

Исследование гетероморфизма мужских гамет у некоторых митилид (Bivalvia: Mytilidae) из Японского моря

Е.Е. Вехова, А.А. Реунов

Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: evechova@gmail.com

Методом сканирующей электронной микроскопии исследованы особенности морфологии сперматозоидов у трех мидий (Bivalvia: Mytilidae) Японского моря: мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), мидии блестящей *Mytilus coruscus* Gould, 1861 и мидии тихоокеанской *Mytilus trossulus* Gould, 1850. Установлено, что для каждого из этих трех видов характерно явление гетероморфизма сперматозоидов. Каждый вид продуцирует несколько морфологически разных паттернов зрелых спермиев. Наибольшее количество морфотипов сперматозоидов, которое равно семи, обнаружено у мидии *M. trossulus*. В популяции спермиев *M. coruscus* присутствуют шесть морфотипов, а у *C. grayanus* только пять. Разное количество морфотипов предположительно связано с различиями в репродуктивной адаптивности, характерными для данных видов.

Ключевые слова: митилиды, гетероморфизм, сперматозоиды, Японское море.

Study on sperm heteromorphism in some mussels (Bivalvia: Mytilidae) from the Sea of Japan

E.E. Vekhova, A.A. Reunov

National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: evechova@gmail.com

Using scanning electron microscopy, we have investigated the peculiarities of spermatozoa morphology in three common species of mussels from the Sea of Japan: the Gray's mussel *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), the Korean mussel *Mytilus coruscus* Gould, 1861 and the Pacific blue mussel *Mytilus trossulus* Gould, 1850. The phenomenon of sperm heteromorphism is typical for each of these three species of mytilids. Each mussel species produces several morphologically different patterns of mature sperm cells. The greatest number of spermatozoa morphotypes, seven was found in *M. trossulus*. There are six different spermatozoa morphotypes in *M. coruscus*, but in *C. grayanus* only five morphotypes of sperm cells were found. It seems to be that different number of morphotypes of spermatozoa is related with the reproduction adaptivity that is typical for these mussel species.

Key words: mytilids, heteromorphism, spermatozoa, the Sea of Japan.

Неотъемлемой частью современных филогенетических исследований является сравнительная сперматология — область знаний, родоначальником которой был шведский зоолог Густаф Ретциус, установивший, что для Metazoa

характерна морфологическая видоспецифичность мужских гамет [Retzius, 1904, по: Реунов, 2005]. На протяжении многих лет строение сперматозоидов с успехом используется исследователями как дополнительный признак, применимый как к внутривидовому, так и межвидовому анализу [Реунов, 2005]. Однако наряду с представлением о видоспецифичности гамет, постепенно развивается представление об их полиморфизме, иногда встречаемом у некоторых видов. С одной стороны это явление определяется наличием некоторого количества аномальных клеток, возникновение которых является следствием внешних воздействий и сбоев в генетической программе, обеспечивающей дифференциацию [Escalier, 2002; Chemes, Rawe, 2003]. Как правило, аномальные гаметы не имеют стабильного плана строения и могут иметь различные формы [Pitnick et al., 2008]. По-видимому, аномальные сперматозоиды есть у каждого самца Metazoa и соотношение фертильности и стерильности зависит не столько от факта их наличия, сколько от их процентного содержания [Рузен-Ранге, 1980; Chemes, Rawe, 2003; Pitnick et al., 2008].

Кроме аномальных линий, в популяциях сперматозоидов многих Metazoa обнаружены и дополнительные варианты нормальных гамет. Это явление, называемое диморфизмом в случае наличия единственного дополнительного морфотипа, было описано в сперматогенезе некоторых таксонов, например, у аннелид [Boi et al., 2001], ракообразных [Blades-Eckelbarger, Youngbluth, 1982], моллюсков [Reunov et al., 1999; Jespersen et al., 2001; Jespersen et al., 2002] и иглокожих [Юрченко, Реунов, 2004; Eckelbarger et al., 1989; Au et al., 1998]. В свое время Кушакевич [Kuschakewitch, 1913, 1921, по: Hodgson, 1997] предложил для характеристики диморфных сперматозоидов термины «типичный» и «атипичный». Позднее Хили и Джемисон [Healy, Jamieson, 1981] подвергли критике термин «атипичный», трактуемого иначе как «ненормальный» тип, и предложили термины «эусперматозоид» и «парасперматозоид» для осеменяющего и дополнительного типов мужских гамет соответственно.

