

УДК 594.117:591.15

ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856)

© 2011 г. О. Ю. Правдухина, О. П. Кодолова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, 119991 Москва, Ленинские горы

E-mail: pravduhina_olga@mail.ru

Поступила в редакцию 12.03.2010 г.

Исследована временная изменчивость 11 морфологических признаков обеих створок раковины в 8 культивируемых выборках приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* из залива Алексеева (о. Попова, Японское море) разного возраста, относящихся к разным генерациям. Показано разнообразие выборок по каждому исследованному признаку. Обнаружено, что различия между выборками по исследованным признакам, а также вариабельность раковин внутри выборок могут определяться не только возрастом моллюсков, но и принадлежностью выборок к разным генерациям. Данное явление рассматривается как результат различного влияния внешних условий на каждую генерацию моллюсков при постоянных технологических условиях содержания.

Прибрежная часть островов Сахалина, Итурупа, Южно-Курильской гряды на севере и прибрежная часть Японских о-вов на юге ограничивают видовой ареал приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay). Тем не менее, несмотря на сравнительно малую акваторию, ареал в значительной степени неоднороден по своим экологическим и гидрологическим условиям, как по глубинам (от 0.5 м до 80 м), и грунтам (песок, илистый песок, ил, галька), так и по гидрографическим (открытые берега, закрытые бухты, лагуны) (Скарлато, 1960, 1981). Как показали исследования ряда ученых, от внешних условий зависят характеристики скоплений этого вида. Глубина расположения скоплений и их плотность зависят от местонахождения благоприятных для жизни гребешка грунтов (Разин, 1934; Yamamoto, 1964; Микulich, Бирюлина, 1970; Скалкин, 1966, 1971). Размер гребешка может зависеть и от вида субстрата и от гидрологических особенностей района (Силина, Позднякова, 1986; Силина и др., 1997). Не только размер раковины, но и ее форма подвержена влиянию внешних условий. Так девять выборок, полученных из разных участков зал. Петра Великого, образовали две группы, различающиеся по морфологическим признакам раковин (Брегман, 1979). Статистическое сравнение трех выборок из удаленных участков ареала по ряду морфометрических индексов выявило достоверное различие практически во всех случаях сравнений, причем в ряде случаев это различие превышало принятый подвидовой уровень СД (Логвиненко и др., 1982).

Столь значительная изменчивость раковин может явиться источником таксономических проблем и сомнений. Кроме того, при промыш-

ленном культивировании гребешка желательнее учитывать связь между возрастом моллюска и размером раковины. Определение факторов, влияющих на развитие поколений в онтогенезе, может помочь прогнозировать сроки достижения продукции товарных размеров. Для решения этих вопросов необходимо знание закономерности морфологической изменчивости приморского гребешка в онтогенезе. Существует ряд работ, показывающих зависимость роста раковины от температуры воды и, соответственно, концентрации кислорода (Ямамото, 1966; Брегман и др., 1977), от глубины поселения (Силина и др., 2000), от местоположения скоплений (Мандрыка, 1986). Однако ни в одном случае не проведен сравнительный анализ динамики изменчивости формы раковины приморского гребешка из одного и того же местообитания, но относящегося к разным генерациям единой популяции. Цель работы – исследование динамики временной изменчивости морфологических признаков раковины в разных генерациях приморского гребешка *M. yessoensis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 8 выборок *M. yessoensis*, полученных в разные сезоны 1979–1987 гг. из промышленных садков, установленных в зал. Алексеева (о. Попова, Японское море). Представленный материал включает 4 генерации (табл. 1). Для исследования морфологической изменчивости генерации выборки моллюсков брали последовательно, через определенный период времени из садков, содержащих данную генерацию. Таким образом, осуществляли морфологический мониторинг при взращении генераций I и II. Позднее, для кон-

Таблица 1. Возрастной состав выборок *M. yessoensis* из залива Алексея Японского моря

Генерация	Время оседания личинок на коллектор	№ выборки	<i>n</i>	Время сбора	Возраст
I	Июнь 1978 г.	1	79	Ноябрь 1979 г.	1 год 4 мес.
		2	83	Ноябрь 1980 г.	2 года 4 мес.
		3	72	Июнь 1982 г.	4 года
II	Июнь 1979 г.	4	152	Май 1980 г.	11 мес.
		5	102	Ноябрь 1980 г.	1 год 4 мес.
		6	113	Июнь 1982 г.	3 года
III	Июнь 1982 г.	7	88	Декабрь 1983 г.	1 год 5 мес.
IV	Июнь 1986 г.	8	100	Май 1987 г.	11 мес.

троля над стабильностью полученных результатов были взяты одиночные выборки младших возрастов еще из двух генераций (III и IV). Возраст гребешка определяли по отрезку времени от оседания личинок на коллектор до сбора проб. В каждую выборку входила только одна возрастная группа.

Поскольку раковина приморского гребешка неравностворчатая, и створки раковины визуально отличаются друг от друга по ряду признаков, то в основу морфологической обработки материала были положены линейные измерения как левой (l) так и правой (r) створки (рис. 1): длина (Ll и Lr), высота (Hl и Hr), выпуклость (Conl и Conr), длина заднего уха (Lel и Ler), вес (Pl и Pr). Это об-

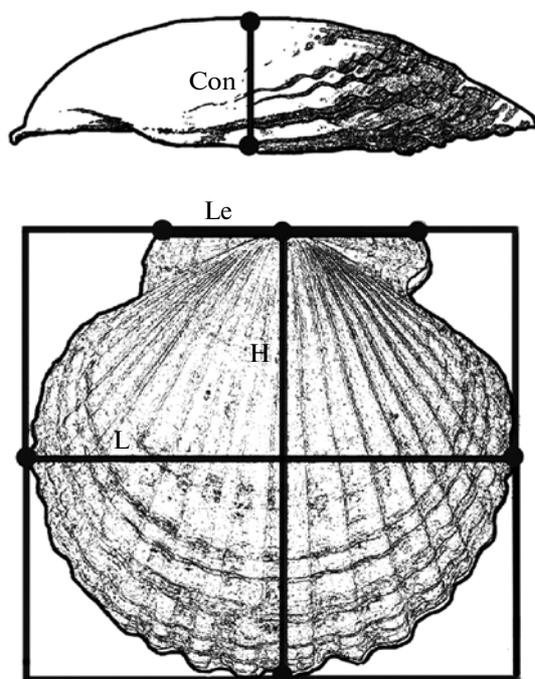


Рис. 1. Схема промеров створки раковины приморского гребешка L – длина, H – высота, Con – выпуклость, Le – длина заднего уха.

щепринятые морфологические признаки, используемые обычно как при описании и идентификации раковин (Скарлато, 1960, 1981), так и для характеристики природных и культивируемых скоплений (Силина, Брегман 1986; Белогрудов, 1986).

