

ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ РАКОВИНЫ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

С помощью корреляционно-регрессионного анализа рассчитаны коэффициенты уравнений вида $y=ax^b$, определяющие характер соотношений между длиной, высотой и шириной раковины мидий. Показан изометрический характер роста раковины мидий в ширину относительно длины. Методом двухфакторного дисперсионного анализа изучена зависимость формы раковины мидий из различных районов северо-западной части Черного моря от типа грунта и глубины обитания. Подтвержден адаптивный характер экологической изменчивости морфологии раковины этих двустворчатых моллюсков.

Многими исследователями было отмечено, что форма раковины такого эврибионтного моллюска как черноморская мидия *Mytilus galloprovincialis* Lam. чрезвычайно изменчива [4, 5, 8]. Разнообразие формы раковины мидий обусловлено действием различных природных факторов. Была показана изменчивость формы раковины черноморских мидий в зависимости от степени загрязненности морской воды [9]. Хорошо известно, что экологическая изменчивость морфологии раковины двустворчатых моллюсков носит, как правило, адаптивный характер [1]. Однако зависимость формы раковины от условий роста моллюсков в большинстве случаев оценивалось лишь в качественном аспекте [4, 5].

Цель данной работы – количественно оценить онтогенетическую изменчивость соотношений основных линейных размеров раковины мидий

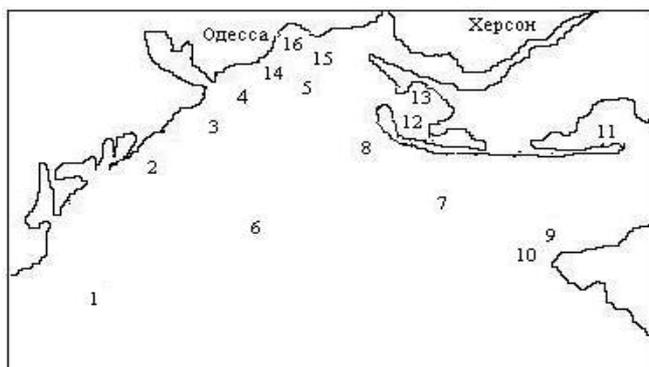


Рис. 1. Схема расположения районов исследований: о. Змеиный (1), Шаганская банка (2), Днестровская банка (3), Санжейка (4), Одесский залив (песок) (5), Центральный район (6), филофорное поле (7), Тендровский район (8), Межводное (9), Черноморское (10), Джарылгачский залив (11), Тендровский залив (12), Егорлыцкий залив (13), Одесский залив (камни) (14), Одесский залив (сваи) (15), Одесский залив (пирс в порту) (16).

(длины, высоты и ширины) в зависимости от условий роста моллюсков (характера грунта и глубины обитания).

Материал и методика. Материалом для работы послужили пробы мидий, собранные в 1985 – 2001 гг. в различных районах северо-западной части Черного моря (рис. 1). В этих районах моллюски обитали на разных грунтах. В работе принято выделение четырех типов грунта по преобладающей в них фракции, а именно: ил, песок, ра-

куша, твердый субстрат (камни, сваи, пирс). Все морфометрические промеры моллюсков осуществляли согласно общепринятым гидробиологическим методикам [2]. Длину, высоту и ширину раковины мидий измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Как известно, рост раковины моллюсков в трех ее основных измерениях (длина, высота, ширина) происходит по законам аллометрии [7, 12]. Изменчивость высоты H и ширины T раковины относительно ее длины L , а также ширины относительно высоты была описана для мидий из различных местообитаний с помощью уравнения

$$Y = aX^b, \quad (1)$$

где X , Y – длина L , высота H или ширина T раковины моллюска; a , b – коэффициенты, которые определялись на основе логарифмической формы этого уравнения [2].

Изменчивость соотношений основных параметров формы раковины мидий (длины, высоты и ширины) в зависимости от условий среды (характера грунта и глубины обитания) изучали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа.