Помимо диморфизма известно явление триморфизма мужских гамет, которое распространено, например, у брюхоногих моллюсков [Buckland-Nicks et al., 1982; Leonard, Cordoba-Aguilar, 2010; и др.]. Классификация триморфных сперматозоидов Gastropoda, основанная на количестве хроматина в ядре, была предложена Мевесом Ф. [Meves, 1903, по: Hodgson, 1997]. Для сперматозоидов с обычным содержанием хроматина автор предложил термин «эупиренный сперматозоид». Для гамет с количеством хроматина, уменьшенным благодаря диминуции, он ввел термин «олигопиренный сперматозоид», а для сперматозоидов, полностью лишенных хроматина, был предложен термин «апиренный сперматозоид». Несмотря на то, что пока не известны факты существования более трех типов детерминированных сперматозоидов, в литературе нередко употребляется термин «полиморфизм» [Hodgson, 1997], который может наводить на мысль о возможности существования и большего количества детерминированных

мужских гамет. Однако такие варианты популяций сперматозоидов пока не обнаружены. Феномен существования дополнительных типов мужских гамет, открываемый у все новых и новых представителей многоклеточных животных, в некоторых случаях получил объяснение, подразумевающее выполнение данными гаметами определенных функций таких, например, как транспортная и питающая [Рузен-Ранге, 1980; Buckland-Nicks et al., 1982; Hodgson, 1997; Buckland-Nicks, 1998]. Тем не менее, в некоторых публикациях присутствие «парасперматозоидов» характеризуется авторами как «интригующее» [Jespersen et al., 2001; Lützen et al., 2001]. Особенно загадочным является существование так называемых «гетерогенных сперматозоидов» [Рузен-Ранге, 1980; Chemes, Rawe, 2003]. В отличие от гамет, имеющих ярко выраженные структурные различия и попадающих под понятия диморфизма и триморфизма, гетероморфные формы отличаются незначительной структурной вариабельностью и предположительно имеют равнозначные шансы к осеменению [Юрченко, Реунов, 2004; Au et al., 1998; Reunov et al., 1999].

Недавно появились данные, позволяющие предполагать, что некоторые виды двустворчатых моллюсков, в частности митилид, ранее считавшихся моногаметными [Дроздов, Касьянов, 1985; Реунов, Дроздов, 1987; Дроздов, Реунов, 1997; Реунов, 2005; Kafanov, Drozdov, 1998] на самом деле характеризуются гетероморфностью гамет. Так, согласно предварительным результатам, у мидии тихоокеанской *Mytilus trossulus* Gould, 1850 обнаружено пять морфотипов мужских гамет, а у мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) два морфотипа, и при этом у обоих видов имеется общий морфотип, по-видимому, свидетельствующий о близком родстве обеих мидий [Reunov et al., 2012; Vekhova et al., 2013]. Гетероморфность гамет является также особенностью мидии блестящей *Mytilus coruscus* Gould, 1861. Не исключено, что находки, подобные этим, могут стать причиной пересмотра принципов сравнительной сперматологии, в качестве которых будут привлечены как анализ гетероморфных рядов гамет, так и выявление общих морфотипов. Однако для выяснения правомочности подобного предположения необходимы расширенные внутривидовые и межвидовые исследования.

Двустворчатые моллюски *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus* являются обычными представителями эпифауны верхней сублиторали Японского моря, которые характеризуются сходным образом жизни и могут быть удобны для сравнительного исследования [Скарлато, 1981; Вехова, 2007; Lutaenko, Noseworthy, 2012; Vekhova et al., 2013]. Кроме того, эти виды являются промысловыми объектами Дальнего Востока России [Скарлато, 1981]. Целью данной работы было провести детальное изучение методом сканирующей электронной микроскопии феномена гетероморфизма сперматозоидов у *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus*.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили половозрелые особи трех видов митилид *M. trossulus* (5 экз.), *C. grayanus* (5 экз.) и *M. coruscus* (5 экз.) из зал. Восток (зал. Петра Великого, Японское море), собранных летом 2011–2016 гг. с помощью водолазной службы Национального научного центра морской биологии ДВО РАН. Сбор материала проводили в период нереста моллюсков на морской биологической станции «Восток» ННЦМБ ДВО РАН (рис. 1). В лабораторных условиях у моллюсков были удалены гонады, которые далее измельчали на мелкие кусочки, предварительно проверив мужские половые клетки на зрелость и подвижность. Затем материал фиксировали в 2.5% растворе глутаральдегида, приготовленном на 0.2 М какодилатном буфере (pH 7.4) в течение 2–4 ч при температуре 4°C. После этого образцы промывали в 0.1 М какодилатном буфере в течение 15–20 мин. Суспензию сперматозоидов помещали пипеткой на поверхность покровных стекол Nunc Thermanox Plastic Coverslips (Cat. No. 174950), выдерживая до их оседания 30 мин. Далее образцы обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации, постепенно доводя до чистого ацетона [Миронов и др., 1994]. После этого образцы окончательно высушивали в диоксиде углерода по методике сушки в критической точке, используя прибор Critical Point Dryer 030 фирмы «BAL-TEC», помещали на поверхность алюминиевых столиков и напыляли хромом, исполь-

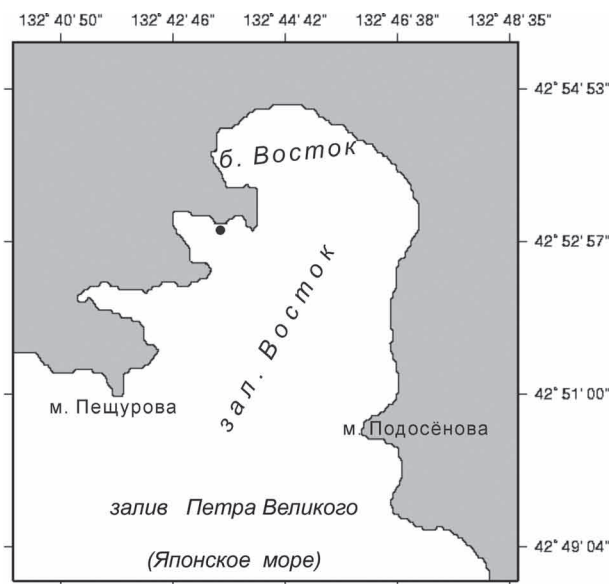


Рис. 1. Карта района исследования и место сбора материала в зал. Восток (Японское море).

