



УДК 594.124:57463(262.5)

Н. М. Шурова, канд. биол. наук, вед. н. с.; **В. Н. Золотарёв**, докт. биол. наук, зав. отделом

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
Национальной академии наук Украины, Одесса, Украина

АНАЛИЗ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ МИДИЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* ЧЁРНОГО МОРЯ ПО ОКРАСКЕ НАРУЖНОГО ПРИЗМАТИЧЕСКОГО СЛОЯ ИХ РАКОВИН

По особенностям распределения фиолетового пигмента в наружном призматическом слое раковин мидий *Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря выделяется три фенотипа: (1) в призматическом слое фиолетовый пигмент отсутствует; (2) пигмент окрашивает весь призматический слой; (3) пигмент локализован в виде радиальных полос, чередующихся с непигментированными зонами. Первые две формы интерпретируются как гомозиготные, последняя – как гетерозиготная. Генетическая природа окраски раковины как системы двух аллелей с кодоминированием подтверждается соответствием выявленных и ожидаемых частот фенотипов по соотношению Харди-Вайнберга. На основе такого подхода рассмотрена фенотипическая структура ряда поселений мидий в северо-западной и западной частях Чёрного моря, анализируется роль факторов среды и возрастной структуры мидий в изменчивости дефицита гетерозигот.

Ключевые слова: глубина обитания, дефицит гетерозигот, наружный призматический слой, окраска раковины, фенотипическая структура, *Mytilus galloprovincialis*.

Давно известно [6, 8], что среди мидий *Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря выделяются полиморфные группы по различию цвета раковины – от светло-коричневого до тёмно-фиолетового. Предположение о генетической природе окраски этих моллюсков [5] было в дальнейшем подтверждено соответствием наблюдаемых частот мидий с разными типами окраски теоретической модели однолокусной двухаллельной системы наследования без доминирования при разделении моллюсков на три фенотипические группы: черно-фиолетовые (гомозиготы), светло-коричневые (гомозиготы) и темно-коричневые (гетерозиготы) [1, 7]. Выводы о наследственной природе окраски раковин были сделаны также в результате гибридологического анализа с использованием в качестве фенотипов лишь коричневого и синего цвета створок [11].

Генетические исследования на основе

фенов, выделяемых по окраске поверхности раковин мидий, были подвергнуты вполне обоснованной критике [2, 4], поскольку общий цвет створки складывается из окраски двух различных ее элементов – карбонатного наружного призматического слоя и перекрывающего его органического периостракума. В связи с этим представляется более обоснованной система фенотипов, различающихся окраской лишь наружного призматического слоя раковины, обусловленной характером локализации в этом слое фиолетового пигмента [2, 12, 13, 15, 19, 22]. Наличие двух альтернативных типов окраски (с пигментом и без него) и третьего промежуточного типа (с радиальными различно окрашенными полосами) предполагает возможность наследования окраски призматического слоя раковины по однолокусной двухаллельной системе без доминирования.

Реальность этой модели наследования подтверждена соответствием эмпирических частот встречаемости моллюсков с разными вариантами распределения фиолетового пигмента теоретическим их соотношениям, определяемым уравнением Харди-Вайнберга, для отдельных поселений мидий в прибрежных водах Крыма [13, 19], Кавказа [2], Румынии [22].

Цель данной работы – по окраске наружного слоя раковин выявить современную фенотипическую структуру мидий в северо-западной и западной частях Чёрного моря, а также закономерности ее изменчивости в связи с изменениями условий среды и возрастной структуры поселений моллюска.

Материал и методы. Материалом для работы послужили мидии *Mytilus galloprovincialis*, собранные в сентябре 2003 г. на 16 станциях на глубине от 15 до 71 м в двух регионах Чёрного моря – западном (шельф Болгарии и юга Румынии) и северо-западном (шельф Украины и район, прилегающий к дельте Дуная) (рис. 1). При отборе проб на большинстве станций определялась солёность придонных вод.

Фенотип моллюсков устанавливали по характеру распределения фиолетового пигмента в наружном призматическом слое их раковин после удаления периостракума.

