergence and a hybrid zone between Baltic and North Sea *Mytilus* populations (Mytilidae: Mollusca) // Biol. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 43. P. 127-148.

Статья поступила в редакцию 5 мая 2005 г.