Fig. 1. Map of the studied area and position of sampling site in Vostok Bay (Sea of Japan).

зуя вакуумный прибор для покрытия тонких мембран Q 150T ES. Особенности морфологии, полученных образцов мужских гамет трех разных видов мидий, исследовали методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на сканирующем электронном микроскопе модели Karl Zeiss EVO 40. Полученные изображения редактировали с использованием графической программы Adobe Photoshop 7.0. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel. Всего для статистического анализа было обработано 1500 сперматозоидов.

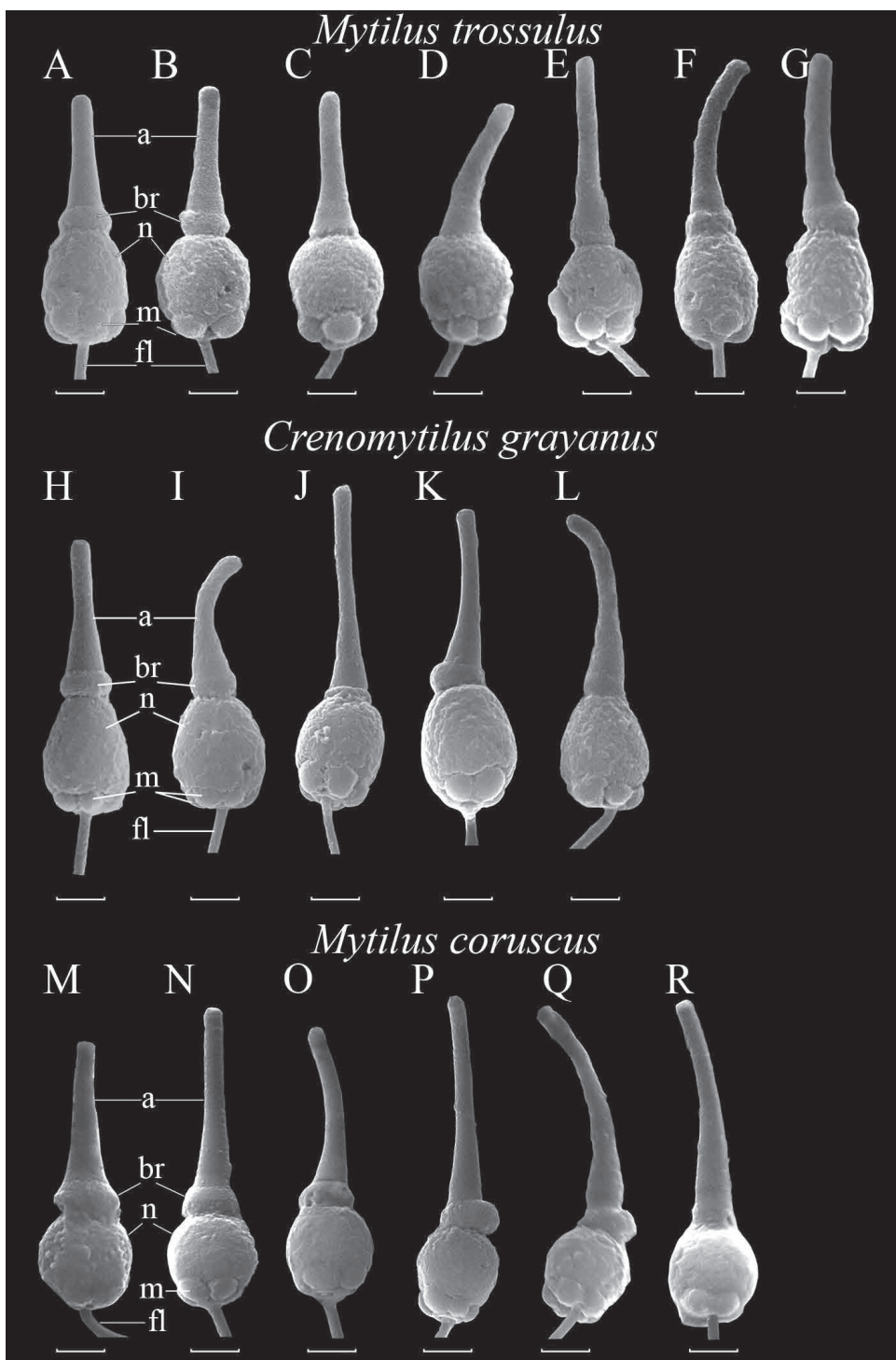
Результаты

Морфологическое разнообразие сперматозоидов трех видов мидий

Общий паттерн строения сперматозоидов у трех исследованных видов достаточно близок. В состав головки сперматозоида этих видов входят: акросома, ядро, в основании которого находятся пять митохондрий, сгруппированных в кольцо, а также жгутик, отходящий от головки спермия (рис. 2). Вместе с тем исследования показали, что в популяции мужских половых гамет у каждого из трех видов присутствуют сперматозоиды разных морфологических типов. Наибольшее разнообразие морфотипов сперматозоидов обнаружено у *M. trossulus* (рис. 2A–G). Для этого вида характерно 7 морфотипов спермиев, у которых различия в строении касались размера и формы ядра, акросомы, а также степенью выраженности базального кольца в основании акросомы. У *M. trossulus* были установлены следующие морфотипы мужских гамет: морфотип с продолговатым трапециевидным ядром и прямой акросомой с очень выраженным базальным кольцом (рис. 2A); морфотип с овальным ядром и прямой акросомой с хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2B); морфотип с овальным ядром, прямой акросомой с расширенным основанием и слабо выраженным базальным кольцом (рис. 2C); морфотип с овальным ядром и изогнутой акросомой без базального кольца (рис. 2D); морфотип с овальным ядром и прямой удлинённой акросомой без базального кольца (рис. 2E); морфотип с трапециевидным ядром, изогнутой удлинённо-конической акросомой с хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2F); морфотип с овальным ядром, прямой акросомой и ассиметричным базальным кольцом (рис. 2G).

В отличие от *M. trossulus*, у мидии Грея сперматозоиды характеризуются наличием вытянутого в продольном направлении ядра трапециевидной формы и, как правило, имеют отличия в строении и размере акросомы, имеющей коническую форму. У мидии *C. grayanus* обнаружено 5 морфотипов сперматозоидов (рис. 2H–L), а именно: морфотип с трапециевидным ядром, укороченной прямой акросомой с хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2H); морфотип с трапециевидным ядром и изогнутой акросомой с хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2I); морфотип с трапециевидным ядром, удлинённой прямой акросомой с незначительным базальным кольцом (рис. 2J); морфотип с трапециевидным ядром, удлинённой прямой акросомой с ассиметричным базальным кольцом (рис. 2K); морфотип с трапециевидным ядром, удлинённой изогнутой акросомой без базального кольца (рис. 2L).