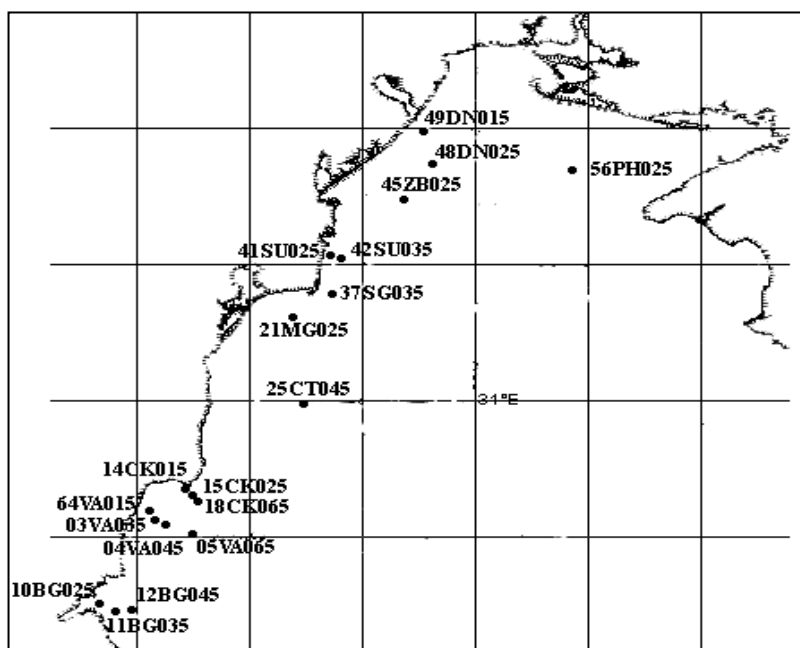


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб мидий *Mytilus galloprovincialis* в западной и северо-западной частях Чёрного моря осенью 2003 г.
Fig. 1. Sampling stations for mussels *Mytilus galloprovincialis* from the western and north-western parts of the Black Sea in autumn 2003

Для этого створки мидий на несколько суток помещали в 10 – 15 %-ный раствор щёлочи, после чего периостракум легко снимался мягкой щеткой. В соответствии с ранее предложенной схемой [13], выделены 3 варианта окраски призматического слоя: (1) наружный слой светло-коричневый, фиолетовый пигмент отсутствует (рис. 2, вверху слева); (2) наружный слой сине-фиолетовый или фиолетовый; (3) в призматическом слое чередование фиолетовых и непигментированных радиальных полос (рис. 2, справа и внизу слева). Предполагается, что генотип мидий первых двух групп

является гомозиготным – F_a и F_b , а моллюсков третьей группы – гетерозиготным F_c .

Для проверки гипотезы о наследовании пигментации призматического слоя эмпирические частоты фенотипов были сопоставлены с их теоретическими значениями, рассчитанными по соотношению Харди-Вайнберга, с использованием теста χ^2 [9], а также рассмотрено соответствие рассматриваемой модели наследования окраски результатам гибридологического анализа мидий [11] с выделением

в качестве фенотипов коричневого и синего цвета створок. Для этого по каждому варианту скрещивания были определены теоретические варианты расщепления признака окраски призматического слоя раковины с учетом возможности присутствия среди родителей с

синей раковиной особей как гомозиготного фенотипа F_b , так и гетерозиготного F_c , а среди коричневых мидий – гомозиготного фенотипа F_a и гетерозиготного F_c . (рис. 2). Затем для каждого возможного варианта фенотипов родительских моллюсков были рассчитаны ожи-

даемые соотношения коричневых и синих потомков F_1 . Теоретические частоты коричневых особей определялись как суммы частот фенотипов F_a и F_c , а синих – F_b и F_c .



Рис. 2. Створки коричневых мидий *Mytilus galloprovincialis* с periostracum (правые) и после снятия periostracum (левые). Вверху слева – гомозиготный фенотип F_a , остальные моллюски – гетерозиготный фенотип F_c

Fig. 2. The shells of brown mussels *Mytilus galloprovincialis* with periostracum (right) and without periostracum (left). Upper left shell – homozygous F_a phenotype, the rest shells – heterozygous F_c phenotype

Индекс гетерозиготного дефицита (D) вычисляли по уравнению: $D = 1 - H_o/H_e$, где H_o – наблюдаемая частота гетерозигот; $H_e = 1 - \sum p_j^2$, где p – наблюдаемая частота аллеля j в пробе [23]. Положительное значение D означает дефицит гетерозигот, отрицательное – их избыток. Показателями возрастной структуры мидий служили их средний возраст и доля сеголеток в общей численности моллюсков. Возраст мидий определяли по годовым слоям роста во внутреннем перламутровом слое раковин, выявляемым на радиальных срезах створок [14]. При изучении зависимости частот фенотипов и дефицита гетерозигот от глубины

обитания мидий, возрастной структуры их поселений, солёности вод использованы дисперсионный (ANOVA) и регрессионный анализы на основе пакета STATGRAPHICS Plus 5.0.

