

DOI 10.31029/vestdnc81/2

УДК 594.1

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ РАКОВИН ДИДАКН ГРУППЫ *TRIGONOIDES* В ОНТОГЕНЕЗЕ

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

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН

В результате исследования установлена широтная изменчивость аллометрического и линейного роста дидакн группы *trigonoides*. Установлены тенденции увеличения прироста коэффициента удлинения с приближением к оптимальным условиям по температуре, коэффициенты выпуклости при этом снижаются.

As a result of the study the latitudinal variability of the allometric and linear growth of the didacnas of the *trigonoides* group has been established. The trends of increasing the elongation coefficient with approach to the optimal temperature conditions have been recorded while the convexity coefficients eventually decrease.

Ключевые слова: каспийские двустворчатые моллюски, дидакны группы *trigonoides*, морфометрические параметры, линейный и аллометрический рост.

Keywords: Caspian bivalves, didacnas of the *trigonoides* group, morphometric parameters, linear and allometric growth.

Каспийское море – уникальный бессточный солоноватоводный бассейн, что сказывается на закономерностях роста и формообразования его обитателей.

В связи с изменениями климата в плейстоцене уровневый, солевой и температурный режимы Каспия постоянно менялись, что накладывало свой отпечаток на особенности формирования сообществ и характер распределения моллюсков. Дидакны являются моделью для изучения роста и формообразования моллюсков в условиях колебания солености и температуры.

Имеющиеся сведения по экологии дидакн не удовлетворяют современным требованиям: в частности, слабо изучены особенности роста в онтогенезе, анализ которого является показателем характера взаимодействия организма со средой и служит важным элементом биомониторинга.

Изучение морфологии раковин моллюсков в настоящее время остается основным приемом изучения ископаемых и современных моллюсков для целей их систематики, экологии и палеоэкологии. Определение индивидуального возраста моллюсков имеет важное значение для исследования онтогенеза, анализа возрастных структур популяций и выяснения закономерностей роста [1–3]. Среди каспийских дидакн по морфологии раковин выделяются три группы родственных моллюсков, происходящих от различных предков: *crassa*, *catillus*, *trigonoides* [1].

В работе изучены параметры аллометрического роста и динамика приростов каждого года, в отличие от ранее проведенных исследований морфометрического анализа взрослых особей, без учета особенностей развития в онтогенезе – в этом новизна нашего подхода к решению проблемы индивидуального роста и формообразования.

Актуальность исследования продиктована слабой изученностью роста, формообразования, экологии дидакн в условиях колебаний температурного режима и солености.

Материал и методы исследования

Раковины плейстоценовых моллюсков собирались на разрезах отложений Дагестана в долинах рек: Черкес-озень, Ачи-су, Манас-озень, Иргин, Шура-озень, Сулак, и Кривая балка, в районах Уйташ, озер Турали и канала Сульфат – Турали. Субфоссильные и живые раковины собирались на дагестанском побережье Каспия. В работе использовался также материал Л.А. Невеской и Р.Л. Мерклиной, коллекции моллюсков из Восточного и Северного Каспия.

Проведены измерения около 400 раковин 5 видов тригоноидных дидакн. 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 (*D*), высота (*B*), выпуклость (*вып.*) в соответствии с наиболее распространенной методикой измерений [4]. 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). При анализе ископаемых раковин статистические методы [5] являются одними из главных объективных критериев их морфологического сходства или различия. Проводились массовые измерения нескольких параметров раковины по материалам определенной выборки, которая должна быть типичной, одновозрастной. Статистическая обработка полученных результатов осуществлялась на компьютере в программе Statistica, определялись средние, минимальные, максимальные значения, стандартное отклонение.

У изученных моллюсков рассмотрены скульптурные особенности наружной поверхности раковины. Анализировался характер и степень выраженности колец и уступов, образующиеся при задержках роста на разных возрастных стадиях, соотношения с другими периодическими элементами, связь с изменениями окраски наружного слоя.

Результаты и обсуждение

Проведено исследование роста и формообразования моллюсков группы *trigonoidea* на разных стадиях онтогенеза (рис. 1, 2). Выявлено максимальное сходство графиков роста до половой зрелости, видовые отличия с наступлением половой зрелости и наибольшие различия в период старения. Условия среды влияют в большей степени в период зрелости [6,7,8].



Рис. 1. Фото тригоноидных дидакн

(слева направо) *Didacna trigonoidea chvalynica* – нижнехвалынские отложения (hv1); Туркменское побережье Каспия;
Didacna paleotrigonoidea – нижнехазарские отложения (hz1); разрез долины реки Ачи-су, Дагестан;
Didacna praetrigonoidea – верхнехвалынские отложения (hv2); Туркменское побережье;
Didacna trigonoidea – новокаспийские (nk); Дагестанское побережье; *Didacna trigonoidea* – современный моллюск из Сулакского залива, Дагестан

Судя по графикам роста (рис. 2), все моллюски интенсивно растут до 2,5 лет, но даже на этом этапе заметно выделяются верхнехвалынский вид *D. praetrigonoidea* из Туркмении и нижнехазарский вид *D. paleotrigonoidea*. Наименьшие приросты имеет нижнехвалынский вид *D. trigonoidea chvalynica*.

