

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

DOI 10.31029/vestdnc78/1

УДК 594.1

ПРИМЕНЕНИЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК РАКОВИН В ОЦЕНКЕ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ ДИДАКН

М. В. Хлопкова¹, ORCID: 0000-0003-1562-373X

А. Ш. Гасанова^{1,2}, ORCID: 0000-0002-3019-1114

М. К. Гусейнов¹, ORCID: 0000-0002-4282-2825

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН

²Московский автомобильно-дорожный государственный
технический университет (МАДИ), Махачкалинский филиал

Выявлена широтная изменчивость линейного и аллометрического роста дидакн. Обнаружены тенденции увеличения приростов, коэффициента удлинения с приближением к оптимальным условиям по температуре и грунту, коэффициент выпуклости при этом снижается. Установлено, что продолжительность жизни обратно пропорциональна скорости роста дидакн.

The latitudinal variability of the linear and allometric growth of didacna has been revealed. The tendencies of increase in the increments and the elongation coefficient with approach to the optimal conditions in temperature and soil have been found, herewith the convexity coefficient decreases. The life span of didacna is inversely proportional to the growth rate.

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

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

Введение

На протяжении четвертичного периода солевой и температурный режимы Каспия подвергались постоянным изменениям, что накладывало свой отпечаток на особенности видообразования и характер распределения моллюсков. По наличию в плейстоценовых осадках дидакн той или иной группы можно судить о солености и температурных условиях, поэтому дидакны являются основным биостратиграфическим объектом и уникальной моделью в изучении закономерностей роста и формообразования моллюсков в периоды трансгрессий и регрессий. Морфологическое изучение раковин включает качественное и количественное их описание и по настоящее время остается основным приемом изучения ископаемых и современных моллюсков для целей их систематики, экологии и палеоэкологии [1–3].

Детальная разработка методов определения индивидуального возраста двустворок имеет важное значение для исследования онтогенетического развития, анализа возрастных структур популяций и выяснения закономерностей роста.

Наши данные продолжают и дополняют экологические, палеоэкологические и биостратиграфические исследования, начатые в 50-е гг. прошлого века [3–5]. В отличие от предыдущих исследователей, проводивших морфометрический анализ взрослых особей без учета онтогенетических особенностей, в работе изучались ежегодные параметры аллометрического роста и динамика приростов, в этом новизна нашего подхода к решению проблемы индивидуального роста и формообразования.

Материал и методы исследования

Конхилиофауна собиралась на разрезах плейстоценовых отложений Дагестана в долинах рек: Ачису, Черкес-озень, Манас-озень, Шура-озень, Сулак и Кривая балка; на побережье Каспийского моря,

в районах Уйташ, озер Турали и канала Сульфат – Турали. В работе также использованы раковины туркменского, азербайджанского побережий и Северного Каспия из коллекций Р.Л. Мерклина.

Проведены измерения более 1000 раковин 19 видов дидакн. Анализ изменчивости слоев роста и соотношения между различными размерными показателями моллюсков проводили, измеряя целые раковины и их отдельные приросты штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. При исследовании раковин дидакн измерялись: длина (D), высота (B), выпуклость ($вып.$) в соответствии с наиболее распространенной методикой измерений [6], 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 высоте $K_{вып.}$), коэффициент прироста ($K_{пр.}$ – отношение годового прироста к высоте). Эти коэффициенты дают полное представление о морфологических изменениях параметров раковины в онтогенезе. Нами разработана и использована методика регистрирующих структур роста дидакн. Оценку продолжительности жизни проводили методом графического определения коэффициентов уравнения роста Бергаланфи [7].

Параметры линейного уравнения рассчитывали методом наименьших квадратов в программе «Statistica». По уравнению простой аллометрии $Y = aX^b$ рассчитывали соотношение между линейными параметрами раковины. Аллометрический рост оценивался по линейному (a) и степенному (b) коэффициентам [1, 5, 8, 9].