Результаты и обсуждение. В каждом эксперименте по скрещиванию мидий [11] реальное соотношение синих и коричневых морф у потомков первого поколения F_1 оказалось равным одному из теоретических вариантов их частот при разделении родителей на возможные фенотипы по окраске призматического слоя раковин (табл. 1).

Так, у потомков от коричневых мидий (5-й эксперимент) фактическое соотношение

Табл. 1 Соотношения количества синих и коричневых особей *Mytilus galloprovincialis* (по общей окраске раковины) у потомков поколения F_1 , полученных в опыте по скрещиванию мидий [11] и возможные варианты таких же соотношений при разделении коричневых мидий на гомо- и гетерозиготы по окраске призматического слоя раковины

Table 1 Ratio between amount of dark blue and brown individuals of *Mytilus galloprovincialis* (on the general colour of shell) in the progeny of generation F_1 , got in experience on mussel crossing [11] and possible variants of the same ratios in the cases when brown mussels were divided on homo- and heterozygotes by colour of prismatic shell layer

Номер скрещивания	Фенотипы родителей по цвету раковины	Теоретические (в скобках – реальные) соотношения фенотипов (синий : коричневый) у потомства F_1	Возможные варианты фенотипов родителей по цвету наружного призматического слоя раковин и соответствующие им соотношения мидий с синей и коричневой раковиной у потомства F_1 : $F_b=bb$ (синие); $F_a=aa$ (коричневые) и $F_c=ab$ (коричневые)
1 – 4	Самец и самка синие	1:0	$F_b \cdot F_b = 1:0$ $F_b \cdot F_c = 1:1$
5	Самец и самка коричневые	1:3 (0.28:0.72)	$F_c \cdot F_c = 1:3$ $F_c \cdot F_a = 1:1$ $F_a \cdot F_a = 0:1$
6	Самец и самка коричневые	1:3 (0.15:0.85)	$F_c \cdot F_c = 1:3$ $F_c \cdot F_a = 1:1$ $F_a \cdot F_a = 0:1$
7	Коричневый гермафродит	1:3	$F_c \cdot F_c = 1:3$ $F_a \cdot F_a = 0:1$
8 – 14	Синяя самка и коричневый самец	1:1	$F_b \cdot F_c = 1:1$ $F_b \cdot F_a = 0:1$
15 – 16	Потомки гермафродита (цвет не указан)	0:1	$F_b \cdot F_b = 1:0$ $F_c \cdot F_c = 1:3$ $F_a \cdot F_a = 0:1$
17 – 22	Коричневая самка и синий самец	1:1	$F_c \cdot F_b = 1:1$ $F_a \cdot F_b = 0:1$

Примечание: жирным шрифтом выделены варианты фенотипов родителей (по цвету призматического слоя раковины), потомство F_1 которых имеет теоретическое соотношение особей с синей и коричневой раковиной, равное аналогичному соотношению в опытах по скрещиванию мидий

Note: a bold type selects the variants of parent phenotypes (by color of prismatic shell layer), in the progeny F_1 which has theoretical ratio of individuals with dark blue and brown shell that is equal to similar ratio in experiments on mussel crossing

синих и коричневых особей равно теоретическому (1:3), если оба родителя были гетерозиготами F_c . Такое же соотношение цветовых морф у потомства гермафродита (7-й эксперимент) возможно при его гетерозиготном фенотипе F_c . Равное количество в потомстве синих и коричневых особей (8 – 14 и 17 – 22 эксперименты) обеспечивается скрещиванием синей гомозиготной особи F_b с гетерозиготной коричневой особью F_c . Лишь в результате 6 эксперимента соотношение типов окраски потомства (0.28 : 0.72) не соответствует каким либо теоретическим вариантам в системах ни двух [11], ни трех [13] фенотипов.

По результатам рассматриваемого гиб-

ридологического анализа ранее был сделан вывод о наследовании общей окраски мидий по однолокусной двухаллельной схеме с полным доминированием аллеля отсутствия синего цвета [11]. Однако из выявленного равенства эмпирических и рассчитанных нами теоретических соотношений мидий с коричневой и синей окраской створок (см. табл. 1) следует, что результаты этого же анализа не противоречат и другой модели наследования цвета раковины [13] – однолокусной двухаллельной системе без доминирования при разделении моллюсков на три фенотипические группы по характеру распределения фиолетового

пигмента в призматическом слое створок. Реальность такой модели наследования окраски подтверждается также тем, что у мидий в двух районах северо-западной части Чёрного моря и в пяти районах шельфа Болгарии (табл. 2), как

и в отдельных поселениях из прибрежных вод Крыма [13, 19], Кавказа [2], Румынии [22], выявленные частоты трех фенотипов не отличаются от теоретических, определяемых соотношением Харди-Вайнберга.