Сперматозоиды *M. coruscus* характеризуются наличием ядра округло-бочонковидной формы и отличаются друг от друга строением и размером конической акросомы. Всего у этого вида мидии обнаружено 6 различных морфотипов сперматозоидов (рис. 2M–R). Среди них: морфотип с округло-бочонковидным ядром, короткой прямой конической формы акросомой, имеющей мощное



базальное кольцо в основании (рис. 2М); морфотип с округло-бочонковидным ядром, удлиненной прямой акросомой с выраженным базальным кольцом (рис. 2N); морфотип с округло-бочонковидным ядром, удлиненно-изогнутой акросомой с выраженным базальным кольцом (рис. 2O); морфотип с округло-бочонковидным ядром, чрезмерно удлиненной прямой акросомой, напоминающей собой рапиру и имеющей хорошо выраженное ассиметричное базальное кольцо (рис. 2P); морфотип с округло-бочонковидным ядром, изогнутой рапирообразной акросомой с хорошо выраженным ассиметричным базальным кольцом (рис. 2Q); морфотип с округло-бочонковидным ядром, изогнуто-рапирообразной акросомой без базального кольца (рис. 2R).

Количественное соотношение разных морфотипов сперматозоидов в популяции мужских половых клеток у трех видов мидий

Количественная оценка полученных данных показала, что соотношение разных морфотипов сперматозоидов в популяции половых клеток у трех видов митилид из зал. Восток различается, при этом частота встречаемости того или иного морфотипа сперматозоидов варьирует в пределах вида.

Согласно полученным расчетам, в популяции мужских гамет мидии тихоокеанской доминируют морфотипы с трапециевидной и овальной формой ядра, прямой акросомой и выраженным базальным кольцом (рис. 2А, В), составляющие при этом 72% и 15.5% от общего количества гамет в популяции соответственно. Количество остальных морфотипов сперматозоидов (рис. 2С–G) у *M. trossulus* не превышает 10%. Отметим, что равным значением, которое составляет 1%, в популяции мужских гамет характеризуется количество спермиев с овальным ядром, изогнутой акросомой без базального кольца, а также морфотипа с овальным ядром, прямой акросомой без базального кольца (рис. 2D, E). Еще два морфотипа сперматозоидов характеризуются примерно равным процентным соотношением: среди них 5% приходится на спермии с трапециевидным ядром, изогнутой удлиненной акросомой и хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2F), а всего лишь 4% составляют сперматозоиды с овальным ядром, прямой акросомой и ассиметричным базальным кольцом (рис. 2G). Оставшаяся маленькая доля процентов сперматозоидов приходится на морфотип с овальным ядром, прямой акросомой с расширенным основанием и слабо выраженным базальным кольцом (рис. 2C), которая составляет 1.5%.

Рис. 2. Морфотипы зрелых сперматозоидов (СЭМ) у *Mytilus trossulus* (А–G), *Crenomytilus grayanus* (H–L) и *Mytilus coruscus* (M–R): *a* – акросома; *br* – basal ring; *n* – ядро; *m* – митохондрия; *fl* – жгутик. Масштаб линейки – 1 мкм.