На основе измерений были рассчитаны следующие индексы отношений, характеризующие форму створок: высота створки к ее длине (Hl/Ll и Hr/Lr), выпуклость створки к ее высоте (Conl/Hl и Conr/Hr), длина заднего уха к длине створки (Lel/Ll и Ler/Lr), веса створки к кубу ее высоты (Pl/H^{3l} и Pr/H^{3r}), выпуклости левой створки к выпуклости правой (Conl/Conr), вес левой створки к весу нижней (Pl/Pr).

Во всех выборках для каждого признака вычисляли основные статистические параметры: среднее арифметическое значение (M), ошибку среднего (m), среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент вариации (CV). Значения линейных параметров даны в миллиметрах, весовых в граммах. Значения индексов, кроме весового, даны в процентах. Для удобства использования значение весового индекса умножали на 10000.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 2 и 3 графически представлены обобщенные данные статистической обработки линейных параметров и веса обеих створок раковины. Естественно, что средние значения исследованных признаков во всех случаях с возрастом увеличиваются. Наиболее интенсивен этот процесс в первые полтора года жизни моллюска (табл. 2). При этом темпы прироста, видимо, зависят от принадлежности выборок к той или иной генерации. Об этом свидетельствует тот факт, что ежемесячный прирост у выборок генерации I (№ 1–2) по любому признаку в несколько раз больше, чем у выборок, примерно того же возраста из генерации II (№ 5–6). При этом, ежемесячный прирост у выборок генерации I (№ 2–3) за

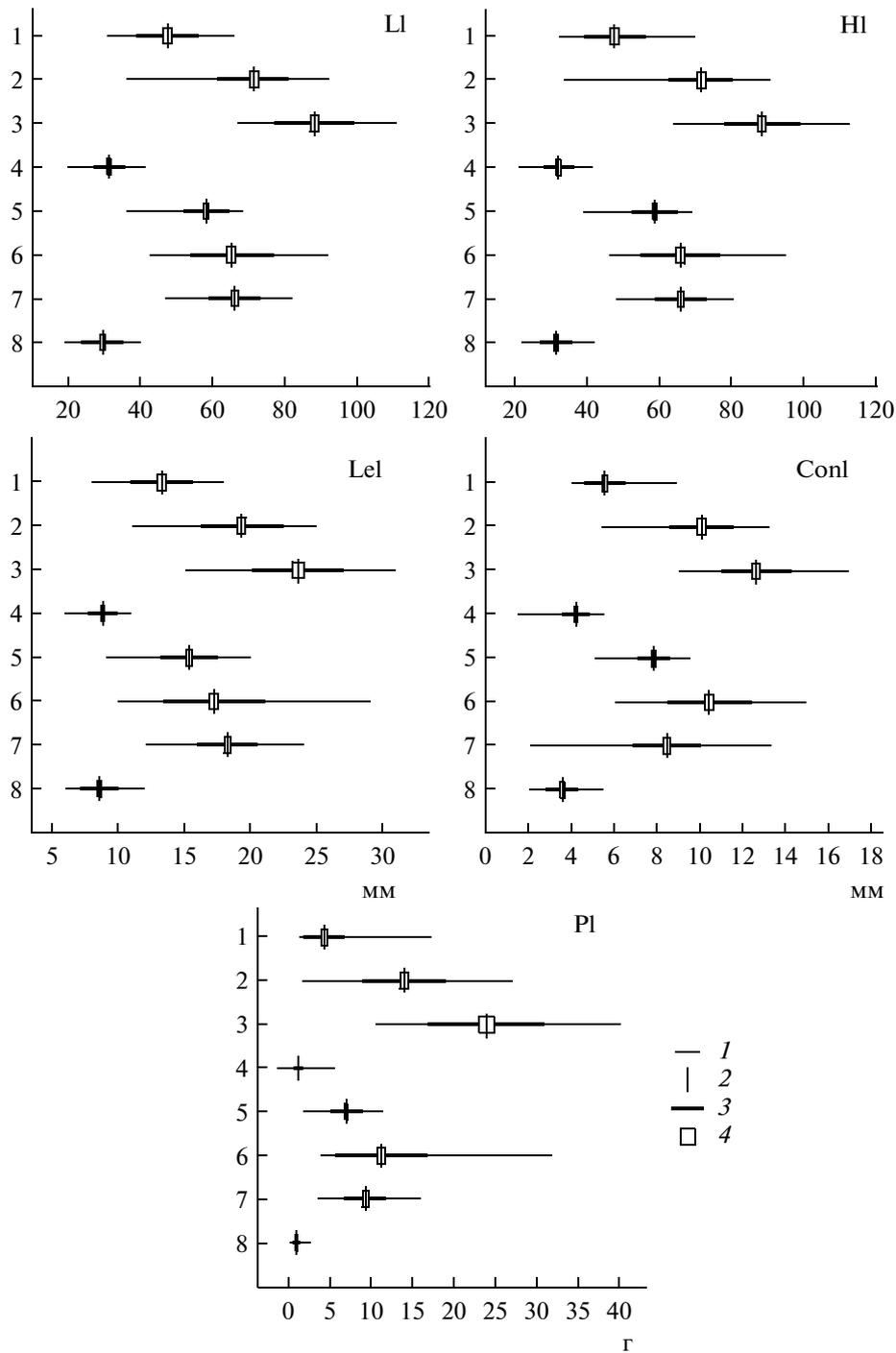


Рис. 2. Диаграмма статистических характеристик выборок по линейным параметрам левой (l) створки: Ll – длина, Hl – высота, Conl – выпуклость, Pl – вес, Lel – длина заднего уха. По оси ординат – номера выборок, по оси абсцисс – значение признака. 1 – интервал значений признака, 2 – среднее значение признака, 3 – интервал равный одному среднему квадратичному отклонению по каждую сторону от среднего значения, 4 – интервал, соответствующий двум ошибкам средней (для рис. 2–6).

возрастной период 2 года 4 мес.–4 года по признакам длины (L), высоты (H) и длины заднего уха (Le) в два раза выше, чем у более молодых выборок генерации II (№ 5–6) за период от 1 года

4 мес. до 3 лет, хотя в литературе имеются сведения о сокращении прироста на четвертом году жизни почти в 2 раза по сравнению с третьим годом (Силина, Позднякова, 1986).