Табл. 2 Частоты фенотипов, их отклонения от частот, ожидаемых по соотношению Харди-Вайнберга (как χ^2 и p) и индекс дефицита гетерозигот в поселениях *Mytilus galloprovincialis* западного и северо-западного регионов Чёрного моря

Table 2 Frequencies of phenotypes, the deviation from frequencies expected under Hardy-Weinberg equilibrium (expressed as χ^2 and p), and index of heterozygote deficiency for *Mytilus galloprovincialis* settlements from the western and north-western Black Sea

Станция	Глубина, м	Число особей	Коэффициент смертности, год ⁻¹	Фенотип			χ^2	p	Индекс дефицита гетерозигот
				F _a	F _b	F _c			
Северо-западный регион									
21MG025	24	544	0.576	0.51	0.36	0.13	244.38	< 0.01	0.73
37SG035	38	429	0.811	0.55	0.07	0.38	0.01	0.95	– 0.17
41SU025	26	220	1.781	0.54	0.36	0.10	136.20	< 0.01	0.79
42SU035	36	303	1.456	0.60	0.06	0.34	0.76	0.90	– 0.16
45ZB025	23	418	0.783	0.54	0.09	0.37	13.06	< 0.01	– 0.06
49DN015	16	409	0.688	0.34	0.41	0.25	102.85	< 0.01	0.50
48DN025	25	400	1.364	0.55	0.31	0.14	198.34	< 0.01	0.70
56PH025	26	362	1.320	0.57	0.12	0.31	19.41	< 0.01	0.14
Западный регион									
10BG025	25	235	0.676	0.59	0.06	0.35	0.03	0.90	– 0.20
11BG035	37	188	0.465	0.64	0.06	0.30	1.79	0.55	– 0.14
64VA015	15	168	0.417	0.41	0.35	0.24	43.12	< 0.01	0.52
03VA035	32	304	0.786	0.52	0.06	0.42	1.33	0.50	– 0.25
04VA045	42	158	0.578	0.59	0.01	0.40	8.28	0.03	– 0.71
05VA065	71	111	0.358	0.70	0.00	0.30	4.94	0.10	– 0.89
15CK025	25	77	0.661	0.49	0.08	0.43	0.20	0.90	– 0.19
25CT045	46	268	1.000	0.776	0.004	0.22	20.21	< 0.01	– 0.77
Все станции	15–71	4594	0.618	0.55	0.19	0.26	673.18	< 0.01	0.37

Однако для фенотипической структуры большинства поселений мидий Чёрного моря характерны в различной мере выраженные отклонения от равновесного состояния, определяемые индексом дефицита гетерозигот D (см. табл. 2). Значения этого показателя, которые варьируют от –0.89 до 0.79, согласно результатам дисперсионного анализа (табл. 3), зависят от глубины обитания мидий ($F = 29.51$; $p < 0.001$) и двух популяционных характеристик – доли сеголеток в общей численности поселения ($F = 11.89$; $p = 0.005$) и ежегодной выживаемости особей гетерозиготного фенотипа F_c (F

$= 6.74$; $p = 0.025$). Значимость влияния каждого из этих показателей на изменчивость индекса D определяется после устранения влияния других факторов.

Роль глубины обитания проявляется в том, что дефицит гетерозигот максимален у наиболее мелководных мидий (рис. 3). С увеличением глубины он становится меньше и у моллюсков, растущих на глубине более 30 м, появляется избыток гетерозигот.

У мидий из обрастаний гидротехнических сооружений в прибрежных водах Румынии индекс дефицита гетерозигот,

рассчитанный нами по опубликованным данным о их фенотипической структуре [22, table 1], уменьшается с 0.36 на горизонте 8 м до 0.20 на горизонте 16 м. Высокую корреляцию с глубиной обитания проявляют также частоты гомозиготных фенотипов – прямую для F_a ($r = 0.78$; $p < 0.001$) и обратную для F_b ($r = -0.67$; p

< 0.001). Встречаемость мидий гетерозиготного фенотипа F_c на горизонтах от 15 до 71 м практически не меняется ($r = 0.19$; $p = 0.418$). Такая же зависимость частот фенотипов от глубины обитания была обнаружена у мидий из других районов северо-западной части Чёрного моря [13].