Fig. 2. Morphotypes of mature spermatozoa (SEM) in *Mytilus trossulus* (A–G), *Crenomytilus grayanus* (H–L) and *Mytilus coruscus* (M–R): *a* – acrosome; *br* – basal ring; *n* – nucleus; *m* – mitochondrion; *fl* – flagellum. Scale bar 1 μ m.

Количественная оценка данных показала, что у *C. grayanus* преобладает первый морфотип спермиев с прямой акросомой и хорошо выраженным базальным кольцом (рис. 2Н), который насчитывает 78% от общей популяции мужских гамет, тогда как на остальные морфотипы сперматозоидов (рис. 2І–Л) приходится гораздо меньшее количество клеток. Так, второй морфотип сперматозоидов у мидии Грея, который характеризуется изогнутой акросомой и хорошо выраженным базальным кольцом достигает лишь 4%. Третий (с удлинённой прямой акросомой и незначительно выраженным базальным кольцом) и четвёртый (с удлинённой прямой акросомой с ассиметричным базальным кольцом) морфотипы спермиев насчитывают примерно одинаковое количественное соотношение мужских гамет в популяции – соответственно 6 и 7%. На долю пятого морфотипа (с удлинённой изогнутой акросомой без базального кольца) приходится всего лишь 5% сперматозоидов от общего количества клеток в популяции мужских гамет у данного вида.

Как показал морфологический анализ, у мидии *M. coruscus* насчитывается 6 морфотипов сперматозоидов, которые имеют разное количественное соотношение в популяции гамет (рис. 2М–Р). Согласно статистическому анализу, у данного вида в популяции клеток доминируют морфотипы сперматозоидов с округло-бочонковидным ядром, короткой прямой конической формы акросомой и мощным базальным кольцом в основании, а также с округло-бочонковидным ядром, удлинённой прямой акросомой и выраженным базальным кольцом (рис. 2М, N), на долю которых приходится 15 и 55% соответственно. Достаточно высокий процент приходится на шестой морфотип сперматозоидов (рис. 2Р), который составляет 12%. В отличие от них, всего 1% сперматозоидов приходится на морфотип с округло-бочонковидным ядром, изогнутой рапирообразной акросомой и хорошо выраженным ассиметричным базальным кольцом (рис. 2Q). Почти равное процентное соотношение в популяции мужских гамет насчитывают морфотипы сперматозоидов третьего и четвёртого типов, на которые приходится 9 и 8% соответственно.

Обсуждение

Проведенное нами исследование подтвердило, что у мидий *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus* морфология сперматозоидов соответствуют паттернам, описанным у этих видов ранее [Дроздов, Касьянов, 1985; Реунов, Дроздов, 1987; Дроздов, Реунов, 1997; Реунов, 2005; Kafanov, Drozdov, 1998]. Такие сперматозоиды состоят из головки, включающей в себя акросому и ядро, а также средней части, в которой расположено кольцо из митохондрий диаметром 0.5–0.8 мкм, от которой отходит длинный и подвижный жгутик толщиной 0.2 мкм [Дроздов, Реунов, 1997; Реунов, 2005; Hodgson, Bernard, 1986a, b; Jamieson, Rouse, 1989; Carrido, Gallardo, 1996; Introini et al., 2010; Kim et al., 2010]. Согласно существующей

классификации, такие гаметы относятся к «примитивному» типу или, как его еще называют, типу «этаквасперматозоидов», характерному для всех животных с наружным осеменением в водной окружающей среде [Реунов, 2005]. На наш взгляд, несомненным является то, что каждый вид мидий обладает гетероморфным набором гамет (рис. 2). Обнаружено, что гетероморфные наборы *M. trossulus* и *C. grayanus* состоят не из пяти и двух вариантов сперматозоидов, как было показано в нашем предварительном исследовании [Reunov et al., 2012; Vekhova et al., 2013], а соответственно из семи и пяти вариантов. Как это было впервые установлено, для *M. coruscus* характерно шесть вариантов гамет (рис. 2). Кроме данных видов явление гетероморфизма сперматозоидов пока известно лишь у одного вида мидии *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) [Briones et al., 2012], а также у мактры *Mac-tra chinensis* Philippi, 1846 [Reunov et al., 2014], представляющих другие таксоны Bivalvia.