Результаты и обсуждение. Как свидетельствуют данные корреляционно-регрессионного анализа, представленные в табл.1, высота и длина изученных раковин мидий связаны между собой очень тесно ($r = 0,96 - 0,99$). Коэффициент b уравнения (1), рассчитанный для этих параметров, колеблется в пределах от 0,802 до 0,980. Подобный размах изменения этого коэффициента отмечен для мидии *Mytilus galloprovincialis*, обитающей у побережья Марокко [10]. Т.к. значения показателя степени в уравнении (1) меньше 1, то можно сделать вывод, что связь высоты раковины мидий с ее длиной характеризуется в разной мере выраженной отрицательной аллометрией.

Так, в онтогенезе раковина у мидий, обитающих на песчаном дне Одесского залива, увеличивается в высоту относительно длины более интенсивно, чем у моллюсков с илистого грунта в районе о.Змеиный (табл.1). Это приводит к тому, что раковины мидий, выросших на мягких субстратах, становятся относительно более вытянутыми.

Средние значения индекса вытянутости раковины (отношение высоты к длине) у мидий из района о.Змеиный составляли $0,508 \pm 0,004$, а у моллюсков из Одесского залива $0,546 \pm 0,005$. Полученные значения индекса вытянутости раковины согласуются с данными, представленными для мидий, обитающих в условиях различных биотопов Черного моря. Так, высота раковины у них обычно составляет 47,2 – 55,1 % от ее длины [5].

Известно, что вытянутая форма раковин, с параллельными вентральными и дорзальными краями створок, наблюдается у мидий, обитающих на мягких грунтах [5]. В данном случае это явление носит адаптивный характер, т.к. моллюски, погружаясь макушками раковин в грунт, для захвата воды вынуждены как можно дальше вытягивать края мантии [8].

Зависимость формы раковины мидий от экологических факторов была оценена с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. При этом в качестве основного фактора был выбран характер грунта, на котором выросли моллюски, а ковариансы – глубина их обитания.

Т а б л и ц а 1. Параметры (1) зависимости высоты раковины мидий от ее длины.

район	гл.	гр.	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>S.e. ln a</i>	<i>b</i>	<i>S.e. b</i>	<i>r</i>
1	18	И	84	0,607	0,0482	0,946	0,0145	0,99
2	10	И	83	0,524	0,0610	0,980	0,0178	0,99
3	9	И	82	0,683	0,0742	0,916	0,0218	0,98
4	7	Р	82	0,708	0,0475	0,902	0,0142	0,99
5	8	П	82	0,660	0,0366	0,945	0,0104	0,99
6	27	И	51	0,703	0,0275	0,922	0,0085	0,99
7	24	И	97	0,709	0,0387	0,919	0,0115	0,99
8	12	И	83	0,583	0,0636	0,970	0,0182	0,99
9	19	Р	101	0,844	0,0312	0,865	0,0091	0,99
10	30	Р	42	0,855	0,0542	0,867	0,0147	0,99
11	8	П	223	1,186	0,0665	0,803	0,0161	0,96
12	3	П	62	0,863	0,1344	0,881	0,0338	0,98
13	4	П	94	0,961	0,0559	0,845	0,0146	0,99
14	3	Т	110	0,791	0,0381	0,898	0,0116	0,99
15	3	Т	62	0,996	0,0657	0,836	0,0176	0,99
16	3	Т	30	0,956	0,1159	0,843	0,0273	0,99

Пр и м е ч а н и е : номер района соответствует обозначенному на рис.1; гл. – глубина обитания, м; гр. – грунт (И – ил, П – песок, Р – ракуша, Т – твердый субстрат); *n* – количество исследованных пар значений размеров раковины мидий; *a*, *b* – коэффициенты уравнения (1); *S.e. ln a*, *S.e. b* – стандартные ошибки *a*, *b*; *r* – коэффициент корреляции.

Результаты расчетов, проведенных для коэффициента *a* в уравнении $H = aL^b$, представленные в табл.2, свидетельствуют о статистической значимости ($P = 0,0234$) зависимости соотношений длины и высоты раковины мидий от характера грунта. Влияние фактора глубины обитания моллюсков в данном случае оказалось статистически не значимым ($P = 0,2671$).

Как видно на графике (рис.2), средние значения коэффициента *a* в (1) для соотношений длины и высоты раковины мидий повышаются с изменением типа грунта в направлении ил – песок – ракуша – твердый субстрат.