Результаты и обсуждение

В работе изучался аллометрический рост и формирование раковин плейстоценовых и современных видов рода *Didacna*. Нами анализировались регистрирующие структуры роста (РСР): морфологические – ежегодные кольца роста на поверхности раковин и сезонные соотношения основных слоев на радиальных срезах. В результате замедления скорости роста раковин дидакн в холодное время года появляются кольца на периостракуме, но с возрастом они становятся менее отчетливы. Соответствие же результатов разных РСР доказывает периодичность роста дидакн и достоверность определения возраста [1, 5]. По графикам аллометрического роста и изменениям годовых приростов у исследованных видов моллюсков мы оценивали возраст наступления половозрелости и перехода в стадию старения.

Выявлено, в частности, что у верхнехвалынского вида *D. praetrigonoides* и новокаспийского *D. baeri* половая зрелость наступает после двух лет роста, а значительное замедление темпов роста наступает после семи лет в умеренных условиях обитания (рис. 1, 2).

Исследование аллометрического и линейного роста моллюсков (рис. 3, 4) показало вариабельность указанных параметров, которая проходила соответственно онтогенетическому развитию и адаптивной реакции для каждой группы дидакн.

В верхних слоях нижнего хазара и в верхней хвалыни для группы *trigonoides* (рис. 1, 3) наблюдались условия, близкие к оптимальным, k 0,35–0,36, продолжительность жизни 8–10 лет, переход в стадию старения с 7 лет, температуры близкие к оптимальным температурам роста (ОТР) 14 ± 4 . В новокаспийское время ежегодные приросты большие – 3,24 мм, при высоком коэффициенте замедления темпов роста $k = 0,60$, быстро достигались конечные размеры и старение – за 5 лет, в температурных условиях, превышающих ОТР для этого вида.

Как показали исследования, моллюски *Didacna baeri* (рис. 2, 4), обитавшие в новокаспийское время на дагестанском побережье, жили до 17 лет, при этом коэффициент замедления темпа роста k (Бергаланфи) составлял 0,18; на азербайджанском побережье возраст 6 лет, $k = 0,47$; на туркменском побережье возраст 5 лет при $k = 0,6$. По грунту (песчано-ракушечный), глубинам (20–50 м) и солености (12,7–13‰) условия схожи, но значительно различаются температурные условия на разных побережьях Каспия. В акватории Южного Каспия прослеживаются температуры выше

оптимальных температур роста этого вида (что характеризуется максимальными приростами, быстрым достижением предельных размеров и переходу в стадию старения), на дагестанском побережье более низкие значения температуры, небольшие приросты раковин за год. Следовательно, для вида *Didacna baeri* близкие к оптимальным были условия на азербайджанском побережье, умеренные условия – на дагестанском побережье (рис. 4).