Анализ причин гетероморфизма спермиев у двустворчатых моллюсков является интересной научной задачей. У мактры *M. chinensis* доминирование разных вариантов сперматозоидов в северной и южной популяциях очевидно сопряжено с генетической дивергенцией вида, при которой в возникших подвидах мактры китайской происходит оптимизация видоспецифичного паттерна мужских гамет [Reunov et al., 2014]. Несмотря на наличие литературных данных, свидетельствующих о том, что у митилид рода *Mytella* Soot-Ryen, 1955, живущего в разных условиях обитания не обнаружено различий в строении сперматозоидов [Introini et al., 2010], варьирование размера спермиев у митилид одного и того же вида было замечено исследователями, работавшими методом трансмиссионной электронной микроскопии и полагавшими, что проявление вариаций во многом зависит от участка ареала, где обитает вид [Hodgson, Bernard, 1986a, b; Carrido, Gallardo, 1996; Kim et al., 2010; Oyarzún et al., 2014]. Например, различная длина головок сперматозоидов была зарегистрирована у мидий *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mytilus chilensis* (Hupe, 1854), *M. coruscus* и перны *Perna viridis* L., 1758, обитающих в разных районах (см. таблицу). Однако подобным варьированием размеров сперматозоидов характеризуются и другие виды многоклеточных организмов [Pitnick et al., 2008]. Таким образом, мы допускаем, что наиболее вероятной причиной гетероморфизма мужских гамет является прессинг внешних факторов.

Необходимо отметить, что особенностью исследованных видов мидий является относительно большое количество морфотипов мужских гамет (рис. 2). Мы допускаем, что формирование нескольких морфотипов сперматозоидов может повышать адаптивные способности, нацеленные на улучшение выживаемости, распространения и воспроизводства видов в изменчивых условиях верхней сублиторали, являющейся местом обитания мидий *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus* [Скарлато, 1981; Lutaenko, Noseworthy, 2012]. Не исключено, что фактором экологического прессинга, испытываемого этими видами

Морфологические характеристики и размеры сперматозоидов (mean±SD, мкм) у некоторых видов митилид

Morphological characteristics and dimensions of spermatozoa (mean±SD, μm) in some mytilids

Вид	Длина головки	Длина акросомы	Форма акросомы	Диаметр ядра	Форма ядра	n	Ах. г.	Длина жутика	Место сбора моллюсков	Источник
<i>Mytilus edulis</i>	3.5	2.03±0.30	Коническая	1.61±0.14	Бочонковидная	50	+	43–47	Плимут, Великобритания	Hodgson, Bernard [1986a]
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	6.7	5.08±0.13	Коническая	1.76±0.13	Округлая	50	+	45	Плимут, Великобритания Блугбергстранд, ЮАР	Hodgson, Bernard [1986a, b]
		5.10±0.17		1.57±0.08						
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	3.1	3.16±0.18	Коническая	1.70±0.07	Округлая	50	+	50	Калета Тумбес, Чили	Oyarzún et al. [2014]
<i>Mytilus chilensis</i>	4.2	2.33±0.11	Коническая	1.88±0.12	Овальная	50	+	55	Кальбуко, Чили	Oyarzún et al. [2014]
<i>Mytilus chilensis</i>	5.8	3.10±0.70	Коническая	1.90±0.14	Яйцевидная	Нет	+	24	Коралловый залив, Чили	Carrido, Gallardo [1996]
<i>Mytilus trossulus</i>	6	3.8	Конусовидная	1.4	Бочонковидная	Нет	+	50	Зал. Восток, Японское море, РФ	Дроздов, Реунов [1997]
<i>Choromytilus meridionalis</i>	3.6	2	Конусовидная	1.6	Округлая	Нет	–	45	Блугбергстранд, ЮАР	Hodgson, Bernard [1986b]

Окончание таблицы

Вид	Длина головки	Длина акросомы	Форма акросомы	Диаметр ядра	Форма ядра	n	Ах. г.	Длина жутика	Место сбора моллюсков	Источник
<i>Ctenomytilus grayanus</i>	4.76±0.33	2.95±0.33	Коническая	1.82±0.16	Бочонковидная	30	+	43	Зал. Восток, Японское море, РФ	Дроздов, Реунов [1997]; данное исследование
<i>Mytilus coruscus</i>	7.5	5	Колбовидная	2	Бочонковидная	Нет	+	45	Зал. Восток, Японское море, РФ	Дроздов, Реунов [1997]
<i>Mytilus coruscus</i>	5.4	3.94	Измененный конус	1.5	Цилиндрическая	Нет	+	40–45	Южная Корея	Kim et al. [2010]
<i>Perna viridis</i>	4.1	2	Колбовидная	1.3	Бочонковидная	Нет	+	Нет	Зал. Нячанг, Вьетнам	Дроздов, Реунов [1997]
<i>Perna viridis</i>	3.7	2	Воронковидная	1.3	Бочонковидная	Нет	+	Нет	О-в Йим Тин Цай, Гонконг, КНР	Reufov et al. [1999]
<i>Perumytilus purpuratus</i>	4.3	1.09±0.11 2.52±0.03	Массивная конусовидная	2.1	Цилиндрическая	30	–	Нет	Антофагаста, Чили Вальдивия, Чили	Briones et al. [2012]
<i>Perumytilus purpuratus</i>	5.4	2.5	Массивная коническая	1.3	Бочкообразная	Нет	–	34	39°52' ю.ш., 73°23' з.д., Чили	Carrido, Gallardo [1996]

Примечание. mean – среднее значение, SD – стандартное отклонение; n – количество выборки; Ах. г. – осевой стержень; «+» – присутствует, «–» – отсутствует; «Нет» – данные отсутствуют.

Note. SD – standard deviation; n – number of samples; Ax. g. – axial rod; «+» – presence, «–» – absence.