Табл. 3 Результаты дисперсионного анализа изменчивости индекса дефицита гетерозигот у мидий *Mytilus galloprovincialis* из западного и северо-западного регионов Чёрного моря

Table 3 ANOVA table for index of heterozygote deficiency for *Mytilus galloprovincialis* from the western and north-western Black Sea

Факторы	Df	Сумма квадратов	Средняя сумма квадратов	F	p
Глубина	1	1.2981	1.2981	29.51	0.0002
Доля сеголеток	1	0.5232	0.5232	11.89	0.0054
Выживаемость гетерозигот	1	0.2965	0.2965	6.74	0.0249
Регион	1	0.0475	0.0475	1.08	0.3210
Остаток	11	0.4838	0.0440		
Всего	15	4.2908			

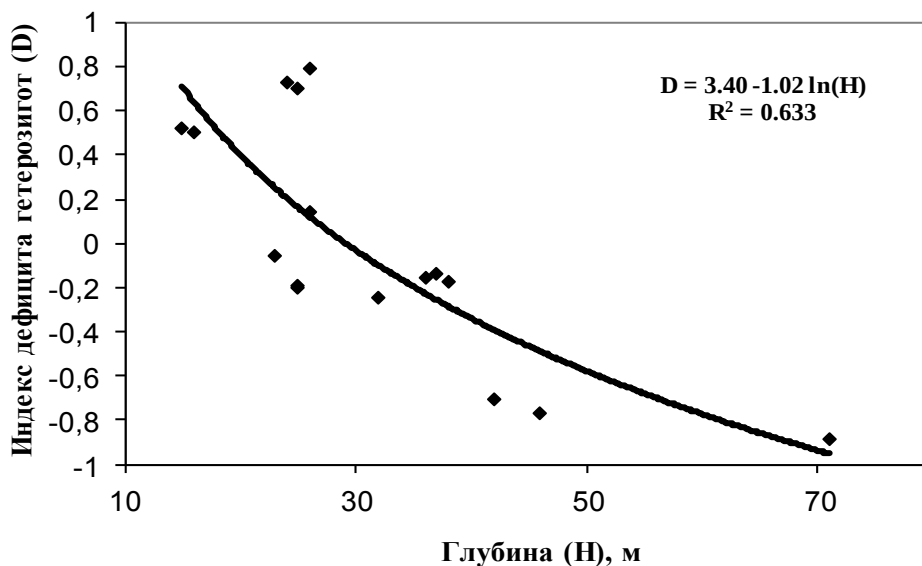


Рис. 3 Зависимость индекса дефицита гетерозигот у мидий *Mytilus galloprovincialis* от глубины их обитания в западной и северо-западной частях Чёрного моря
Fig. 3 Changes of heterozygote deficiency index for *Mytilus galloprovincialis* from the north-western and western Black Sea at the various depths.

С увеличением глубины возрастает солёность придонных вод ($r = 0.71$; $p = 0.003$), в результате между индексом дефицита гетерозигот и солёностью вод, измеренной при сборе моллюсков, проявляется высокая отрицательная корреляция ($r = -0.77$; $p < 0.001$). Обратная зависимость дефицита гетерозигот мидий от солёности среды была выявлена ранее фенетическим анализом также у мидий из прибрежных

вод Одесского залива [12], а у мидий Азовского моря – генетико-биохимическими исследованиями по двум ферментным локусам, Est-3 и Lap-1 [3]. Экспериментальные работы показали [24], что среди активно фильтрующих черноморских мидий доля гетерозигот фенотипа F_c , выделенного по окраске призматического слоя раковин, в воде с солёностью менее 10 ‰ была значительно ниже, чем доля

мидий других фенотипических групп. Отмечался также и более высокий уровень смертности этих моллюсков (30 %) при двухнедельном содержании их в воде с солёностью 6 ‰ [24].

В анализе зависимости дефицита гетерозигот от особенностей возрастной структуры поселений мидий использованы значения доли сеголеток в общей численности моллюсков (см. табл. 3). Эта характеристика коррелирует с другими популяционными показателями мидий – коэффициентом смертности ($r = 0.75$; $p < 0.001$) и средним их возрастом ($r = -0.77$; $p < 0.001$), а её влияние на изменчивость гетерозиготности значимо при устранении влияния других факторов ($F = 11.89$; $p = 0.005$). При этом частота встречаемости гетерозиготного фенотипа F_c возрастает при увеличении в поселениях доли сеголеток ($r = 0.63$; $p = 0.008$). Такая зависимость, очевидно, обусловлена тем,

что дефицит гетерозигот максимален у наиболее молодых моллюсков, уменьшаясь у особей старших возрастных классов. У мидий северо-западной части Чёрного моря возрастные уменьшения индекса дефицита гетерозигот, вплоть до появления их дефицита, проявляют 6 из 8 анализируемых поселений (табл. 4). Средние значения индекса также уменьшаются от 0.34 у сеголеток до -0.25 у четырехлеток. Аналогичный максимальный дефицит гетерозигот у наиболее молодых особей в результате элиминации большей части гетерозигот на ранних стадиях развития (личиночной или постличиночной) и последующее повышение гетерозиготности в процессе роста животных установлены также генетико-биохимическими методами у мидий Азовского моря [3] и ряда других видов моллюсков [17, 20, 21, 23, 26].