Ширина раковины мидий также тесно связана с ее длиной, как и высота (табл.3). Коэффициент их корреляции очень высок ($r = 0,96 - 0,99$). Показатель степени *b* в формуле (1), рассчитанный для этих параметров у мидий во всех

Т а б л и ц а 2. Изменение в онтогенезе соотношений длины *L* и высоты *H* раковины мидий в зависимости от типа грунта и глубины обитания. Рассчитано для коэффициента *a* в уравнении $H = aL^b$. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа.

категории изменчивости	сумма квадратов отклонений	число степеней свободы	средний квадрат отклонений	отношение дисперсий	уровень значимости
тип грунта	0,2395	3	0,0798	4,74	0,0234
глубина	0,0231	1	0,0231	1,37	0,2671
остатки	0,4648	11	0,0168		
всего	0,4648	15			

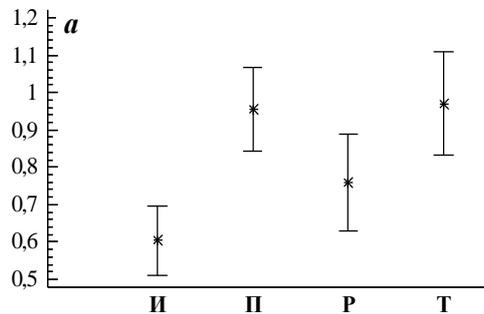


Рис. 2. Средние значения коэффициента a в (1) для соотношений длины и высоты раковины мидий, выросших на грунте разного типа. Тип грунта соответствует обозначенному в табл.1. Все данные приведены с 95-ми % доверительными интервалами.

изученных районах, значимо ($P = 0,05$) не отличался от 1. Это свидетельствует об изометрии роста раковины мидий в ширину относительно длины. По-видимому, изометрия роста раковины в этих двух направлениях свойственна мидии независимо от условий ее обитания [3]. Для атлантических *Mytilus galloprovincialis* коэффициент b в соответствующем уравнении (1) равен 0,991 [10].

Различия формы раковины мидий, обусловленные соотношением ее ширины и длины, определяются значениями коэффициента a в (1). Так, например, мидии, выросшие на при-

брежных камнях Одесского залива, имеют относительно более широкую раковину, чем моллюски, обитающие на илистом дне Шаганской банки (табл.3).

Среднее значение индекса сагиттальной кривизны раковины мидий (отношение ширины к длине) в первом случае было $0,397 \pm 0,005$; во втором $0,331 \pm 0,004$. Эти показатели входят в диапазон изменчивости данного индекса, приведенный для мидий из Черного моря. Обычно ширина раковины у этих моллюсков составляет 37,3 – 41,4 % от их длины [5].

Адаптивный характер отмеченных особенностей морфологии раковины мидий проявляется в их способности противостоять активному волнению моря. Относительно более широкая раковина мидий, обитающих на прибреж-

Таблица 3. Параметры (1) зависимости ширины раковины мидий от ее длины.

район	гл.	гр.	n	a	$S.e. \ln a$	b	$S.e. b$	r
1	18	И	84	0,281	0,0565	1,045	0,0171	0,99
2	10	И	83	0,245	0,0743	1,087	0,0217	0,98
3	9	И	82	0,302	0,1098	1,028	0,0323	0,96
4	7	Р	82	0,274	0,0759	1,074	0,0227	0,98
5	8	П	82	0,281	0,0529	1,068	0,0152	0,99
6	27	И	51	0,309	0,0441	1,033	0,0136	0,99
7	24	И	97	0,233	0,0507	1,120	0,0151	0,99
8	12	И	83	0,255	0,0950	1,086	0,0272	0,98
9	19	Р	101	0,297	0,0388	1,046	0,0112	0,99
10	30	Р	42	0,347	0,0768	1,004	0,0208	0,99
11	8	П	223	0,296	0,0834	1,056	0,0202	0,96
12	3	П	62	0,334	0,1356	1,039	0,0342	0,98
13	4	П	94	0,324	0,0660	1,034	0,0171	0,99
14	3	Т	110	0,400	0,0462	0,996	0,0141	0,99
15	3	Т	62	0,372	0,0802	1,008	0,0214	0,99
16	3	Т	30	0,351	0,2454	1,041	0,0579	0,96

Примечание: условные обозначения те же, что в табл.1.

