

УДК 594+564:574.5(262.81)

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ АНАЛИЗА ПОДВИДОВ *DIDACNA PROTRACTA (EICHW)*

М. В. Хлопкова

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

В статье анализируются данные о морфологии и распределении подвидов двустворчатого моллюска *Didacna protracta* (Eichw), обитающих в Каспии с нижнехвалынского времени до наших дней. Представлены результаты исследования особенностей роста и формообразования раковин на примере одного из наиболее часто встречающихся подвидов *Didacna protracta submedia*.

This article analyzes data on the morphology and distribution of subspecies of bivalve *Didacna protracta* (Eichw), inhabiting the Caspian Sea from nizhnehvalynsky time to our days. The results of the study of features of growth and formation of shells on the example of one of the most often met subspecies *Didacna protracta submedia* are presented.

Ключевые слова: *Didacna protracta* (Eichw); Каспийское море; рост и формообразование раковин моллюсков.

Keywords: *Didacna protracta* (Eichw); the Caspian Sea; growth and formation shells of mollusks.

По данным Логвиненко и Старобогатова [1], в современном Каспии встречаются два подвида *Didacna protracta* (Eichw) – *Didacna protracta protracta* (Eichw) (глубина обитания в Среднем и Южном Каспии 25–50 м) и *Didacna protracta submedia* (глубина обитания в Среднем и Южном Каспии 50–85 м). Глазунова выделяет третий подвид *D. protracta novocaspica* (Glaz), обитающий на глубине от 22 до 40 м [2, 3]. Андрусев еще в 1911 г. [4] описывал 8 хвалыньских морф или вариететов этого вида.

Цель нашей работы – исследование подвидов двустворчатого каспийского моллюска *Didacna protracta* (Eichw). Для достижения цели в работе поставлены задачи: изучение особенностей индивидуального, группового роста и формообразования раковин для нахождения критериев оценки условий обитания; выявление характера распределения в современном Каспии и в хвалыньское время.

Материал и методика

Сбор живых особей дидакн дагестанского побережья Каспия проводился с 2000 по 2012 г. по общепринятым гидробиологическим разрезам. Раковины моллюсков, собранных в Северном Каспии во время международной экспедиции, любезно предоставлены автору д.б.н. А.Л. Чепальгой.

Раковины древних моллюсков собирались на разрезах плейстоценовых отложений в долинах реки Манас-озень, на побережье Каспийского моря, в Уйташском районе, в районе озер Турали. Собрано 60 проб, в которых обнаружено более 1500 раковин моллюсков, как ныне живущих, так и вымерших.

При исследовании раковин дидакн измерялись морфологические параметры: длина (Д), высота (В), выпуклость (вып.) в соответствии с наиболее распространенной методикой измерений [5]. Измерялись годовые приросты каждого года. Подсчитывались аллометрические коэффициенты для каждого года жизни особи: коэффициент удлинения (отношение высоты к длине – $K_{уд}$), коэффициент выпуклости (отношение выпуклости к высоте – $K_{вып}$), коэффициент прироста ($K_{пр}$ – отношение годового прироста к высоте). Оценку продолжительности жизни проводили методом графического определения коэффициентов уравнения роста Бергаланфи: $L_t = L_{\infty} (1 - e^{-kt})$ по Валфорду [6]. Параметры линейного уравнения рассчитывали методом наименьших квадратов в программе «Statistica».

Результаты и обсуждение

Исследования материала (более 800 раковин), собранного в Северном Каспии, показали наличие нескольких морф или подвидов (рис. 1). Как видно из диаграммы, наиболее многочисленным оказался подвид *Didacna protracta submedia*.

Didacna protracta submedia Andrus. Доля в выборке составляет 53% от общего количества раковин. Средний возраст 7 лет, максимальный возраст 15 лет. Это один из наиболее часто встречающихся подвидов, характерна незначительно удлиненная раковина и выдающаяся макушка. Коэффициент удлинения 0,79–0,82, коэффициент выпуклости 0,26–0,31. На переднем поле (ПП) 22 слабо выраженных ребра, на заднем поле (ЗП) 6 ребер.

Didacna protracta protracta (*D. protracta media* Andrus). Доля в выборке составляет 26% от общего количества раковин. Средний возраст 7 лет, максимальный возраст 13 лет. Коэффициент удлинения 0,77–0,78, коэффициент выпуклости 0,28–0,29. ПП – 21 ребро, ЗП – 6.

