

DOI 10.31029/vestdnc73/3

УДК 594.1

АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЙ РОСТ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *DIDACNA BARBOTDEMARNYI* (GRIMM, 1877)

М. В. Хлопкова, ORCID: 0000-0003-1562-373X

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

Аллометрические характеристики на второй стадии роста моллюсков более точно отражают условия среды. При оценке роста моллюсков установлено, что наибольший ежегодный прирост раковины в длину наблюдается до 2,5 лет. Выявлено, что у *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) в умеренных условиях обитания после двух лет роста наступает половозрелость, а после 6 лет значительно замедляется темп роста. Для обитателей жестких песчано-ракушечных и илисто-ракушечных грунтов характерно формообразование раковины по принципу отрицательной аллометрии $b < 1$.

Allometric characteristics, at the second stage of mollusk growth, more accurately reflect the environmental conditions. In assessing the growth of mollusks, it is found that the largest annual increase in the length of the shell is observed up to 2,5 years. Revealed has been that *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) in moderate environmental conditions after two years of growth comes to maturity, and after 6 years the growth rate slows down. The formation of shells on the principle of negative allometry $b < 1$ is characteristic for the inhabitants of hard sand-shell and silt-shell soils.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, линейный и аллометрический рост, продолжительность жизни, Каспийское море.

Keywords: bivalves, linear and allometric growth, life expectancy, Caspian sea.

Введение

Основные направления формообразования раковин связаны с адаптациями к условиям существования. Отклонение от оптимальных условий приводит к изменению размеров и формы раковин. На темпы роста, размеры, продолжительность жизни и формообразование раковин основное влияние оказывают температура, грунт и степень подвижности среды [1–6].

О ряде общих закономерностей развития моллюсков по возрастным изменениям морфологии их раковин позволяет судить взаимосвязь процесса роста и формообразования [3, 6]. Изменения отношения выпуклости к высоте створок, которые прослеживаются у большинства особей определенного вида и приурочены к определенным участкам раковины, отражают перестройки морфофизиологической организации моллюска, и потому рассматриваются в качестве объективных границ стадий роста [1, 7, 8].

В работах, посвященных анализу роста моллюсков, выделяют две стадии роста раковин.

Неполовозрелая стадия роста включает промежуток времени от метаморфоза личинки до наступления половой зрелости моллюска. Молодым моллюскам на этой стадии свойственны сравнительно высокие темпы образования раковины. На неполовозрелой стадии приросты составляют около $2/3$ всей длины раковины [1, 7, 8].

На основании морфологических изменений раковины *половозрелая стадия* отчетливо подразделяется на две – *зрелую и позднюю (старческую)*. Уменьшение приростов связано с наступлением *стадии зрелости*. Из-за расхода энергии на созревание поло-

вых клеток темпы роста значительно ниже, чем у молодых особей. На радиальных срезах створок переход к *поздней стадии* роста обычно отмечается выраженным перегибом наружной поверхности раковины в результате изменения ряда аллометрических соотношений.

Повышение детальности исследования роста на отдельных стадиях развития позволяет более четко разделить влияние отдельных факторов на аллометрический рост моллюсков.

Объекты и методы исследования

В работе исследовались особи двустворчатого автохтонного вида, обитающие на дагестанском побережье Среднего Каспия *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) [8, 9].

Тип *Mollusca*
Класс *Lamellibranchiata*
Семейство *Cardiidae*
Род *Didacna* *Eichwald*

Индивидуальный возраст двустворок *D. barbotdemarnyi* оценивали по кольцам задержки роста на поверхности раковины и по структурным меткам на ее продольном спиле. Линейный рост оценивали у 60 крупных особей с хорошо выраженными ростовыми скульптурными и структурными метками.

Проведены измерения длины, высоты, выпуклости, приростов, коэффициентов приростов, коэффициентов выпуклости, удлинения. Результаты измерений служили основой для построения кривых группового линейного роста и возрастной динамики средних приростов раковины. Эти же данные использовали для расчета уравнения роста Берта-ланфи [6, 10].