моллюсков в зал. Восток, могут являться и сложные гидрологические условия, обусловленные комплексным воздействием ряда неблагоприятных факторов среды: температурного и соленостного режимов, интенсивностью водообмена, разными направлениями и скоростями течений и мн. др. [Степанов, 1976]. Для проверки этой гипотезы необходимо провести оценку количества морфотипов гамет у *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus*, обитающих в иных экологических условиях.

Интересно, что в популяции сперматозоидов *M. trossulus*, *C. grayanus* и *M. coruscus*, присутствует разное количество морфотипов. Не исключено, что это явление сопряжено с различной адаптивной способностью данных видов. Можно предположить, что поскольку *M. trossulus* имеет семь морфотипов спермиев, адаптивные возможности у этого вида выражены сильнее, чем у двух других видов. Среди мидий *C. grayanus* и *M. coruscus* наиболее широкими адаптивными возможностями, вероятно, обладает второй вид, образующий шесть морфотипов спермиев, тогда как мидия Грея характеризуется наличием лишь пяти морфотипов сперматозоидов. Вполне вероятно, что репродуктивная адаптивность *C. grayanus* является наиболее низкой по сравнению с двумя другими видами.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Д.В. Фомину (Центр коллективного пользования ННЦМБ ДВО РАН) за помощь в использовании сканирующего электронного микроскопа Karl Zeiss EVO 40. Работа поддержана Правительством Российской Федерации (грант № 11 Г 34.31.0010), Президиумом ДВО РАН (гранты № 12-I-П30-10, рук. А.А. Реунов; № 12-I-П6-04, рук. А.В. Адрианов) и Дальневосточным федеральным университетом (грант № 14-08-01-4, рук. А.П. Анисимов).

Литература

- Вехова Е.Е. 2007. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mutilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 86, № 2. С. 154–162.
- Дроздов А.Л., Касьянов В.Л. 1985. Размеры и форма гамет у морских двустворчатых моллюсков // Биология моря. № 4. С. 33–40.
- Дроздов А.Л., Реунов А.А. 1997. Морфология спермиев двустворчатых моллюсков-митилид // Биология моря. Т. 23, № 3. С. 156–163.
- Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: методическое руководство. Санкт-Петербург: Наука. 400 с.
- Реунов А.А. 2005. Сперматогенез многоклеточных животных. Москва: Наука. 123 с.
- Реунов А.А., Дроздов А.Л. 1987. Сперматогенез и ультраструктура сперматозоидов у мидии *Mutilus coruscus* // Цитология. Т. 29, № 3. С. 260–265.
- Рузен-Ранге Э.С. 1980. Сперматогенез у животных. Москва: Мир. 132 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Ленинград: Наука. 479 с.

- Степанов В.В. 1976. Характеристика температуры и солености вод залива Восток Японского моря // Биологические исследования зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 12–22.
- Юрченко О.В., Реунов А.А. 2004. Диморфизм сперматозоидов у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биология моря. Т. 30, № 5. С. 403–405.
- Au D.W.T., Reunov A.A., Wu R.S.S. 1998. Four lines of spermatid development and dimorphic spermatozoa in the sea urchin *Anthocardis crassispina* (Echinodermata, Echinoidea) // Zoomorphology. V. 118. P. 159–168.
- Blades-Eckelbarger P.I., Youngbluth M.J. 1982. The ultrastructure of spermatogenesis in *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida) // Journal of Morphology. V. 174, N 1. P. 1–15.
- Boi S., Fascio U., Ferraguti M. 2001. Nuclear fragmentation characterizes paraspermogenesis in *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta) // Molecular Reproduction and Development. V. 59. P. 442–450.
- Briones C., Guieñz R., Garrido O., Oyarzún P.A., Toro J.E., Pérez M. 2012. Sperm polymorphism and genetic divergence in the mussel *Perumytilus purpuratus* // Marine Biology. V. 159. P. 1865–1870.
- Buckland-Nicks J. 1998. Prosobranch parasperm: sterile germ cells that promote paternity? // Micron. V. 29. P. 267–280.
- Buckland-Nicks J., Williams D., Chia F.S., Fontaine A. 1982. The fine structure of the polymorphic spermatozoa of *Fusitriton oregonensis* (Mollusca: Gastropoda), with notes on the cytochemistry of the internal secretions // Cell and Tissue Research. V. 227. P. 235–255.
- Carrido O., Gallardo C.S. 1996. Ultrastructure of sperm in bivalve molluscs of the Mytilidae family // Invertebrate Reproduction and Development. V. 29. P. 95–102.
- Chemes H.E., Rawe V.Y. 2003. Sperm pathology: a step beyond descriptive morphology. Origin, characterization and fertility potential of abnormal sperm phenotypes in infertile men // Human Reproduction Update. V. 9, N 5. P. 405–428.
- Eckelbarger K.J., Young G.M., Cameron J. 1989. Ultrastructure and development of dimorphic sperm in the abyssal echinoid *Phrissocystis multispina* (Echinodermata: Echinoidea): Implications for deep-sea reproductive biology // Biology Bulletin. V. 176. P. 257–271.
- Escalier D. 2002. Genetic approach to male meiotic division deficiency: the human macronuclear spermatozoa // Molecular Human Reproduction. V. 8, N 1. P. 1–7.
- Healy J.M., Jamieson, B.J.M. 1981. An ultrastructural examination of development and mature paraspermatozoa in *Pyrasus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae) // Zoomorphology. V. 98. P. 101–109.
- Hodgson A.N. 1997. Paraspermogenesis in gastropod molluscs // Invertebrate Reproduction and Development. V. 31. P. 31–38.
- Hodgson A.N., Bernard R.T.F. 1986a. Observations on the ultrastructure of the spermatozoon of two mytilids from the southwest coast of England // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 66, N 2. P. 385–390.
- Hodgson A.N., Bernard R.T.F. 1986b. Ultrastructure of the sperm and spermatogenesis of three species of Mytilidae (Mollusca, Bivalvia) // Gamete Research. V. 15. P. 123–135.
- Introini G.O., Maester F.M., Pereira Leite F.P., Recco-Pimentel S.M. 2010. Sperm ultrastructure of *Mytella* (Bivalvia) populations from distinct habitats along the northern coast of São Paulo State, Brazil // Biocell. V. 34, N 3. P. 103–111.
- Jamieson B.G.M., Rouse G.W. 1989. The spermatozoa of the Polychaeta (Annelida): an ultrastructural review // Biological Reviews. V. 64. P. 93–157.
- Jespersen A., Kosuge T., Lützen J. 2001. Sperm dimorphism and spermatozeugmata in the commensal bivalve *Pseudopythina macrophthalmensis* (Galeommatoida, Kelliidae) // Biological Reviews. V. 120. P. 177–189.
- Jespersen A., Lützen J., Morton B. 2002. Ultrastructure of dimorphic sperm and seminal receptacle in the hermaphrodites *Barrimysia siphonosomae* and *Pseudopythina ochetostomae* (Bivalvia, Galeommatoida) // Biological Reviews. V. 121. P. 159–172.