Didacna protracta novocaspica (Glaz) (var. *Grimmi* Andrus) – 20,5%. Средний возраст 6–9 лет, максимальный возраст 10 лет. Коэффициент удлинения 0,86–0,92, коэффициент выпуклости 0,29–0,33. На переднем поле 15–20 ребер, на заднем поле 4–5 ребер.

Var. oblonga Andrus. За морфотип вида принимается изображение, описанное Андрусовым [4, табл. VIII, рис. 30–31]. Средний возраст 8 лет. Раковина средней и крупной величины (длина раковин половозрелых особей в возрасте от 7 до 11 лет) от 36,5 до 47 мм, при высоте 27 до 31,5 мм. Раковина очень вытянута в длину, неравносторонняя, задняя сторона округленная. Макушка слабовыдающаяся, слабокилеватая. Коэффициент удлинения 0,68–0,73. Коэффициент выпуклости 0,29–0,31. ПП – 17–22 тонких, слабо выраженных ребра, ЗП – 5 ребер.

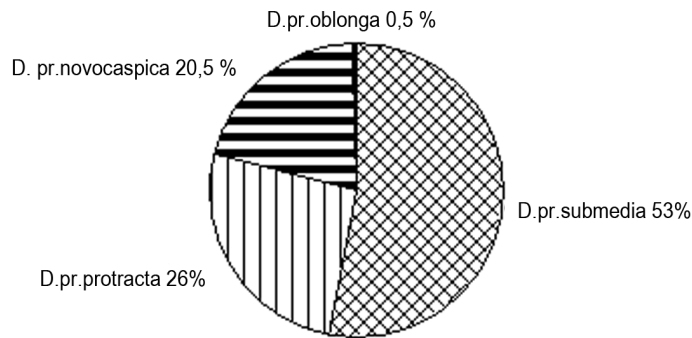


Рис. 1. Процентное соотношение современных подвидов *Didacna protracta* в исследованной выборке на глубине 61 м в Северном Каспии

Распределение трех близких подвидов: *D. pr. protracta*, *D. pr. novocaspica* и *D. pr. submedia* в Среднем и Южном Каспии определяется их температурными предпочтениями. Первые два вида могут встречаться на глубинах до 50 м, при содержании кислорода в воде 4–6,5 мл/л, хотя вид *D. pr. protracta* встречается уже на 25-метровой глубине. Верхняя граница ареала сравнительно молодого подвида *D. pr. novocaspica* расположена на 35-метровой глубине. *D. pr. submedia* обитает значительно глубже первых двух подвидов (50–90 м). Колебания кислорода в воде в местах обитания этого подвида

варьируют в пределах от 3,6 до 6,3 мл/л. В Северном Каспии ареалы обитания несколько сдвинуты, что связано с температурным и солевым режимами. Как видно из диаграммы (рис. 1), на глубине 61 м встречаются все эти подвиды и очень редко 0,5% нижнехвалынский реликт *Var. oblonga* Andrus. Все эти подвиды, кроме последнего, обитают и в Среднем Каспии.

Нами изучался также индивидуальный и групповой рост современных и плейстоценовых дидакн Каспия (рис. 2, 3). Исследовался вид *D. protracta submedia*, обитающий на дагестанском побережье Среднего Каспия из разреза в районе Манаса, этот вид наиболее распространен и в Северном Каспии. Об изменениях формы раковины в процессе роста моллюсков и в зависимости от условий обитания судили по величине отношений выпуклость/высота ($K_{\text{вып}}$) и высота/длина ($K_{\text{уд}}$) для молодых и половозрелых особей. В совокупности отмеченные коэффициенты дают полное представление об основных морфологических изменениях параметров раковины в онтогенезе.

Возраст наступления половозрелости и перехода в стадию старения оценивали по графикам аллометрического роста и по изменениям годовых приростов (см. таблицу). Выявлено, что у *D. protracta submedia* половая зрелость наступает после двух лет роста, а значительное замедление темпов роста наступает после 6–7 лет в умеренных условиях обитания. На графиках аллометрического роста моллюсков это выглядит как изгиб аллометрической кривой роста (рис. 2, в), формирование нескольких изломов, маленькие годовые приросты. На брюшном крае раковин такие изометрические изменения выглядят как небольшие уступы. Переход к стадии старения может ускориться при неблагоприятных условиях.