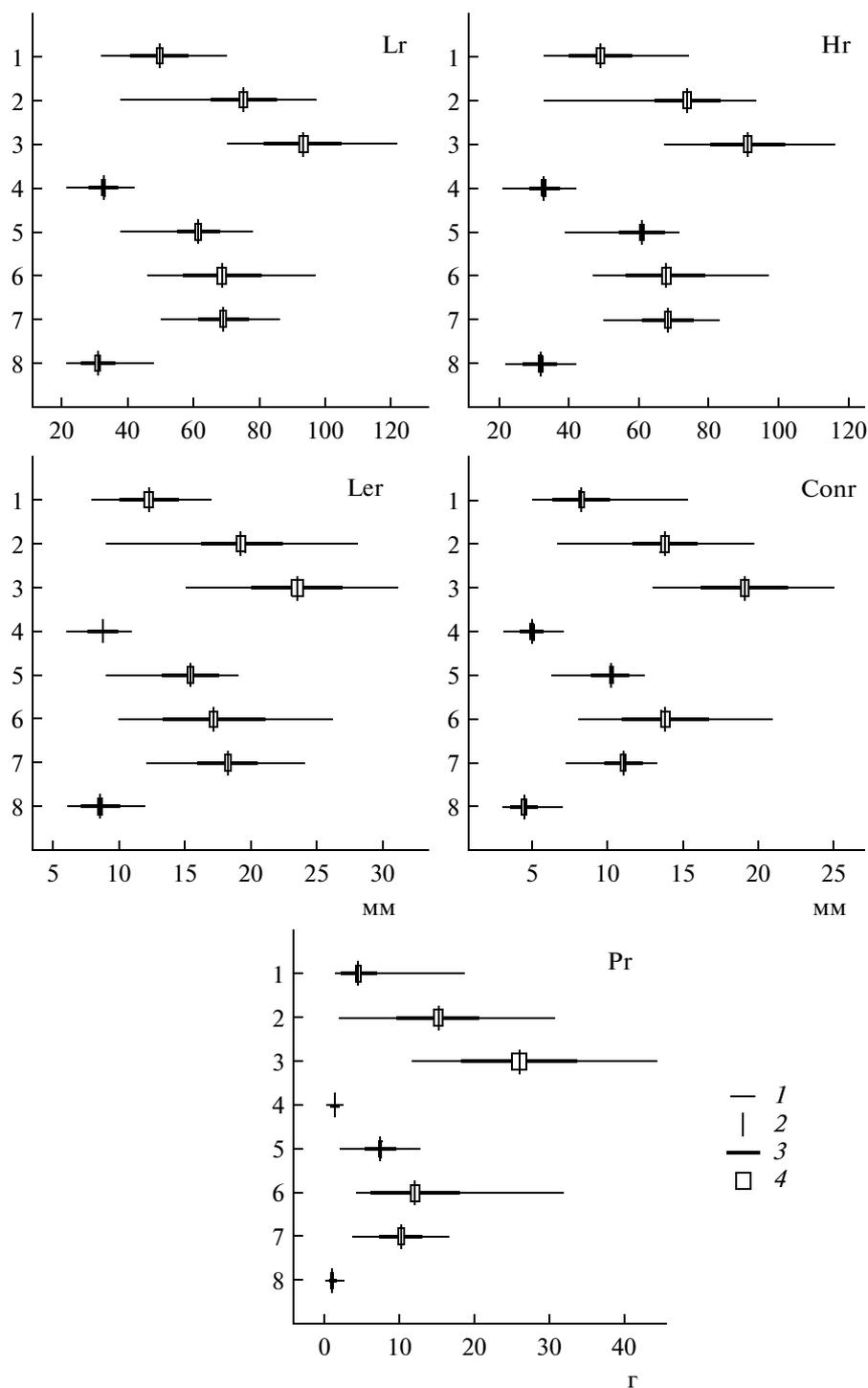


Рис. 3. Диаграмма статистических характеристик выборок по линейным параметрам и весу правой (г) створки: Lr – длина, Hr – высота, Conr – выпуклость, Pr – вес, Ler – длина заднего уха.

Попарное статистическое сравнение выборок (табл. 3) по средним значениям данных признаков выявило достоверное различие в 94.5–100% случаев, в зависимости от признака. В целом, каждая выборка отличается от всех других по какому либо из этих признаков. Однако эти разли-

чия не всегда связаны с возрастом выборок. Так, практически одновозрастные выборки № 5 (1 года 4 мес.) и № 7 (1 года 5 мес.) достоверно различаются между собой по длине (L) и высоте (H) обеих створок, в то время как одна из них (№ 7) не имеет достоверных отличий по этим признакам

Таблица 2. Среднемесячный прирост створок раковины *M. yessoensis*

Генера-ция	№ сравнивае-мых выборок	Среднемесячный прирост, %									
		L		H		Le		Con		P	
		l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
I	1–2	4.2	4.3	4.2	4.2	4.3	3.9	6.8	5.5	19.1	20.3
	2–3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.3	1.9	3.6	3.6
II	4–5	14.4	14.7	13.9	14.1	12.6	12.5	14.5	17.6	81.3	81.5
	5–6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	1.7	1.8	3.1	3.3

Примечание. l – левая створка, r – правая створка, L – длина, H – высота, Le – длина заднего уха, Con – выпуклость, P – вес для табл. 2–5. Возрастные характеристики выборок см. табл. 1 (для табл. 2, 3).

Таблица 3. Результаты статистического сравнения выборок *M. yessoensis* по морфологическим признакам t_d

№ выборки	1	2	3	4	5	6	7	8
1		+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
		-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
2	+++++		+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
	-----		-----	-----	-----	-----	-----	-----
3	+++++	+++++		+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
	-----	-----		-----	-----	-----	-----	-----
4	+++++	+++++	+++++		+++++	+++++	+++++	+++++
	-----	-----	-----		-----	-----	-----	-----
5	+++++	+++++	+++++	+++++		+++++	+++++	+++++
	-----	-----	-----	-----		-----	-----	-----
6	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++		+++++	+++++
	-----	-----	-----	-----	-----		-----	-----
7	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++		+++++
	-----	-----	-----	-----	-----	-----		-----
8	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	

Примечание. А – сравнение признаков левой створки, Б – сравнение признаков правой створки. “+” – различия достоверны, “-” – различия недостоверны (для табл. 3–6). Расположение сравнений в клетке: верхняя строка – L, H, Le, Con, P; нижняя строка – H/L, Con/H, Le/L, P/H³, Conl/Conr, Pl/Pr.

от выборки возрастом 3 года (№ 6). Очевидно, определенную роль играет принадлежность выборок к различным поколениям. Видимо, этим объясняется тот факт, что выборка возрастом 1 год 4 мес. (№ 1) из поколения I имеет достоверно ($p \leq 0.001$) меньшие средние значения линейных признаков, чем одновозрастная выборка (№ 5) из поколения II (рис. 2, 3). В то же время выборка из поколения I в возрасте 2 года 4 мес. (№ 2) с высокой степенью значимости ($p \leq 0.001$) превышает по средним значениям признаков длины (L), высоты (H), длины заднего уха (Le) обеих створок выборку в возрасте 3 года (№ 6) из поколения II (рис. 2, 3). Две выборки возрастом 11 мес. (№ 4 и № 8), относящиеся к разным поколениям, достоверно различаются по признакам длины (L), выпуклости (Con) и веса (P) обеих створок.

На рис. 4 и 5 графически представлены обобщенные данные статистической обработки индексов отношений, отражающих форму створок раковины, а также их вес на единицу условного объема. Возрастные изменения выявлены и при статистическом анализе данных индексов. Так, например, наблюдается уменьшение с возрастом средних значений индексов отношения высоты к длине (H/L) у обеих створок о чем свидетельствуют наибольшие средние значения этого индекса у самых младших возрастов (№ 4 и № 8). Этот же эффект наблюдается и по индексу отношения длины заднего уха к длине створки (Le/L) у обеих створок. В то же время у обеих створок отмечено увеличение с возрастом средних значений индексов отношения выпуклости створки к ее высоте (Con/H).