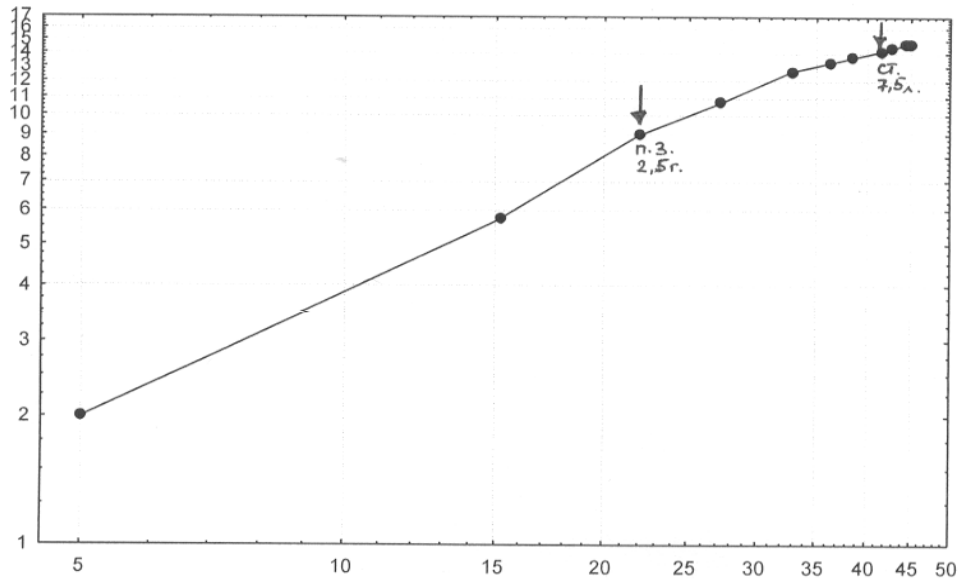


Рис. 1. Аллометрические отношения в раковине верхнехвалынского вида *Didacna praetrigonoides*, Дагестан.

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

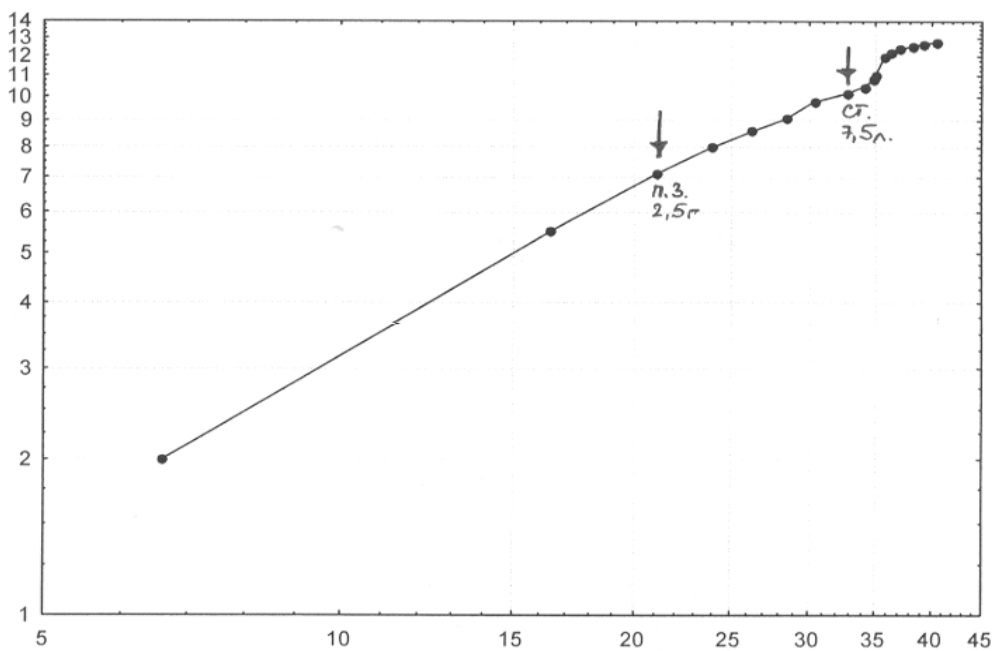


Рис. 2. Аллометрические отношения в раковине новокаспийского вида *Didacna baeri*, Дагестан.