Т а б л и ц а 4. Изменение в онтогенезе соотношений длины L и ширины T раковины мидий в зависимости от типа грунта и глубины обитания. Рассчитано для коэффициента a в уравнении $T = aL^b$. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа.

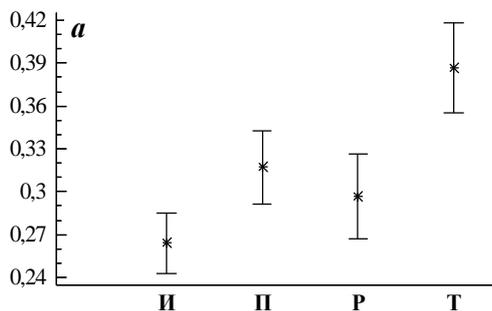
категории изменчивости	сумма квадратов отклонений	число степеней свободы	средний квадрат отклонений	отношение дисперсий	уровень значимости
тип грунта	0,0189	3	0,0063	7,23	0,0060
глубина	0,0011	1	0,0011	1,23	0,2903
остатки	0,0096	11	0,0009		
всего	0,0321	15			

ных камнях, является приспособлением, повышающим их устойчивость к гидродинамическому воздействию водных масс [8].

Представленные в табл.4 результаты дисперсионного анализа, проведенного для соотношений L и T , свидетельствуют о том, что и в данном случае наблюдаются достоверные различия ($P = 0,006$) по коэффициенту a в уравнении (1) для мидий, выросших на разных грунтах. Влияние глубины обитания мидий здесь оказалось статистически не значимым ($P = 0,2903$).

Как видно на графике (рис.3), средние значения коэффициента a в (1) для соотношений длины и ширины раковины мидий повышаются с изменением типа грунта в направлении ил – песок – ракушка – твердый субстрат.

Показатели формы раковины мидий – высота и ширина – тесно связаны не только с длиной, но и друг с другом. Данные, представленные в табл.5, свидетельствуют о достаточно высокой степени зависимости ширины раковины моллюска от ее высоты ($r = 0,94 - 0,99$). Коэффициент b уравнения (1), рассчитанный для этих параметров, колеблется в пределах от 1,087 до 1,232. Для мидий, обитающих у атлантического побережья Марокко, значение этого коэффициента составляет 1,146 [10], что вполне входит в диапазон, приведенный выше. Эти данные свидетельствуют о том, что связь ширины раковины мидии с ее высотой характеризуется разной степенью положительной аллометрии.



Р и с . 3 . Средние значения коэффициента a в (1) для соотношений длины и ширины раковины мидий, выросших на грунте разного типа. Тип грунта соответствует обозначенному в табл.1. Все данные приведены с 95 %-ми доверительными интервалами.

Так, например, у мидий из обрастания гидротехнических сооружений Одесского порта ширина раковины относительно ее высоты увеличивается в процессе роста более интенсивно, чем у моллюсков района Черноморского (табл.5). У некоторых особей мидий из обрастания портовых сооружений ширина раковины приближается к ее высоте, а в отдельных случаях и превышает ее (рис.4).

Однако достоверных различий по средним значениям коэффициента a в уравнении (1) для соотношений

Т а б л и ц а 5. Параметры (1) зависимости ширины раковины мидий от ее высоты.

район	гл.	гр.	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>S.e. ln a</i>	<i>b</i>	<i>S.e. b</i>	<i>r</i>
1	18	И	84	0,512	0,0595	1,087	0,0225	0,98
2	10	И	83	0,529	0,0656	1,091	0,0242	0,98
3	9	И	82	0,509	0,1040	1,089	0,0381	0,95
4	7	Р	82	0,429	0,0714	1,176	0,0267	0,98
5	8	П	82	0,457	0,0468	1,125	0,0162	0,99
6	27	И	51	0,460	0,0380	1,118	0,0144	0,99
7	24	И	97	0,367	0,0534	1,205	0,0195	0,99
8	12	И	83	0,491	0,0809	1,103	0,0284	0,97
9	19	Р	101	0,373	0,0421	1,200	0,0149	0,99
10	30	Р	42	0,427	0,0810	1,150	0,0266	0,99
11	8	П	223	0,316	0,1052	1,232	0,0302	0,94
12	3	П	62	0,465	0,1798	1,133	0,0537	0,97
13	4	П	94	0,378	0,0937	1,191	0,0292	0,97
14	3	Т	110	0,541	0,0509	1,094	0,0188	0,98
15	3	Т	62	0,393	0,0815	1,190	0,0262	0,99
16	3	Т	30	0,432	0,2908	1,192	0,0823	0,94