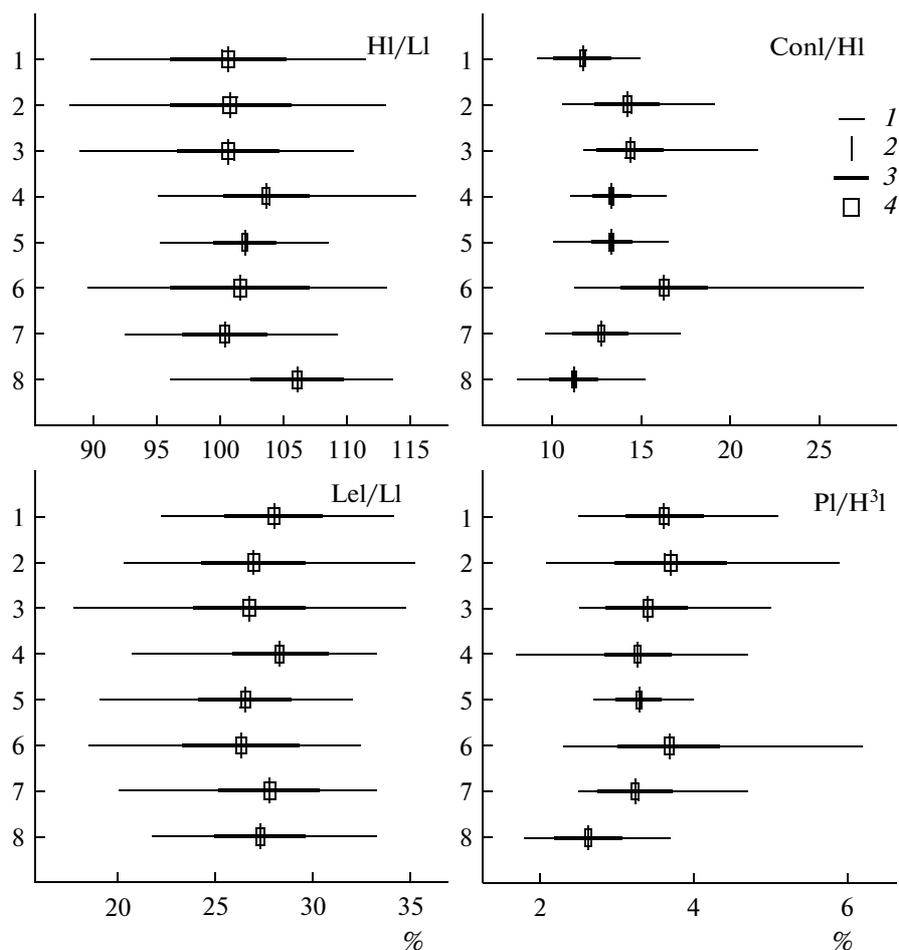


Рис. 4. Диаграмма статистических характеристик выборок по индексам, характеризующим форму и вес левой (l) створки: Hl/Ll – отношение высоты к длине, Conl/Hl – выпуклости к высоте, Lel/Ll – длины заднего уха к длине створки, Pl/H³l – веса к кубу высоты.

При попарном статистическом сравнении выборок (табл. 3) по средним значениям каждого индекса обнаружено что каждая из них в 35.7–75% случаев сравнений (в зависимости от признака) достоверно отличается от других. При этом наибольшее число различий обнаружено при сравнении выборок по индексу отношения выпуклости правой створки к ее высоте (Conr/Hr). По этому признаку каждая выборка в среднем достоверно отличалась от 6.25 других. Наименьшее число различий получено при сравнении выборок по индексу отношения длины заднего уха к длине раковины левой створки (Lel/Ll). По данному индексу каждая выборка в среднем достоверно отличалась от 2.5 других. В целом, как показал анализ данных, каждая выборка по какому-либо признаку достоверно отличалась от всех остальных. Подобное разнообразие выборок разного возраста по признакам, отражающим форму раковины, в целом можно рассматривать как следствие онтогенетической аллометрии (Gould, 1966; Мина, Клевезаль, 1976.).

Однако эти различия, видимо, обусловлены не только возрастом выборок. Например, по индексу отношения выпуклости левой створки к ее высоте (Conl/Hl) две выборки (№ 1 и № 5) возрастом 1 год 4 мес. и 1 год 5мес., относящиеся к генерациям I и II различаются между собой с высокой степенью значимости ($p \leq 0.001$), тогда как одна из них (№ 1) достоверно не отличается от выборки № 8 возрастом 11 мес., относящейся к генерации IV (табл. 3, рис. 4). По этому же индексу обеих створок (Conr/Hr и Conl/Hl), две одновозрастные выборки (№ 4 и № 8), относящиеся к разным генерациям (II и IV), достоверно различаются между собой (табл. 3, рис. 4, 5). По индексу отношения высоты к длине правой створки (Hr/Lr) разновозрастные выборки (№ 1–3) генерации I не имеют достоверных различий, тогда как одновозрастные выборки (№ 4 и № 8) из разных генераций (II и IV) достоверно различаются между собой (табл. 3, рис. 5). Подобные примеры можно привести при анализе сравнения выборок по любому индексу. Очевидно, различия между выбор-