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

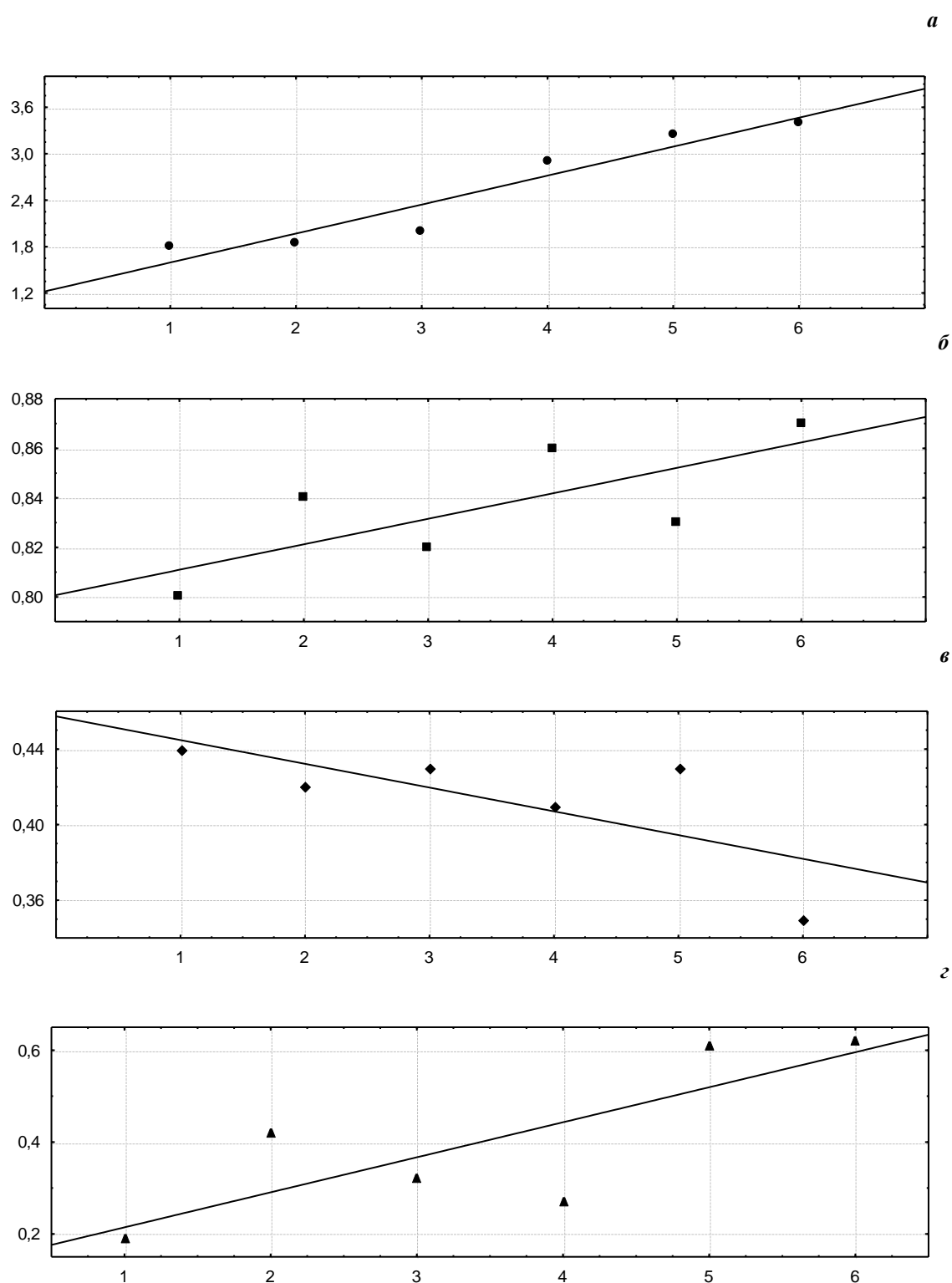


Рис. 3. Изменчивость параметров линейного и аллометрического роста у четвертичных и современных половозрелых *D. trigonoides*.

По оси абсцисс: 1 – медленнорастущие; умеренные: 2 – нижнехвалынские, дагестанское побережье, Туралы, 3 – современные, Северный Прикаспий, 4 – современные, Сулакский залив, 5 – новокаспийские, дагестанское побережье, 6 – быстрорастущие.

По оси ординат – приросты, мм (а), коэффициенты: удлинения (б), выпуклости (в), коэффициент Бергаланфи (г)