- Kafanov A.I., Drozdov A.L. 1998. Comparative sperm morphology and phylogenetic classification of recent Mytiloidea (Bivalvia) // *Malacologia*. V. 39. P. 129–139.
- Kim J.H., Chung E.Y., Choi K.H., Park K.H., Park S.W. 2010. Ultrastructure of germ cells during spermatogenesis and some characteristics of sperm morphology in male *Mytilus coruscus* (Bivalvia: Mytilidae) on the west coast of Korea // *Korean Journal of Malacology*. V. 26, N. 1. P. 33–43.
- Leonard J., Cordoba-Aguilar A. 2010. Gamete packages – structure and diversity // *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Oxford: University Press. J. Leonard, A. Corboda-Aguilar (Eds). P. 131–132.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 247 p.
- Lützen J., Sakamoto H., Taguchi A., Takahashi T. 2001. Reproduction, dwarf males, sperm dimorphism, and life cycle in the commensal bivalve *Peregrinamor ohshimai* Shoji (Heterodonta: Galeommatoidea: Montacutidae) // *Malacologia*. V. 43. P. 313–325.
- Oyarzún P.A., Toro J.E., Garrido O., Briones C., Guíñez R. 2014. Differences in sperm ultrastructure between *Mytilus chilensis* and *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia, Mytilidae): could be used as a taxonomic trait? // *Latin American Journal of Aquatic Research*. V. 42, N 1. P. 172–179.
- Pitnick S., Hosken D.J., Birkhead T.R. 2008. Sperm morphological diversity // *Sperm Biology: An evolutionary perspective*. T.R. Birkhead, D.J. Hosken, S. Pitnick (Eds.). New York: Academic Press. P. 69–117.
- Reunov A.A., Au D.W.T., Wu R.S.S. 1999. Spermatogenesis of the green-lipped mussel *Perna viridis* with dual patterns of acrosome and tail development in spermatids // *Helgoland Marine Research*. V. 53. P. 62–69.
- Reunov A.A., Lutaenko K.A., Zakharov E.V., Vekhova E.E., Reunova Yu.A., Alexandrova Ya.N., Sharina, S.N., Adrianov A.V. 2014. Disproportional heteromorphism of male gametes in the bivalve mollusk *Macra chinensis* in related to genetic divergence of this species // *Doklady Biological Sciences*. V. 455. P. 132–135.
- Reunov A.A., Vekhova E.E., Alexandrova Y.N., Reunova Y.A., Adrianov A.V. 2012. Intraspecific male gamete diversity in the mussels *Crenomytilus grayanus* and *Mytilus trossulus*; phenomenon of sperm pattern overlap // *Proceedings of the Russia-China Bilateral symposium on Marine Ecosystems under the Global Change in the Northwest Pacific*, Vladivostok, Russia, October 8–9, 2012. K.A. Lutaenko (Ed.). Vladivostok: Dalnauka. P. 111–114.
- Vekhova E.E., Reunov A.A., Alexandrova Ya.N., Reunova Yu.A., Adrianov A.V. 2013. First data on sperm heteromorphism in the mussels *Crenomytilus grayanus* and *Mytilus trossulus* (Bivalvia) from the Sea of Japan // *Doklady Biological Sciences*. V. 453. P. 358–361.

Published online November 10, 2017