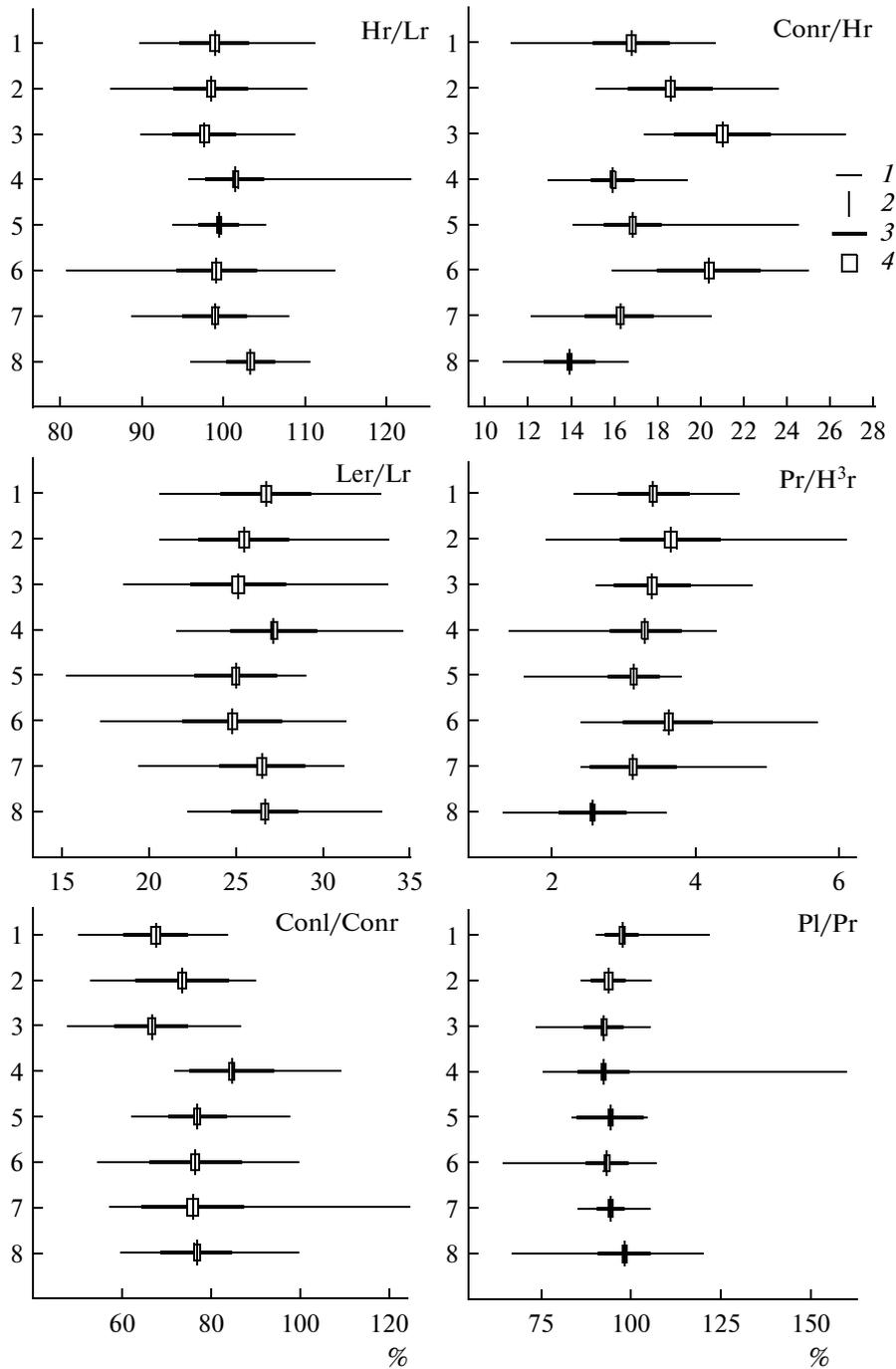


Рис. 5. Диаграмма статистических характеристик выборок по индексам, характеризующим форму и вес правой (r) створки и соотношение обеих створок по выпуклости и по весу: Hr/Lr – отношение высоты к длине, Conr/Hr – выпуклости створки к высоте, Ler/Lr – длины заднего уха к длине створки, Pr/H³r – веса к кубу высоты, Conl/Conr – выпуклости левой створки к выпуклости правой, Pl/Pr – веса левой створки к весу правой.

ками в значительной мере зависят от принадлежности выборок к определенной генерации.

В табл. 4 приводятся результаты сравнения левой и правой створки раковин по средним значениям исследованных признаков. Левая и правая створка достоверно различаются во всех выборках

по признакам выпуклости раковины (Con) и индексам отношения высоты створки к ее длине (H/L), отношения выпуклости створки к ее высоте (Con/H) и отношения длины заднего уха к длине створки (Le/L). Средние значения длины (L) правой и левой створки достоверно различаются в шести выборках из восьми. Однако эти разли-

Таблица 4. Результаты статистического сравнения правой и левой створок раковины *M. yessoensis* внутри каждой выборки

При- знак	№ выборки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
L	–	+	+	+	+	+	+	–
H	–	–	–	–	+	–	+	–
Le	–	–	–	–	–	–	–	–
Con	+	+	+	+	+	+	+	+
P	–	–	–	–	–	–	+	–
H/L	+	+	+	+	+	+	+	+
Con/H	+	+	+	+	+	+	+	+
Le/L	+	+	+	+	+	+	+	+
P/H ³	+	–	–	–	+	–	–	–

чия не связаны с возрастом моллюсков. Так, например, в выборке № 5, возрастом 1 год 4 мес., относящейся к генерации II, отмечено достоверное различие ($p \leq 0.001$) по данному признаку, тогда как в одновозрастной выборке № 1, относящейся к генерации I достоверных различий не обнаружено. В выборке № 4, возрастом 11 мес., относящейся к генерации II, правая и левая створка различаются по данному признаку ($p \leq 0.01$), тогда как в выборке того же возраста (№ 8), но из генерации IV статистических различий не обнаружено. Подобное явление отмечается и по остальным признакам, исключая длину заднего уха, по которому ни в одной выборке не обнаружено достоверных различий между левой и правой створкой. Таким образом, как показывает приведенный материал, различия между левой и правой створкой раковины моллюска по признакам длины (L), высоты (H), веса (P), отношения длины заднего уха к кубу высоты (P/H^3) могут зависеть от принадлежности выборки к той или иной генерации.

Динамика временной изменчивости индексов также может быть различной у разных генераций. Динамика средних значений индекса H/L (обеих створок) не обнаружена у возрастных групп генерации I (рис. 4, 5; табл. 3) В генерации II отмечено достоверное уменьшение значений этого индекса (обе створки) от самой младшей возрастной группы (№ 4), отсутствующей в генерации I, к последующей (№ 5). Однако последующие возрастные группы (№ 5 и № 6) статистически не различаются между собой, что свидетельствует об отсутствии в старших группах возрастной изменчивости по данному признаку.

Значения индексов отношения выпуклости створки к ее высоте (Conl/Hl и Conr/Hr) увеличиваются с возрастом в обеих генерациях (рис. 4, 5) Однако в генерации II их значения в соответствующих возрастных группах левой створки

(Conl/Hl) достоверно выше, чем в генерации I (рис. 4).

Средние значения индекса отношения длины заднего уха к длине створки (Le/Ll) статистически уменьшаются в обеих генерациях от младших выборок (№ 1 и № 4) к старшим. Выборки старших возрастов в каждой генерации не имеют достоверных отличий по данному признаку ни друг от друга, ни от старших выборок других генераций.

По индексу отношения веса правой створки к кубу ее высоты (P/H^3) (рис. 5) в генерации I отмечено циклическое изменение значений признака, а в генерации II – достоверное их увеличение с возрастом выборки (табл. 3). При анализе данного параметра левой створки (рис. 4) обнаружено достоверное уменьшение с возрастом средних величин в генерации I и увеличение их в генерации II.

По индексам, показывающим соотношение створок раковины по выпуклости (Conl/Conr) и весу (Pl/Pr), также обнаружено различие в динамике изменчивости генераций (рис. 5). Так по индексу Conl/Conr в генерации I отмечено циклическое изменение средних значений, тогда как в генерации II среднее значение индекса достоверно уменьшается от самого младшего возраста (№ 4) к старшим возрастам (№ 5–6) между которыми нет достоверных различий по данному признаку. По индексу отношения веса левой створки к весу правой (Pl/Pr) в генерации I отмечено достоверное понижение среднего значения индекса от младшей выборки (№ 1) к старшей (№ 3), тогда как в генерации II происходит повышение среднего значения от самой младшей выборки (№ 4) к старшим выборкам (№ 5–6) с последующей стабилизацией.