Соотношение между линейными параметрами раковины рассчитывали по уравнению простой аллометрии $Y = aX^b$. Аллометрический рост оценивался по следующим критериям: линейному a и степенному b коэффициентам [6]. Приросты на неполовозрелой стадии составляют 60–70% от общей длины. В связи с развитием гонад увеличивается общий объем полости раковины. Это происходит за счет увеличения выпуклости и высоты. Рост в длину замедляется и, как следствие, меняется форма раковины. На стадии старения, в связи с угасанием репродуктивных функций, величина отношений выпуклость/высота (вып/В) уменьшается. Форма раковин исследованных видов дидакн от выпуклой переходит к более уплощенной, приросты в длину и высоту составляют менее 1 мм. Следовательно, на разных стадиях роста (зрелой и старческой) меняются соотношения морфологических параметров раковины: длины, высоты и выпуклости (см. таблицу). Нами проведено исследование двух стадий развития, описывающих изменение пропорций раковин дидакн до половозрелости и после ее наступления, за исключением старческого этапа, на котором приросты становятся изометричными.

Моллюски группы *catillus* наиболее древние из дидакн, предки их известны еще с апшерона. Представители катиллоидной группы в плейстоценовом Каспии дважды расселялись – в

бакинском и хвалынском бассейнах. Эти моллюски не отличались видовым разнообразием, не образовывали «вспышек» развития (за исключением ранней хвалыни), но благодаря своей приспособляемости обитали на протяжении всего плейстоцена, адаптируясь к постоянно меняющимся условиям обитания [7].