Табл. 4 Возрастные изменения индекса дефицита гетерозигот у мидий *Mytilus galloprovincialis* из северо-западной части Чёрного моря

Table 4 Age-related changes of heterozygote deficiency index for *Mytilus galloprovincialis* from the north-western Black Sea

Возрастной класс	Станции								Среднее для региона
	21MG025	37SG035	41SU025	42SU035	45ZB025	48DN025	49DN015	56PH025	
0+	0.89	-0.17	0.81	0.31	-0.81	0.7	0.70	0.31	0.34
1+	0.72	-0.21	0.77	-0.32	-0.25	0.7	0.67	0.01	0.26
2+	0.56	-0.45	-	-0.31	0.23	0.7	0.37	-0.52	0.08
3+	0.67	0.10	-	-0.85	0.47	0.8	0.40	-	0.26
4+	0.49	-0.45	-	-	-0.88	-	-0.16	-	-0.25

Причиной увеличения гетерозиготности в старших возрастных группах моллюсков может быть более высокая выживаемость особей этого фенотипа по сравнению с гомозиготами. Эта гипотеза подтверждается довольно высоким уровнем влияния ежегодной выживаемости особей гетерозиготного фенотипа F_c на вариации индекса дефицита гетерозигот ($F = 6.74$; $p = 0.025$) (см. табл. 3). Ранее лабораторными экспериментами было показано, что при выращивании мидий *Mytilus edulis* в различных стрессовых условиях в результате селективной смертности гомозиготных особей

увеличивалось среднее число гетерозиготных локусов. При этом для моллюсков с низкой выживаемостью характерен более высокий метаболизм [21].

Средние значения индекса дефицита гетерозигот D для мидий северо-западного и западного регионов Чёрного моря существенно различаются. Для первого этот показатель положителен (0.309), характеризуя дефицит гетерозигот, тогда как для другого региона он отрицателен (-0.329), что свидетельствует о преобладании избытка гетерозигот. Но эти различия статистически не значимы ($F = 1.08$; $p =$

0.321) при исключении влияния на изменения индекса D глубины обитания мидий, доли сеголеток в их поселениях и смертности гетерозигот (см. табл. 3). Это означает, что иные факторы среды или популяционной структуры мидий, по которым могут различаться указанные регионы, не оказывают существенного влияния на уровень гетерозиготности моллюсков. Можно лишь отметить, что высокий дефицит гетерозигот, характерный для мидий северо-западной части Чёрного моря, может быть обусловлен также действием заморозов донных организмов. Ранее было выявлено, что при гипоксии наиболее высокая смертность среди ювенильных мидий характерна для особей фенотипа F_c [25], в результате чего в поселениях моллюска снижается уровень гетерозиготности. Кроме этого, периодические заморы омолаживают поселения мидий, в результате количество сеголеток в поселениях северо-западного региона достигает 79.5 % (среднее 40 %), что также способствует увеличению дефицита гетерозигот.

Соотношения между индексом дефицита гетерозигот мидий обоих рассмотренных регионов (D), и основными факторами, влияющими на его изменения – глубиной обитания (H) и долей сеголеток в поселениях моллюска (N_g), определяются следующим уравнением множественной регрессии:

$$D = 2.881 - 0.936 \ln H + 0.011 N_g . \\ (R^2 = 85.26; F = 37.59; p < 0.001)$$

Эта зависимость может быть использована для получения прогнозных оценок дефицита гетерозигот всего по двум легко определяемым показателям со стандартной ошибкой рассчитанного индекса D , равной 0.221. Вычисленные таким образом значения дефицита гетерозигот для отдельных районов могут служить их фоновыми характеристиками. Полиморфизм окраски раковин моллюсков рассматривается как одно из проявлений адаптации их популяций к существованию в условиях гетерогенной

внешней среды [10]. В связи с этим сопоставление фоновых значений индекса дефицита гетерозигот, рассчитанных по полученному уравнению, с реальными значениями этого показателя может быть важным элементом системы мониторинга состояния популяций моллюска в современных экологических условиях.