На рис. 6а графически представлены обобщенные данные статистической обработки коэффициентов вариации для каждого исследованного признака левой и правой створок по всем выборкам. В табл. 5 приведены результаты попарного сравнения средних значений коэффициентов вариации. Средние значения коэффициентов вариации колеблются в пределах, сходных для обеих створок – от 3.8 до 39.82% для левой створки и от 3.76 до 40.85% для правой при амплитудах колебания по индексам от 2.6 до 56.8% и от 2.4 до 57.6% соответственно. При попарном сравнении средних значений обнаружено, что как у левой, так и у правой створки коэффициенты вариации линейных параметров (L, H, Con, Le) образуют единую группу. В то же время наблюдается ряд достоверных различий между средними значениями коэффициентов вариации, отражающими разнообразие индексов, как, например, между H/L и Con/H. В целом средние значения коэффициентов вариации индексов достоверно различаются в 13 из 15 случаев сравнений как по левой, так и по правой створке. При этом их средние значения

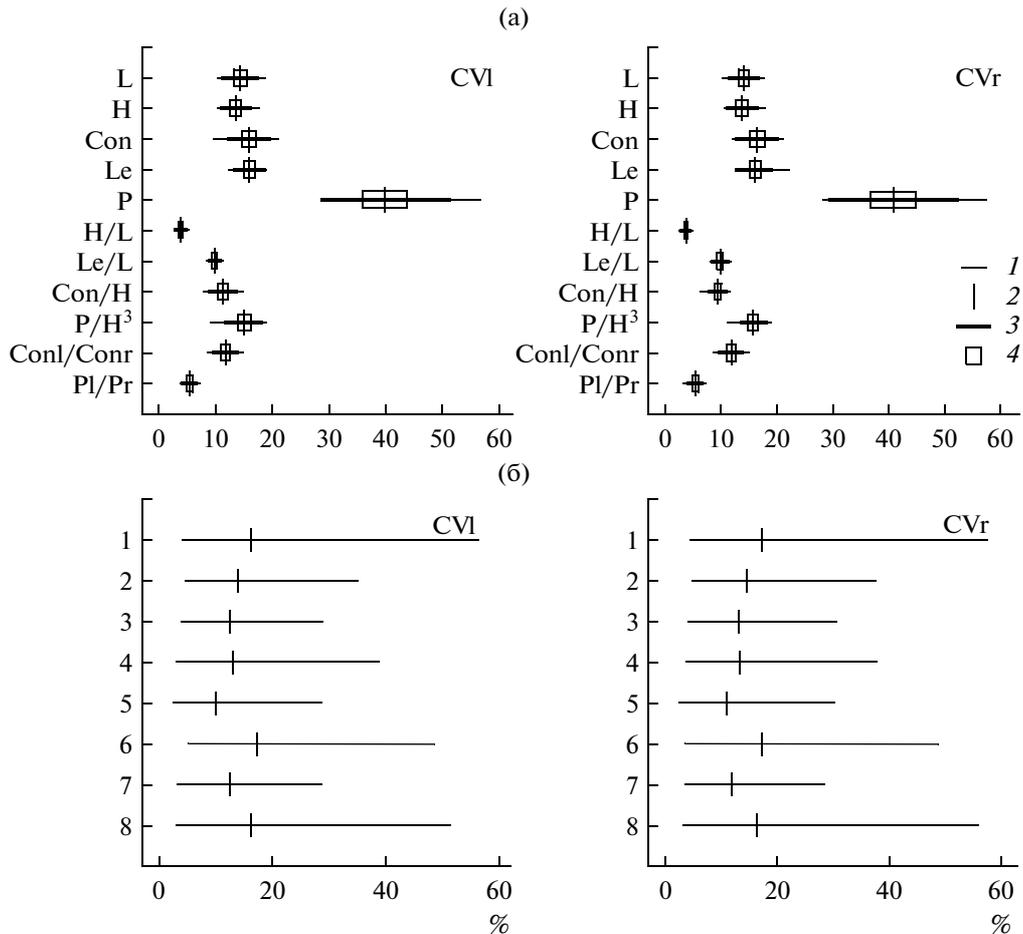


Рис. 6. Результаты статистической обработки коэффициентов вариации исследованных признаков. а – диаграммы статистических характеристик коэффициентов вариации по каждому признаку левой (l) и правой (r) створок. По оси ординат – исследуемые признаки, по оси абсцисс – значения коэффициентов вариации. б – диаграммы статистических совокупных значений коэффициентов вариации левых (l) и правых (r) створок каждой выборки. По оси ординат – номера выборок, по оси абсцисс – значения совокупных коэффициентов вариации.

достоверно меньше, чем у линейных параметров, исключая весовой индекс. Это говорит о достоверно меньшем разнообразии выборок по индексам, характеризующим форму раковины.

На основании использования коэффициентов вариации был проведен анализ степени вариативности выборок по исследованным признакам. В табл. 6 приводятся результаты попарного сравнения выборок методом сопряженных пар (критерий Вилкоксона) по значениям всех вычисленных коэффициентов вариации. Как показывают приведенные данные, выборка может достоверно отличаться от 2–7 других. Следует отметить, что по данным признакам выборки из генерации II отличаются от большего числа выборок, чем выборки из генерации I. Каждая выборка генерации I достоверно отличается от 53% выборок по левой створке и 53% по правой. Каждая выборка генерации II достоверно отличается от 76% других выборок по левой створке и от 71% по

правой. При этом различия не связаны с возрастом выборки.

Для каждой выборки было рассчитано среднее значение из совокупности всех коэффициентов вариации – совокупный коэффициент вариации. На рис. 6б графически приводятся значения совокупного коэффициента вариации каждой выборки для левой и правой створки. Значения совокупного коэффициента вариации генерации I в старших возрастных группах понижается. С другой стороны, значения совокупного коэффициента вариации в генерации II изменяются циклически, увеличиваясь с возрастом. Достоверность этих изменений подтверждается результатами сравнений по критерию Вилкоксона (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ временной морфологической изменчивости приморского гребешка *M. yessoensis* выявил разнообразие раковин по всем исследован-

Таблица 5. Результаты статистического сравнения признаков по средним значениям CV (t_d)

Признак	L	H	Con	Le	P	H/L	Le/L	Con/H	P/H ³	Conl/Conr	P/P	A
L		–	–	–	+	+	+	–	–	–	+	
H	–		–	–	+	+	+	–	–	–	+	
Con	–	–		–	+	+	+	+	–	+	+	
Le	–	–	–		+	+	+	+	–	+	+	
P	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
H/L	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	
Le/L	+	+	+	+	+	+		–	+	+	+	
Con/H	+	+	+	+	+	+	–		+	–	+	
P/H ³	–	–	–	–	+	+	+	+		+	+	
Conl/Conr	–	–	+	+	+	+	–	+	+		+	
Pl/Pr	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
Б												

Примечание. CV – коэффициент вариации для табл. 5, 6.