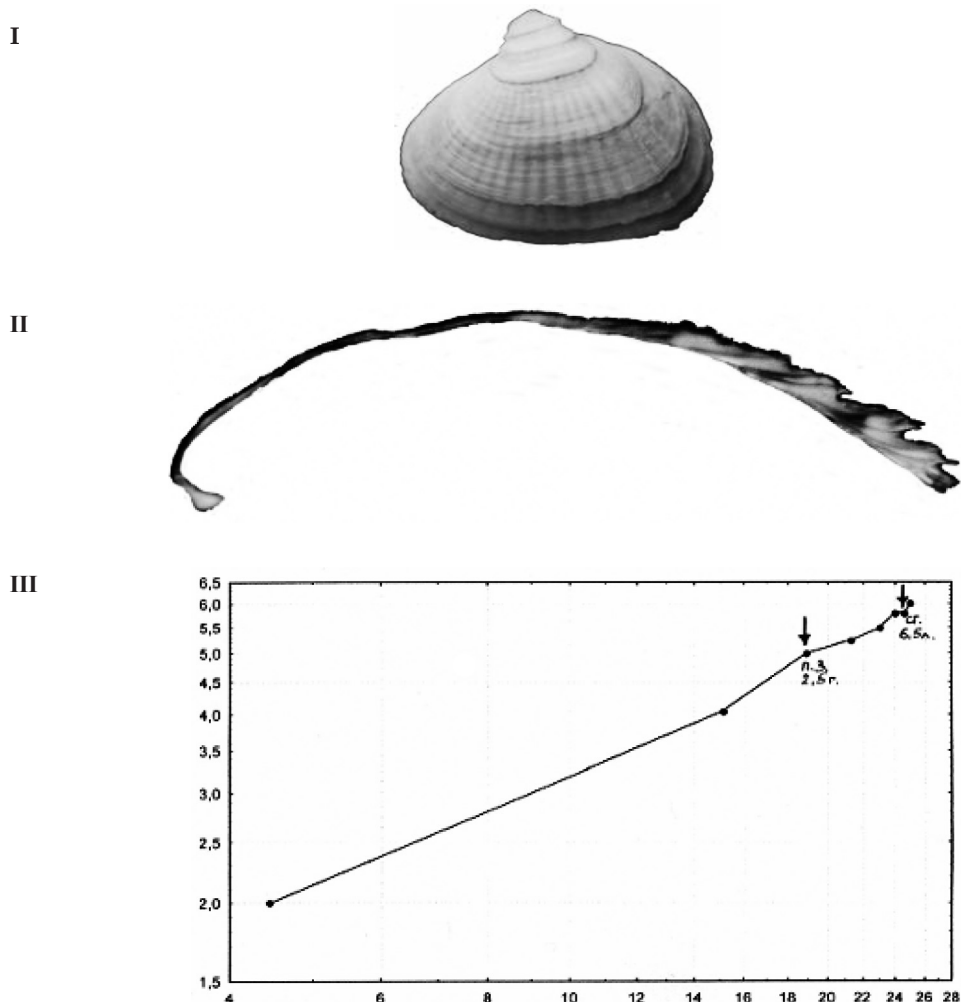


Рис. 2. Кольца роста на поверхности раковины *D. protracta submedia* (I); годовые метки на радиальном срезе (II); аллометрические отношения (III).
По оси абсцисс – длина раковины, мм; по оси ординат – выпуклость, мм

Отсутствие в хвалынских осадках галофильных крассоидных дидакн П.В. Федоров [8] связывал с низкой соленостью – около 6–7‰. Однако, судя по расцвету в нижней хвалыни катиллоидных дидакн, ныне обитающих в Каспии при 11–12,8 ‰, соленость понизилась незначительно с 14–15‰ в верхнем хазаре до 12–13‰ в нижней хвалыни, что также подтверждается проведенными исследованиями [7, 9]. Резкая смена группового состава дидакн (от крассоидных к катиллоидным) связана не только с изменением солености, но в большей степени с понижением температуры и изменением солевого состава воды. В раннехвалынском бассейне Каспия за очень короткий период времени появилась новая фауна. Ранее считалось, что эта трансгрессия является обычной цикловой трансгрессией Каспия. В последнее время доказывается экстраординарность раннехвалынского бассейна не только по резкому подъему уровня моря и обширности акватории, но и по скоростям подъема уровня. Наиболее чувствительным индикатором событий Потопа оказался хвалынский бассейн Каспия, особенно в пике трансгрессии. В результате промывания бассейна пресными водами химический состав и минерализация вод изменились, на что отреагировал основной экологический показатель – состав фауны моллюсков и других организмов [10]. Это во многом объясняет отчетливый скачок в эволюции четвертичной фауны дидакн, приуроченный к началу раннехвалынской трансгрессии.

Линейный и аллометрический рост *Didacna protracta submedia* дагестанского района Среднего Каспия

Параметры	Стадии роста		
	*I	II	
		половая зрелость	старение
Коэффициент удлинения	0,81	0,78	0,80
Коэффициент выпуклости	0,45	0,32	0,30
Коэффициент прироста	0,62	0,10	0,03
Коэффициент аллометрии			
a	0,33	0,24	
b	1,21	1,26	
Длина (мм) L _{0,95}	24,5		
Возраст (годы) T _{0,95}	7		
Коэффициент роста (год ⁻¹) k	0,44		

*I – неполовозрелые, II – половозрелые особи

Во время хвалынской трансгрессии развитие фауны в Северном и Среднем Каспии шло противофазно: в нижнехвалынский период на дагестанском побережье соленость была повышенной (12–13‰), соответственно наблюдался расцвет катиллоидной группы – *D. parallella*), а в Северном Каспии наблюдалась пониженная соленость (6–7‰) и развитие *Dreissena polymorpha* и *D. trigonoides chvalynica*. В позднехвалынский период на Дагестанском побережье соленость понижается – наблюдается расцвет *D. praetrigonoides*, а в Северном Каспии повышается – расцвет *D. protracta* и *Dr. rostriformis*. В нижней хвалыни крассоидные моллюски не могли существовать из-за пониженной температуры, тригоноидные – из-за понижения температуры и повышенной солености, возможно, представители этих групп вымерли также из-за изменения солевого состава воды. Только группа дидакн *catillus* выжила в таких резко изменившихся условиях.