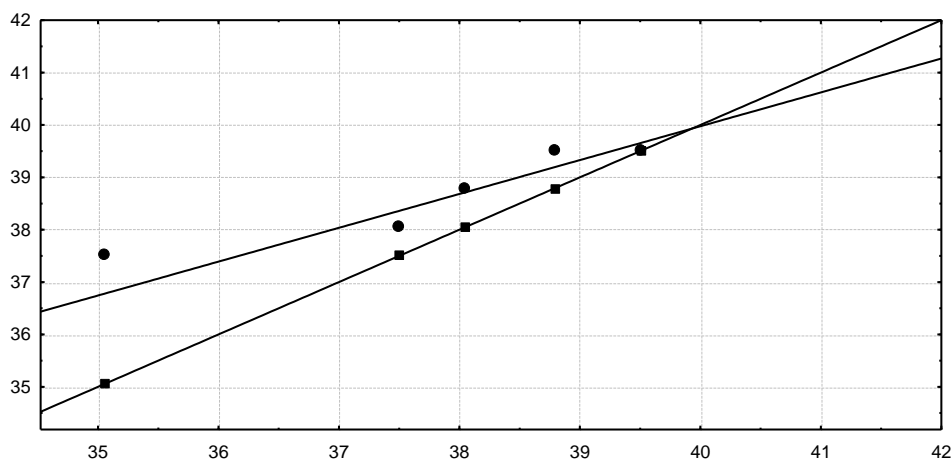


Рис. 1. Вычисление коэффициента замедления роста *D. barbotdemarnyi* методом наименьших квадратов, $k > 0,25$

Анализ изменчивости слоев роста и соотношения между различными размерными показателями моллюсков проводили, измеряя целые раковины и их отдельные приросты. Величину годовых приростов измеряли штангенциркулем с точностью 0,1 мм. При исследовании раковин дидакн измерялись следующие морфологические параметры: длина (Д), высота (В), выпуклость (вып.) в соответствии с наиболее распространенной методикой измерений [1, 6, 7, 9]. Измерялись годовые приросты (прир.) каждого года. Подсчитывались аллометрические коэффициенты для каждого года жизни особи: коэффициент

удлинения (отношение высоты к длине – $K_{уд}$), коэффициент выпуклости (отношение выпуклости к длине $K_{вып1}$, либо к высоте $K_{вып2}$), коэффициент прироста ($K_{пр}$ – отношение годового прироста к высоте). В совокупности отмеченные коэффициенты дают полное представление об основных морфологических изменениях параметров раковины в онтогенезе. Оценку продолжительности жизни проводили методом графического определения коэффициентов уравнения роста Берталанфи: $L_t = L_{\infty}(1 - e^{-kt})$ по Валфорду (рис. 1). Параметры линейного уравнения рассчитывали методом наименьших квадратов в программе «Statistica».

Об изменениях формы раковины в процессе роста моллюсков и в зависимости от условий обитания судили по величине отношений выпуклость/высота ($K_{вып}$) и высота/длина ($K_{уд}$) для молодых и половозрелых особей. Возраст наступления половозрелости и перехода в стадию старения оценивали: 1) по графикам аллометрического роста и 2) по изменениям годовых приростов.

Результаты и их обсуждение

Нами исследовались закономерности аллометрического роста и формообразования раковин *D. barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) на разных стадиях онтогенеза. При оценке роста моллюсков независимо от их максимального размера и возраста установлены общие закономерности возрастных изменений: наибольший ежегодный прирост раковины в длину наблюдается до 2,5 лет, а форма раковины моллюска формируется при снижении прироста в 10 раз. Продолжительность жизни современных моллюсков Каспия колеблется от 2 до 9 лет. В биоценозах каспийских двустворчатых моллюсков чаще встречаются виды с максимальным возрастом менее 8 лет.

Определяемые значения продолжительности жизни по времени достижения 95% предельной длины близки максимальному возрасту лишь у животных с умеренными темпами роста. Моллюски с быстрым возрастным уменьшением скорости роста ($k > 0,35$) имеют расчетную продолжительность жизни ниже реально достигаемой. У моллюсков с более однородными годовыми приростами ($k < 0,2$) это соотношение становится обратным (рис. 1).

Выявлено, что у *D. barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) в умеренных условиях обитания после двух лет роста наступает половозрелость, а после шести лет значительно замедляется темп роста. На графиках аллометрического роста (рис. 2в) моллюсков это выглядит как изгиб аллометрической кривой роста, формирование нескольких изломов, маленькие годовые приросты. Переход к стадии старения может ускориться при неблагоприятных условиях.