Многочисленные генетических исследований морских двусторчатых моллюсков с анализом различных аллозимных локусов показали широкое распространение дефицита гетерозигот в их природных популяциях [3, 17, 18, 20, 21, 23, 25–27 и др.]. Некоторыми авторами он рассматривается как феномен этой группы морских организмов [20]. Основными причинами этого явления могут быть эффект Валунда, нулевые аллели, инбридинг, селекция [3, 20, 21, 23, 27]. При анализе полиморфизма окраски раковин мидий Чёрного моря эффект Валунда может рассматриваться возможной причиной появления дефицита гетерозигот ввиду существенных различий фенотипической структуры в различных поселениях мидий. Кроме этого, подобные различия были установлены между возрастными группами моллюска, а генетические различия между дискретно оседавшими когортами также считаются возможной причиной эффекта Валунда [23]. С другой стороны, уменьшение дефицита гетерозигот F_c и появление их избытка при увеличении глубины обитания мидий, а также в процессе их роста свидетельствуют о селективном отборе, обусловленном более высокой выживаемостью гетерозиготных особей.

Заключение. Оценка проведённого ранее гибридологического анализа мидий *Mytilus galloprovincialis* [11] показала, что результаты скрещивания моллюсков с двумя альтернативными вариантами цвета раковин не противоречат однолокусной двухаллельной модели наследования окраски наружного призматического слоя створок при разделении моллюсков на три фенотипические группы. Широкое распространение дефицита гетерозигот у мидий

Чёрного моря, установленного по характеру распределения фиолетового пигмента в призматическом слое раковины, его уменьшение при повышении солёности вод и увеличении возраста особей аналогичны соответствующим особенностям генетической структуры у других видов морских моллюсков, выявленным генетико-биохимическими методами. Это даёт

основание полагать, что изучение фенотипической структуры мидий на основе анализа окраски призматического слоя раковины может достаточно объективно характеризовать основные направления пространственных и временных изменений генетической структуры моллюска в связи с современными преобразованиями экосистемы Чёрного моря.

1. Булатов К. В. Генетическая природа окраски раковин у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Докл. АН УССР. – Сер. Б. – 1984. – № 6. – С. 53 – 55.
2. Ганцевич М. М., Тюнникова А. В., Малахов В. В. Генетика пигментации раковины средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia, Mytilida) // Докл. АН. – 2005. – 404, № 4. – С. 565 – 566.
3. Дехта В. А. Дефицит гетерозигот и причины его образования в популяции мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (1996 – 1997 гг.): Сб. научн. трудов АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону, 1998. – С. 307 – 311.
4. Дехта В. А. О полиморфизме окраски раковины мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: Тез. докл. Междунар. конф. – 2003. – С. 75 – 77.
5. Драголи А. А. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 3 – 15.
6. Зернов С. А. Основные черты распределения животных в Чёрном море у Севастополя // Изв. Императ. Акад. Наук. – 1908. – Сер. 4, № 10. – С. 991 – 996.
7. Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И. и др. Биология культивируемых мидий. – Киев: Наук. думка, 1989. – 100 с.
8. Милашевич К. О. Моллюски Чёрного и Азовского морей // Фауна России. – Петроград: Императ. акад. наук, 1916. – 1. – 312 с.
9. Рокитский П. Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Высшая школа, 1974. – 445 с.
10. Сергиевский С. О. Фенетическая структура популяций брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* в эстуарии реки Кереть (Белое море) // Биология моря. – 1985. – № 3. – С. 44 – 53.
11. Столбова Н. Г., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Наследование цвета раковины у мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Цитология и генетика. – 1996. – 30, № 6. – С. 62 – 65.
12. Шурова Н. М. Влияние солёности на структуру и состояние поселений двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* // Биология моря. – 2001. – 27, № 3. – С. 187 – 191.
13. Шурова Н. М., Золотарев В. Н. Соотношение фенотипов мидий в природных популяциях // Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по теме “Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков” – М.: ПИН АН СССР. – 1984. – С. 110 – 111.
14. Шурова Н. М., Золотарев В. Н. Сезонные слои роста в раковинах мидии Чёрного моря // Биология моря. – 1988. – № 1. – С. 18 – 22.
15. Шурова Н. М., Золотарев В. Н. Плодовитость и скорость воспроизводства мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. северо-западного шельфа Чёрного моря // Гидробиол. журн. – 2002. – 38, № 3. – С. 59 – 65.
16. Battaglia B., Bisol P.M., Rodino E. Experimental studies on some genetic effects of marine pollution // Helgoländ. Meeres. – 1980. – 33, N 1–4. – P. 587 – 595.
17. Fairbrother J. E., Beaumont A. R. Heterozygote deficiencies in a cohort of newly settled *Mytilus edulis* spat // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 1993. – 73. – P. 647 – 653.
18. Gaffney P. M. Enzyme heterozygosity, growth rate and viability in *Mytilus edulis*: another look // Evolution. – 1990. – 44, N 1. – P. 204 – 210.
19. Ivanov V. N., Bulatov K. V. Population-genetic investigation of the Black Sea *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Hydrores. – 1990. – 7, № 8. – P. 36 – 41.
20. Mallet A. Z., Zouros E., Gartner-Kepkay K. E. et al. Larval viability and heterozygote deficiency in populations of marine bivalves: evidence from pair mating of mussels // Mar. Biol. – 1985. – 87, N 2. – P. 165 – 172.