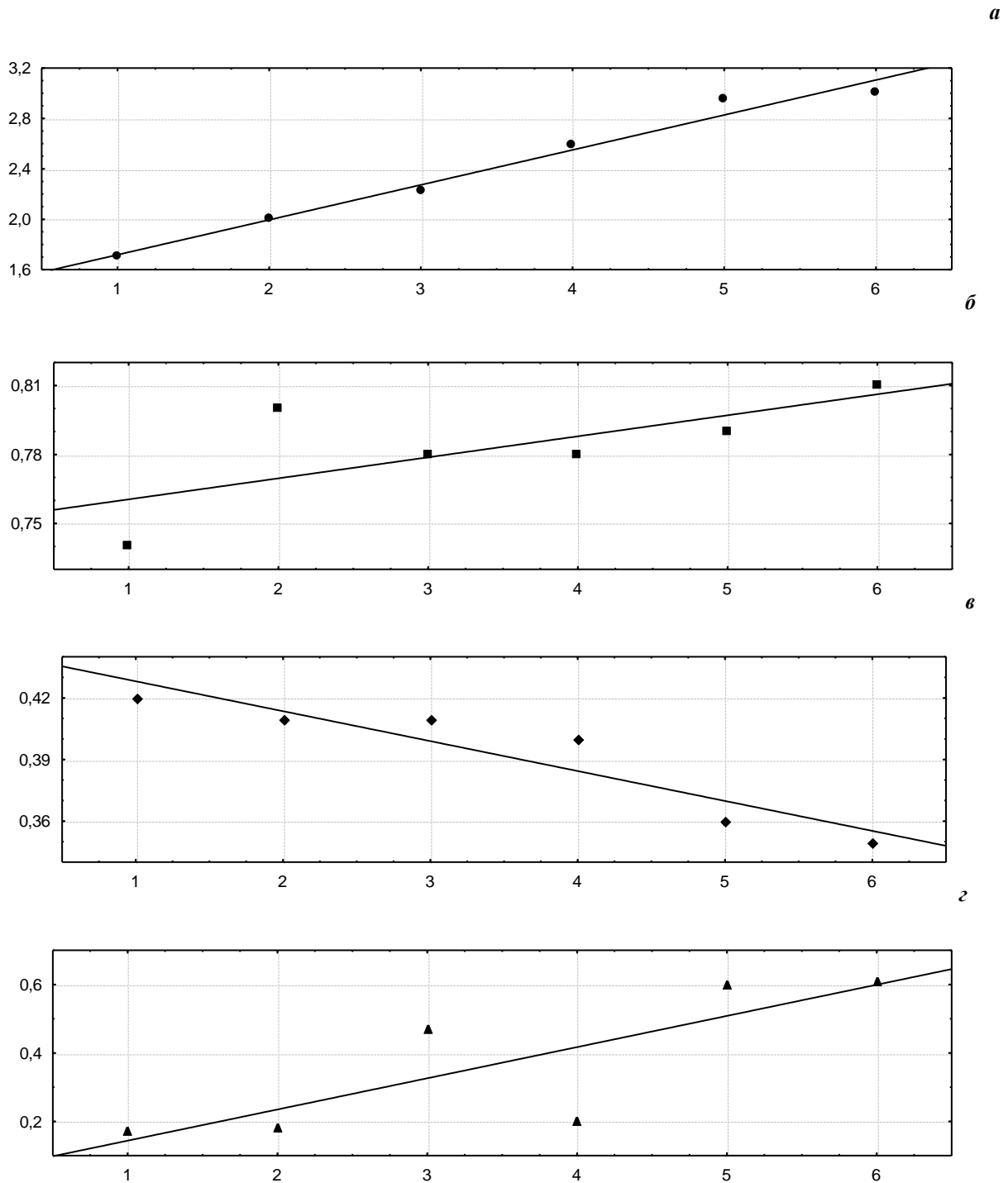


Рис. 4. Изменчивость параметров линейного и аллометрического роста у новокаспийских половозрелых *D. crassa baeri*.

По оси абсцисс: 1 – медленнорастущие; умеренные: 2 – *D. crassa baeri* дагестанского побережья, 3 – *D. crassa baeri* азербайджанского побережья, 4 – *D. crassa crassa* дагестанского побережья, 5 – *D. crassa baeri* туркменского побережья, 6 – быстрорастущие.