По уравнению простой аллометрии $Y = aX^b$ было вычислено соотношение между линейными параметрами раковины. Оценка аллометрического роста проводилась по следующим критериям: линейному a и степенному b коэффициентам. 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 этого, 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 (рис. 2а). Следовательно, на разных стадиях роста меняются соотношения морфологических параметров раковины: длины, высоты и выпуклости.

а



б



в

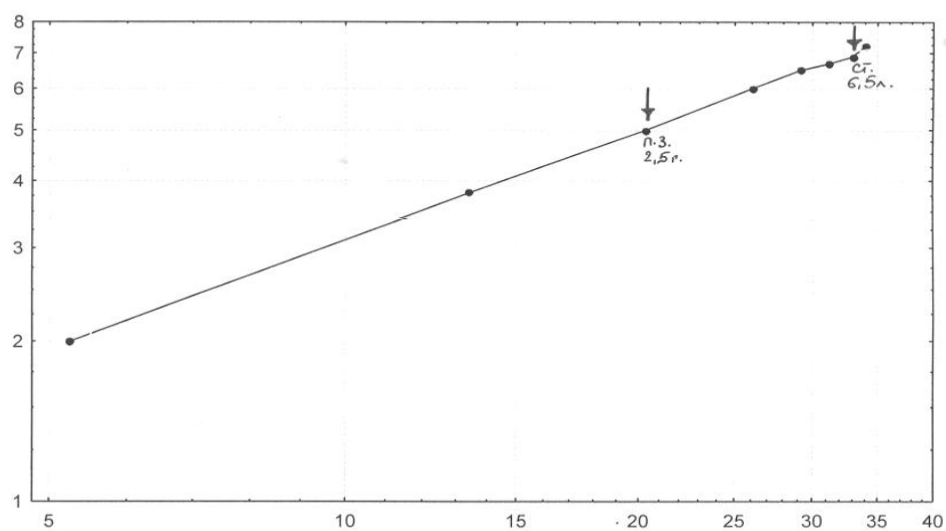


Рис. 2. Формообразование раковин *Didacna barbotdemarnyi*
в онтогенезе (а); годовые метки на радиальном срезе (б);
аллометрические отношения (в)

По оси абсцисс – длина раковины, мм; по оси ординат – выпуклость, мм

Мы сопоставили данные по приростам на второй стадии роста раковин и соответствующие им коэффициенты удлинения, выпуклости и коэффициента Бергаланфи (см. таблицу).

Линейный и аллометрический рост *Didacna barbotdemarnyi* дагестанского района Среднего Каспия

Параметры	Стадии роста		
	*I	II	
		половая зрелость	старение
Коэффициент удлинения	0,71	0,73	0,72
Коэффициент выпуклости	0,48	0,31	0,29
Коэффициент прироста	0,64	0,16	0,02
Коэффициент аллометрии			
а – линейный	0,30	0,22	
б – степенной	0,78	0,90	
Длина (мм) L _{0,95}	33,7		
Возраст (годы) T _{0,95}	7,0		
Коэффициент роста (год ⁻¹) k	0,48		

*I – неполовозрелые особи, II – половозрелые особи.

При изучении аллометрической кривой роста *D. barbotdemarnyi* выявлено (рис. 2в), что формообразование раковины у этой двустворки происходит по принципу отрицательной аллометрии $b < 1$. Раковина плоская: до половой зрелости линейный коэффициент $a = 0,3$; степенной коэффициент $b = 0,78$; в зрелый период еще более уплощается, $a = 0,22$; $b = 0,9$ (см. таблицу). Для обитателей жестких песчано-ракушечных и илисто-ракушечных грунтов характерно формообразование раковины по принципу отрицательной аллометрии $b < 1$. Раковина из слабоудлиненной и уплощенной становится еще более плоской и низкой.

Уплощенная форма раковины *D. barbotdemarnyi* и широко расставленные ребра формируются, по-видимому, как приспособление к обитанию в нестабильной среде (рис. 2а). На поздних этапах второй стадии коэффициенты различаются незначительно.

Максимальные линейные приросты раковин прослеживаются в условиях, близких к оптимальным (оптимальная температура, умеренная гидродинамика).