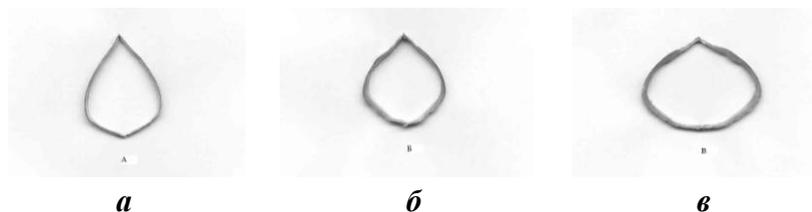
П р и м е ч а н и е : условные обозначения те же, что в табл. 1.

ширины и высоты раковины мидий, выросших на различных типах грунта, обнаружено не было. В данном случае можно говорить лишь о тенденции увеличения ширины раковины относительно ее высоты, наблюдаемой у моллюсков, выросших на твердых поверхностях.

Профиль фронтального сечения раковины, подобный показанному на рис. 4, встречается и у других видов мидий, обитающих в сходных условиях [6, 11]. Такая форма раковины, возможно, является адаптацией к жизни на вертикальных поверхностях, т.к. обеспечивает более плотный контакт моллюска с субстратом.

Средние значения индекса фронтальной кривизны раковины T/H у мидий из района Черноморского составляли $0,675 \pm 0,007$; у моллюсков из обрастания пирса Одесского порта $0,857 \pm 0,006$.

Приведенные данные подтверждают способность черноморских мидий изменять в онтогенезе форму своей раковины, адаптируясь к определенным условиям окружающей среды.



Р и с . 4. Фронтальное сечение раковин черноморских мидий. Отношение ширины раковины T к ее высоте H : $T/H = 0,753$ (Тендровский залив) (*a*), $T/H = 0,870$ (Сваи, Одесский залив) (*б*), $T/H = 1,228$ (Пирс, Одесский порт) (*в*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алимов А.Ф.* Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. – Л.: Наука, 1981. – 248 с.
2. *Алимов А.Ф., Львова А.А., Макарова Г.Е., Солдатова И.Н.* Рост и возраст // Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатова и Я.И. Старобогатова. – Л.: Тр. ЗИН АН СССР. – 1990. – 219 – С.121-140.
3. *Варигин А.Ю.* Морфологические особенности черноморской мидии, выращенной на коллекторах различных конструкций // Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии: Тезисы докл. IV Всесоюз. научно-технич. конф. – Севастополь, 1989. – Ч.1. – С.38-39.
4. *Воробьев В.П.* Мидии Черного моря // Тр. Азов.-Черномор.НИИ мор. рыб. хозяйства и океанографии – 1938. – 11. – С.3-30.
5. *Драголи А.Л.* 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. *Золотарев В.Н., Селин Н.И.* Возрастные изменения морфологии раковины у мидии Грея // Биология мидии Грея. – М.: Наука, 1983. – С.73-82.
7. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
8. *Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К.* Митилиды Черного моря. – Киев.: Наук. думка, 1990. – 208 с.
9. *Шадрин Н.В., Лежнев И.В.* Изменение популяции *M. galloprovincialis* под влиянием сточных вод // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев.: Наук. думка, 1990. – С.78-82.
10. *Bitar G., Hannach A.* Morphometrie et relations ponderales d'une mouliere (*Mytilus galloprovincialis* et *Perna perna*) de la region de Sidi R'bat (Maroc atlantique) // Bull. Inst. Sci. Rabat. – 1987. – 11. – P.141-146.
11. *Seed R.* Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1968. – 48. – P.561-584.
12. *Yamashita N., Hamada T., Mikami T.* Characteristic shape of giant ezo scallop shell *Patinopecten (Mizuhopecten) yessoensis* (Jay) // Fish. Eng. Japan. – 1999. – 35, № 3. – P.253-260.

Материал поступил в редакцию 30.05.2003 г.