Таблица 6. Статистическое сравнение выборок *M. yessoensis* по CV (критерий Вилкоксона)

№ выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	A
1		–	–	+	+	–	–	–	
2	–		+	–	+	+	–	–	
3	–	+		–	+	+	–	–	
4	+	–	–		+	+	–	+	
5	+	+	+	+		+	+	+	
6	–	+	+	+	+		+	–	
7	+	+	+	–	–	+		–	
8	–	–	–	+	+	–	–		
Б									

ным признакам, как внутри одной выборки, так и при сравнении разных выборок. Средние значения коэффициентов вариации большинства признаков колеблются от 10 до 18%, достигая в отдельных случаях 40%. Что же касается межвыборочного разнообразия, то, как показывают наши материалы, все выборки по каким-либо признакам достоверно различаются между собой. Каждая выборка, в среднем, достоверно отличается от всех остальных по восьми признакам левой створки и девяти признакам правой створки, что составляет 72 и 80% всех исследованных признаков соответственно. Это разнообразие, в основном, определяется возрастным увеличением линейных параметров, а также аллометрическим ростом раковины. Форма раковины с возрастом становится более удлиненной. В целом выпуклость обеих створок с возрастом увеличивается, при этом в процессе роста соотношение выпуклости левой и правой створки тоже изменяется.

Однако, как показали наши данные, различия между выборками определяются не только возрастной изменчивостью, но и принадлежностью выборок к той или иной генерации. Разные генерации из одного и того же места обитания (зал. Алексеева), относящиеся к единой популяции Приморья (Правдухина и др., 1987; Долганов, Пудовкин, 1997; Кодолова и др., 2005), имеют свои особенности динамики возрастной изменчивости морфологических признаков. Об этом свидетельствует неоднозначность результатов сравнения возрастных групп. Одновозрастные выборки из разных генераций могут статистически достоверно различаться между собой по ряду морфологических признаков, в то время как между разновозрастными выборками из разных генераций достоверные различия по тем же признакам отсутствуют. При этом величина различия между одновозрастными выборками из разных генераций по какому-либо признаку, судя по литературным данным (Силина, Позднякова, 1986;

Мандрыка, 1986) может превышать уровень различия между одновозрастными выборками из отдаленных участков ареала. Так, по средним значениям высоты створки, различия между двумя выборками возрастом 1 год 4 мес. (№ 1 и № 7), относящихся, соответственно, к поколениям I и III, составляют 19.2 мм, а различия по данному признаку между выборками возрастом 1 год из бух. Халовой (зал. Посьет) и зал. Ольги составляют 9.4 мм (Силина, Позднякова, 1986), различия между двухлетними выборками из о. Второго и зал. Ольги — 11 мм, между четырехлетними выборками из бухт Западной и Соколовской (Мандрыка, 1986) — 8 мм.

Прирост линейных и весовых параметров по нашим данным различен в разных поколениях. Соответственно, различен темп возрастных изменений этих признаков. Это приводит к тому, что одновозрастные выборки из разных поколений могут иметь статистически различные средние значения исследованных размерных признаков. С другой стороны, выборки старших возрастов, относящиеся к медленно растущей генерации, могут статистически не отличаться по средним значениям линейных и весовых признаков от выборок младших возрастов другой генерации. При этом один и тот же признак может иметь разное направление изменчивости в зависимости от генерации. От принадлежности выборок к той или иной генерации зависят и различия между правой и левой створкой раковины по ряду исследованных признаков (L , H , P/H^3). Направление возрастной изменчивости и степень внутривыборочного разнообразия, как свидетельствует приведенный материал, различается у разных поколений.

Эффект зависимости линейных и весовых параметров раковины приморского гребешка из одного и того же местообитания от принадлежности к разным поколениям является, видимо, распространенным явлением. Нами было проведено статистическое сравнение средних значений длины раковины в выборках из заливов Абашири и Лаке Сарома (о. Хоккайдо), приведенные Йотсутани и др. (Yotsutani *et al.*, 1995). Анализ результатов показал в ряде случаев достоверные различия между культивируемыми одновозрастными выборками возрастом 1 год из разных поколений, в то же время были обнаружены выборки разного возраста (2 года и 8 лет), относящиеся к разным поколениям и не имеющие достоверных различий по длине створки.

Поэтому, учитывая результаты нашего исследования, мы считаем выделение генетически изолированных популяций или рассмотрение микроэволюционных процессов отдельных локальных поселений приморского гребешка только на основе их различий по морфологическим призна-

кам (Брегман, 1979; Мандрыка, 1988) по меньшей мере спорным.

Превалирующее влияние внешних условий в разных поселениях (глубина поселений, характер субстрата, температура воды, концентрация кислорода, плотность поселения) безусловно, как показывают исследования цитируемых выше авторов, являются причиной различий в весе, росте и форме раковины между локальными поселениями приморского гребешка из разных участков ареала. Однако исследованные нами поколения, относящиеся к одной и той же популяции, находились в сходных условиях марикультуры.

Технология культивирования приморского гребешка включает следующие этапы: сбор планктонных личинок гребешка (спат) на коллекторы; сбор подросшего спата с коллекторов в садки для подращивания или отсадки его на грунт для товарного выращивания; товарное выращивание в садках или на грунте. При этом сбор спата с коллекторов в садки для подращивания начинается когда 80% его достигает 10–15 мм, а к концу периода отсадки спат достигает размеров 20–25 мм (Белогрудов, 1986).

Таким образом, уже в технологии сбора спата с коллекторов в садки заложена определенная амплитуда колебаний размеров — от 10 до 25 мм.

Рост спата на коллекторах зависит по наблюдениям Кохара и Мару (1970) и Белогрудова (1986) от температурных условий, влияющих также и на оседание спата и на его прирост. Согласно вышеприведенным литературным данным, температурные условия также являются источником морфологического разнообразия.

В качестве еще одного возможного источника разнообразия можно рассматривать плотность посадки. Принятая норма посадки — 25 экз. спата в один садок, при том, что сами садки имеют стандартную площадь дна 0.12 м². При подращивании гребешка плотность посадки снижается до 5 экз. на садок, т.е. 42.5 экз./м². Между тем, по оценке ряда авторов (Силина, Брегман, 1986; Брегман, 1979; Селин 1989; Силина и др., 1997; Силина и др., 2000), плотность скоплений приморского гребешка в естественных поселениях из разных участков ареала колеблется в основном от 0.1 до 2–4 экз./м², лишь в единичных случаях достигая 7 экз./м² (Разин, 1934) и 12 экз./м² (Силина и др., 2000). Ито и др. (Ito *et al.*, 1975) считают, что оптимальная плотность гребешка составляет 5 экз./м² при выращивании его на грунте. При этом ряд исследователей (Akira, 1980; Белогрудов, 1986; Силина и др., 2000) отмечает рассредоточение приморского гребешка после интродукции его на дно при большой плотности посадки.