Наблюдается обратная зависимость коэффициента $K_{\text{вып}}$ от условий, т.е. значения коэффициента уменьшаются. Раковина из высокой и слабоудлиненной становится более плоской и низкой.

Нами проведено исследование двух стадий развития, описывающее изменение пропорций раковин дидакн до половозрелости и после ее наступления (рис. 2, табл. 1).

Динамика изменения во времени морфологических характеристик роста и аллометрических отношений служила основой для исследования закономерностей формообразования раковин. Значения коэффициентов удлинения, выпуклости и приростов на двух стадиях приведены в таблице.

На поздних этапах второй стадии коэффициенты различаются мало, что свидетельствует о том, что параметры не чувствительны к изменениям внешней среды.

В период половозрелости на приросты раковины и ее аллометрический рост влияют не только внешние факторы, но и процессы репродукции [1, 3, 10]. Поэтому морфологиче-

ские характеристики раковины на этой стадии оказываются чувствительны к изменениям во внешней среде.

Выводы

1. У вида *D. barbotdemarnyi* при сопоставлении аллометрического роста и приростов раковин моллюска на зрелой стадии выявлено, что после двух лет роста наступает половозрелость, а старение – значительное замедление темпов роста – наступает после 6 лет в умеренных условиях обитания, при средней продолжительности жизни 7 лет. Наблюдается положительная корреляция между наибольшим размером раковины и максимальной продолжительностью жизни.

2. Выявлена прямая корреляция снижения коэффициента выпуклости с увеличением приростов, коэффициентов Бергаланфи и коэффициента удлинения с приближением к оптимальным условиям по грунту и температуре. Форма раковин становится менее выпуклой и более удлиненной.

3. Аллометрические характеристики на второй стадии роста моллюсков более точно отражают условия среды. Существует широтная изменчивость параметров линейного и аллометрического роста половозрелых *D. barbotdemarnyi*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Золотарев В.Н. Склерохонология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 1989. 112 с.
2. Иванова Н.В. Морфология раковин двустворчатых моллюсков в связи с условиями их обитания // Комплексные исследования природы океана. М.: МГУ, 1973. Вып. 4. С. 164–183.
3. Павлова Л.В., Зуев Ю.А. Экология и распределение исландского гребешка *Chlamys islandica* (Bivalvia, Pectinidae) в Кольском заливе (Баренцево море) // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21, № 2. С. 344–354. DOI: 10.21443/1560-9278-2018-21-2-344-354.
4. Селин Н.И. Рост и продолжительность жизни двустворчатых моллюсков у северо-восточного побережья острова Сахалин // Биология моря. 2010. Т. 36, № 4. С. 265–273.
5. Holme N.A. Shell form in *Venerupis rhomboides* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1961. Vol. 41, N 3. P. 705–722.
6. Bertalanffy L. Principles and theory of growth // Fundamental aspects of normal and malignant growth. W. Novinski (Ed.). Amsterdam, 1960. P. 137–259.
7. Heude-Berthelin C., Hégron-Macé L., Legrand V. et al. Growth and reproduction of the common whelk *Buccinum undatum* in west Cotentin (Channel), France // Aquat. Living Resour. 2011. Vol. 24, N 3. P. 317–327. DOI: 10.1051/alr/2011048.
8. Хлопкова М.В., Гасанова А.Ш. Экологические особенности роста каспийских моллюсков // Юг России. Экология, развитие. 2008. Т. 3, № 3. С. 91–99. DOI: 10.18470/1992-1098-2008-3-91-99.
9. К фауне двустворчатых моллюсков дагестанского побережья Каспийского моря / М.В. Хлопкова, М.К. Гусейнов, А.Ш. Гасанова, К.М. Гусейнов // Юг России: Экология, развитие. 2018. Т. 13, № 2. С. 9–21. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-2-9-21.
10. Haig J.A., Pantin J.R., Salomonsen H. et al. The size at maturity for the common whelk, *Buccinum undatum* in Welsh waters, with an industry perspective on minimum landing sizes : Fisheries & Conservation report. Dublin: Bangor Univ., 2015. N 50. 44 p. DOI: 10.1093/icesjms/fsv128.

Поступила в редакцию 19.04.2019 г.

Принята к печати 26.06.2019 г.