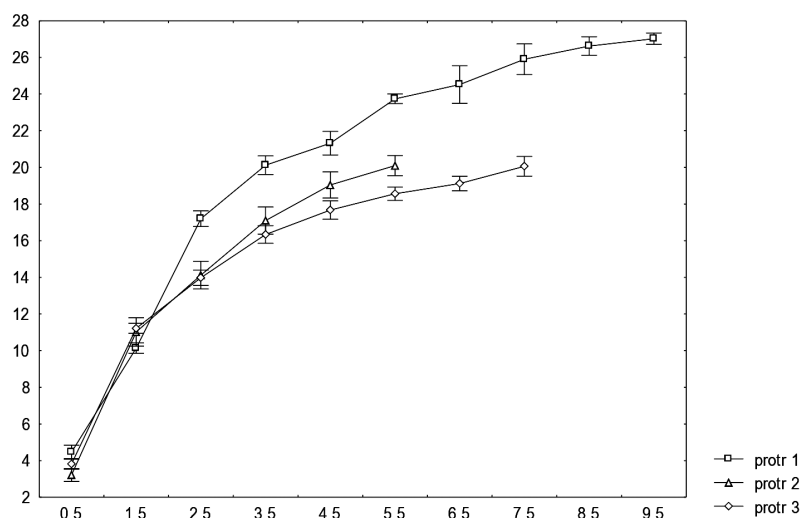


Рис. 3. Групповой рост моллюсков *D. protracta*: protr 1 – нижнехвалынские *D. protracta Eichw.* Северного Каспия; protr 2 – нижнехвалынские *D. protracta Eichw* дагестанского побережья; protr 3 – современные *D. protracta submedia* дагестанского побережья, район Манаса.
По оси абсцисс – возраст, годы; по оси ординат – высота, мм

В хвалыни в Северном Каспии наблюдался расцвет катиллоидной группы и различных морф *Didacna protracta* sp. В ряду от первых хвалынских морфотипов *Didacna protracta* Forma typica к *D. protracta submedia* – *Didacna protracta (media)* – *D. pr. novocaspica (Glaz)* (var. *Grimmi*) прослеживается снижение значений коэффициента удлинения и уменьшается выпуклость, меняется общий габитус раковин, которые за счет увеличения высоты становятся укороченными, треугольными, плоскими. В другой ветви ряда *Didacna pr. Forma typica* – *D. pr. var. oblonga Andrus* наблюдается значительное удлинение раковины.

Заключение

В современном Каспии сохранились *Didacna protracta submedia*, *Didacna protracta (media)* и исчезающая морфа *Didacna protracta var. oblonga Andrus*. Возник новый подвид *Didacna protracta novocaspica (Glaz)* (по Андрусову var. *Grimmi*). Смена групп и видов дидакн обусловлена изменением солености и температуры бассейна в трансгрессивно-регрессивных периодах.

Показано, что существуют тенденции изменения формы раковины у этих моллюсков при улучшении условий обитания: из выпуклой и слабоудлиненной становятся уплощенной и более удлиненной. Аллометрические характеристики второй стадии роста моллюсков наиболее полно отражают условия среды.

В результате сопоставления приростов раковин и аллометрического роста зрелой стадии выявлено, что у современных дидакн *D. protracta* половая зрелость наступает после двух лет роста, а значительное замедление темпов роста (старение) наступает после шести лет в умеренных условиях обитания (температуры, близкие к оптимальным), при средней продолжительности жизни 7 лет. У плейстоценовых дидакн переход к стадии старения происходит после 7 (реже 8 лет), при условиях, близких к оптимальным, средняя продолжительность жизни увеличивается до 11 лет. Переход к стадии старения может ускориться при неблагоприятных условиях: температуре ниже оптимальной – после 5 лет и выше оптимальной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Тип Моллюски. Mollusca // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., 1968. С. 308–386.
2. Глазунова К.Н. Стратиграфия и комплексы двустворчатых моллюсков верхнечетвертичных отложений восточного шельфа Среднего Каспия : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 24 с.
3. Артамонов В.И. Позднечетвертичные комплексы двустворчатых моллюсков дагестанского шельфа Каспия // Комплексные исследования Каспийского моря. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 82–86.
4. Андрусов Н.И. Избранные труды : в 4 т. Т. 3. М.: Наука, 1964. С. 551–570.
5. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 468 с.
6. Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 1989. 112 с.
7. Хлопкова М.В. Экологические закономерности роста и формообразования каспийских дидакн : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2007. 22 с.
8. Федоров П.В. Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука, 1978. 163 с.
9. Свиточ А.А., Селиванов А.О., Янина Т.А. Палеогеографические события плейстоцена Понто-Каспия и Средиземноморья. М., 1998. С. 13–56.
10. Чепалыга А.Л. Эпоха экстремальных затоплений в аридной зоне Северной Евразии // Материалы Междунар. симпозиума «Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны». Ростов н/Д, 2006. С. 166–171.

Поступила в редакцию 06.07.2015 г.
Принята к печати 28.09.2015 г.