Очевидно, что при садковом выращивании гребешка норма посадки значительно завышена по сравнению с плотностью естественных скоп-

лений. Это возможно негативно влияет на физиологические процессы (рост, питание, дыхание), делает животных менее жизнестойкими и более чувствительными к изменению условий внешней среды, повышает возможность массовых инвазий болезнетворными организмами. Силина с соавт. (2000) обнаружили, что уже при плотности годовалых гребешков 5 экз./м² увеличивается возможность инвазии эндолитическими организмами (*Polydora brevipalpa* и другими полихетами). Этими же авторами было показано, что высота раковины годовалых гребешков, интродуцированных после садкового выращивания в бух. Западную (зал. Петра Великого) во все годы их последующей жизни была примерно на 815 мм меньше, чем у местных особей (Силина и др., 2000). Можно предположить, что подобное отставание в росте сложилось еще на коллекторах.

Очевидно, что при различии климатических условий в разные годы, большая плотность посадки, может способствовать сохранению или увеличению различий между генерациями этих годов, как по росту, так и по форме раковин.

Таким образом, различия по морфологическим признакам между одновозрастными выборками приморского гребешка из разных генераций могут являться следствием усиления влияния экологических условий среды на моллюсков, находящихся в садках в условиях постоянно повышенной плотности обитания. Вследствие этого даже незначительное изменение условий внешней среды может привести к достоверным различиям между генерациями в вариативности, темпах роста и форме раковины, что следует учитывать при интенсификации технологий промышленного выращивания приморского гребешка. При этом изменчивость морфологических признаков раковины приморского гребешка как между выборками из разных участков ареала, так и между генерациями из одного местаобитания не дает возможности использовать форму и размер раковины *M. yessoensis* в популяционно-генетических исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белогрудов Е.А. Культивирование / Приморский гребешок. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 200–207.
- Брегман Ю.Э. Популяционно-генетическая структура двустворчатого моллюска *Patinopecten yessoensis* // Изв. ТИНРО. 1979. Т. 103. С. 66–78.
- Брегман Ю.Э., Рассашко И.Ф., Тибилова Т.Х. Изучение продуктивности залива Посьета (Японское море) в связи с проблемой воспроизводства запасов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* // Proc. 2-nd Sjviet-Gapan Joint. Symp. Aquaculture. Tokyo. 1977. P. 165–184.
- Долганов С.М., Пудовкин А.И. Генетическая изменчивость гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* в Приморье // Генетика. 1997. Т. 33. № 10. С. 1387–1394.
- Кодолова О.П., Болотецкий Н.М., Жуковская Е.А., Правдухина О.Ю. Разнообразие типов популяционной структуры беспозвоночных животных в связи с биологическими и биогеографическими характеристиками // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М: КМК, 2005. С. 227–238.
- Кохара А., Мару К. Результаты лова личинок гребешка в озере Сарома в 1969 году // Хокусуйси гэппот. 1970. Т. 2. № 1. С. 2–6.
- Логвиненко Б.М., Кодолова О.П., Правдухина О.Ю., Брегман Ю.Э. О генетическом и морфологическом разнообразии приморского гребешка (*Patinopecten yessoensis*) // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 11. С. 1643–1651.
- Мандрыка О.Н. К вопросу о росте *Patinopecten yessoensis* (Jay) и *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (Mollusca, Bivalvia) в северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 152. С. 57–67.
- Мандрыка О.Н. Морфологическая изменчивость формы раковины двустворчатых моллюсков как ступень микроэволюционного процесса // Проблемы микроэволюции. М: Наука, 1988. С. 64–65.
- Микулич Л.В., Бирюлина М.Г. Некоторые вопросы гидробиологии и донная фауна залива Посьета // Океанография и морская метеорология. Л.: Гидрометиздат, 1970. С. 300–316.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Правдухина О.Ю., Логвиненко Б.М., Кодолова О.П. О внутривидовой структуре приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) // Моллюски, результаты и перспективы их исследований: 8-е Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л: Наука, 1987. С. 472–473.
- Разин А.И. Морские промысловые моллюски Южного Приморья // Изв. ТИРХ. 1934. № 8. С. 1–100.
- Селин Н.И. Распределение, структура поселений и рост приморского гребешка в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 1989. № 5. С. 24–29.
- Силина А.В., Брегман Ю.Э. Приморский гребешок. Гл. 16. Численность и биомасса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 190–200.
- Силина А.В., Позднякова Л.А. Приморский гребешок. Гл. 12. Рост. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 144–164.
- Силина А.В., Позднякова Л.А., Тулина В.П. Поселения гребешка *Mizuhopecten yessoensis* на акватории морского заповедника // 3-я Дальневост. конф. по заповед. делу. Владивосток, 1997. С. 103–104.
- Силина А.В., Позднякова Л.А., Овсянникова И.И. Состояние поселений приморского гребешка в юго-западной части залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота Юго-западной части залива Петра Великого и устья р. Туманной. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2000. С. 168–185.
- Скалкин В.А. Биология и промысел морского гребешка. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1966. 30 с.
- Скалкин В.А. Распределение. Запасы и промысел морского гребешка в Сахалино-Курильском районе //

Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971. Т. 4. С. 56–57.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Dysodonta). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 151 с.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 479 с.

Ямамото Г. Разведение приморского гребешка в заливе Муцу. М.: Торговая палата СССР, 1966. С. 1–80.

Akira O. Diffusion and ecological problems: mathematical models // Biomathematics. В.: Springer-verlag, 1980. V. 10. P. 1–132.

Gould St.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. 1966. V. 41. № 4. P. 587–640.

Ito S., Kanno H., Takanoshi K. Some problems on culture of the scallop in Mutsu Bay // Bull. Vfr. Biol. St. Asamushi. 1975. V.15. № 2. P. 89–100.

Yamamoto G. Studies on the propagation of the scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu Bay // Suisan Zoyosko-ku Soshu. 1964. № 6. P. 1–77.

Yotsutani M., Kosaka Y., Fujio Y. Change of homozygote excess during growth in the Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* // Tohoku J. Agricuit. Res. 1995. V. 46. № 12. P. 35–45.

Temporal Dynamics of Morphologic Diversity of the Japanese Scallop *Mizuhopecten Yessoensis* (Jay, 1856)

O. Yu. Pravdoukhina and O. P. Kodolova

Moscow State University, Biological Department, 1/12 Leninskie gory, Moscow, 119991 Russia

e-mail: pravdukhina_olga@mail.ru.

Received March 12, 2010

The temporal diversity of 11 morphological features of both shell valves in eight cultivated samples of the Japanese scallop *M. yessoensis* from Alexeev Bay (Popov Island, Sea of Japan) at different ages and from different generations was analyzed. The sample diversity with respect to each investigated feature was observed. The sample differences in the studied features as well as shell valve variability within the sample were demonstrated to be determined by both mollusk age and sample generation. This phenomenon is considered to be the result of differences in the environmental influence on each mollusk generation under constant technological conditions.

Keywords: mollusks, morphology of the shell, temporal variability, dynamics of generations.