По оси ординат – приросты, мм (а), коэффициенты: удлинения (б), выпуклости (в), коэффициент Бергаланфи (г)

На разных этапах онтогенеза и в филогенезе у исследуемых видов рода *Didacna* формообразование раковин носило преимущественно приспособительный характер к менявшимся условиям окружающей среды, где из абиотических факторов основную роль играли изменения температуры, солености, грунта, а также изменение этих факторов с глубиной обитания.

Одинаковый коэффициент $K_{уд}$ в течение нескольких лет свидетельствует о стабильных условиях обитания на глубине моря, колебание – о нестабильных условиях обитания на мелководье. С увеличением глубины обитания удлиненность раковины уменьшается. Коэффициенты $K_{уд}$ и $K_{вып}$ реагируют на изменение грунта и глубины. Такую особенность можно использовать для характеристики условий обитания как живых моллюсков, так и вымерших.

Основным фактором, влияющим на форму раковин моллюсков, являются гидродинамические условия водной среды обитания, которые обуславливают характер грунта, условия питания и аэрации. Умеренная динамика среды обитания обеспечивает оптимальные условия. При увеличении подвижности среды грунт становится более твердым; раковины моллюсков массивными, крупными, с резкими следами нарастания, их выпуклость и линейный аллометрический коэффициенты увеличиваются. При снижении подвижности воды происходит заиливание – раковины становятся удлиненными, более тонкими, хрупкими, значения аллометрических коэффициентов и выпуклости небольшие. Коэффициенты аллометрического роста a и b характеризуют изменение грунта с глубиной обитания. Смена же грунта связана с изменениями насыщения кислородом, температурой и конкурентными отношениями. Резкие изменения коэффициентов $K_{вып}$ и $K_{уд}$ свидетельствуют о смене грунта и нестабильной волновой обстановке.

Заключение

Таким образом, комплексное использование параметров зрелой стадии раковин моллюсков: ежегодных приростов, коэффициентов замедления роста (k Бергаланфи), $K_{уд}$, $K_{вып}$, продолжительности жизни позволяет точнее проводить оценку условий обитания.

Независимо от максимальных размеров раковин и их возраста при оценке роста у исследованных видов дидакн выявлены общие закономерности возрастных изменений: наибольший ежегодный прирост раковины в длину наблюдается в первые 2,5 года жизни, а предельных размеров моллюски достигают при снижении ежегодного прироста более чем в 12 раз.

С использованием коэффициента замедления роста k уравнения Бергаланфи выявлена широтная изменчивость темпов роста моллюсков. Коэффициент замедления роста k не зависит от видовой принадлежности, основное влияние оказывает температура среды.

Установлено, что продолжительность жизни обратно пропорциональна скорости роста дидакн. Продолжительность жизни дидакн колеблется от 5 до 17 лет и может существенно отличаться в разных местах ареала обитания, что подтверждает экологическую обусловленность этого показателя. В современных биоценозах каспийских двустворчатых моллюсков наиболее многочисленны виды, максимальный возраст которых составляет менее 9 лет.

Наши исследования позволяют проводить мониторинг современных биоценозов моллюсков и оценивать возможные последствия, которые могут возникнуть при изменении факторов среды, в результате колебаний уровня Каспия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хлопкова М.В., Гасанова А.Ш. Экологические особенности роста каспийских моллюсков // Юг России. Экология, развитие. 2008. Т. 3, № 3. С. 91–99. URL: <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2008-3-91-99> (дата обращения: 20.07.2020).

2. 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. № 50. 44 p. DOI: 10.1093/icesjms/fsv128.

3. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1981. 248 с.

4. 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.

5. Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 1989. 112 с.

6. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.

7. Bertalanffy L. Principles and theory of growth // Fundamental aspects of normal and malignant growth. W. Novinski (Ed.). Amsterdam, 1960. P. 137–259.

8. Селин Н.И. Рост и продолжительность жизни двустворчатых моллюсков у северо-восточного побережья острова Сахалин // Биология моря. 2010. Т. 36, № 4. С. 265–273.

9. 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.

Поступила в редакцию 15.09.2020 г.

Принята к печати 30.09.2020 г.