21. Myrand B., Tremblay R., Sévigny J.-M. Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions // J. Hered. – 2002. – **93**, N 4. – P.238 – 248.
22. Novac A., Fusu L. The phenotypic structure of a *Mytilus galloprovincialis* Lmk population from the Romanian Black Sea shore // Analele Științifice ale Universității “Alexandru Ioan Cuza”, Secțiunea Genetică și Biologie Moleculară. – 2006. – **7**, fasc. 1. – P. 235 – 240.
23. Raymond M., Vääntö R.L., Thomas F. et al. Heterozygote deficiency in the mussel *Mytilus edulis* species complex revisited // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1997. – **156**. – P. 225 – 237.
24. Shurova N. M. Phenotypic differences in filtration activity of the Black Sea mussels in the waters with extreme low salinity // 33rd European Marine Biology Symposium. Abstracts. – Wilhelmshaven, Germany. – 1998. – P. 17 – 18.
25. Shurova N. M. Influence of hypoxia on the state of the population of the Black Sea mussels // The Black Sea Ecological Problems: Collected papers / SCSEIO. – Odessa: SCSEIO, 2000. – P. 286 – 290.
26. Tracey M. L., Bellet N. F., Graven C. D. Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the mussel *Mytilus californianus* // Mar. Biol. – 1975. – **32**. – P. 303 – 311.
27. Zouros E., Foltz D. W. Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve molluscs // Malacologia. – 1984. – **25**. – P. 583 – 591.

Поступила 12 февраля 2008 г.
После доработки 14 июля 2008 г.

Аналіз фенотипічної структури поселень мідій *Mytilus galloprovincialis* Чорного моря по кольору зовнішнього призматичного шару їх раковин. Н. М. Шурова, В. М. Золотарьов. По особливостях розподілу фіолетового пігменту в зовнішньому призматичному шарі раковин мідій *Mytilus galloprovincialis* Чорного моря виділяється три їх фенотипи: (1) у призматичному шарі фіолетовий пігмент відсутній, (2) пігмент офарблює весь призматичний шар, (3) пігмент локалізований у вигляді радіальних смуг, що чергуються з зонами без пігменту. Перші дві форми інтерпретуються як гомозиготи, остання – як гетерозигота. Генетична природа кольору раковини як системи двох алелей з кодомінуванням підтверджується відповідністю виявлених і очікуваних частот фенотипів по співвідношенню Харді-Вайнберга. На основі такого підходу розглянута фенотипічна структура ряду поселень мідій в північно-західній і західній частинах Чорного моря, аналізується роль чинників середовища і вікової структури мідій у мінливості дефіциту гетерозигот.

Ключові слова: глибина пробування, дефіцит гетерозигот, зовнішній призматичний шар, колір раковини, фенотипічна структура, *Mytilus galloprovincialis*.

Analysis of phenotypic structure of settlements of the Black sea mussel *Mytilus galloprovincialis* on color of outer prismatic shell layer. N. M. Shurova, V. N. Zolotarev. Three phenotypes of mussel *Mytilus galloprovincialis* from the Black Sea are separated on features of distribution of a violet pigment in outer prismatic shell layer: (1) the violet pigment is absent in prismatic layer, (2) pigment paints the whole of prismatic layer, (3) pigment is localized in the form of the radial strips alternating with unpigmented zones. First two forms are interpreted as homozygotes, last as heterozygote. The genetic nature of shell colour as system of two alleles with codomination proves to be true conformity of the revealed and expected frequencies of phenotypes on Hardy–Weinberg formula. On the basis of such approach the phenotypic structure of some mussel settlements from north-western and western parts of the Black Sea is considered, the role of environmental factors and age structure of mussels in variability of heterozygote deficiency is analyzed.

Keywords: depth of habitat, heterozygote deficiency, outer prismatic layer, shell color, phenotypic structure, *Mytilus galloprovincialis*.