Кривая роста *D. praetrigonoides* с туркменского побережья резко отличается от родственных видов с дагестанского побережья и Северного Каспия. Как видно из рис. 2, у него очень большие приросты: после наступления половозрелости – $5,0 \pm 1,7$ мм; после перехода в стадию старения с 7,5 лет – $2,5 \pm 0,6$ мм. Отличия в формообразовании и величине годовых приростов объясняются условиями обитания на побережьях Каспия в разные геологические эпохи.

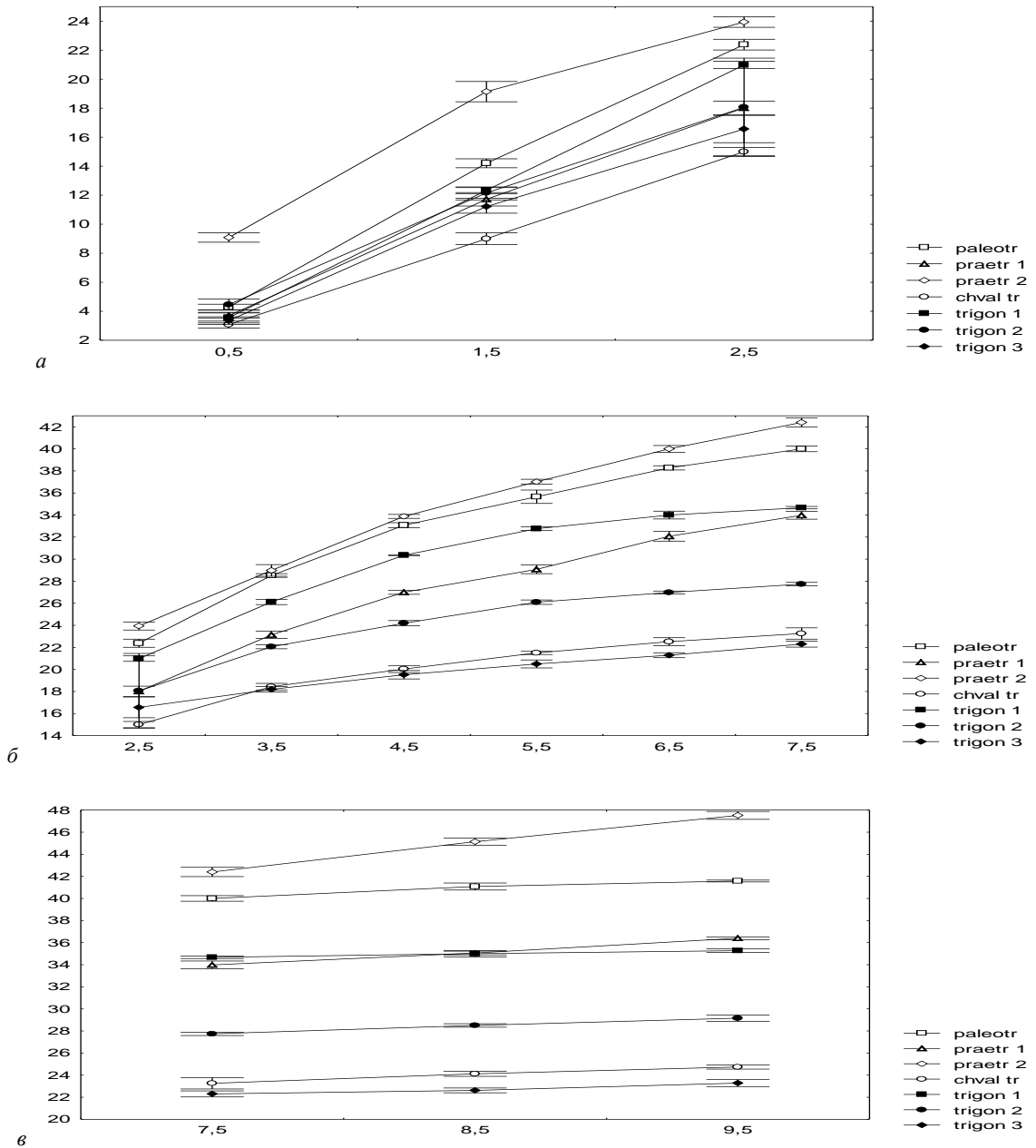


Рис. 2. Графики роста моллюсков группы *trigonoides* на разных стадиях онтогенеза
 а – неполовозрелая стадия; б – стадия зрелости; в – старческая стадия.
 По оси абсцисс – возраст, годы; по оси ординат – высота, мм.

Легенда к рис. 2:

paleotr – нижнехазарские моллюски *D. paleotrigonoides* разреза р. Ачи-су;
 praetr 1 – верхнехвалынские моллюски *D. praetrigonoides* зап. побережья озера Турали, Дагестан;
 praetr 2 – *D. praetrigonoides* Южный Каспий, западная Туркмения;
 chval tr – нижнехвалынские *D. trigonoides chvalymica* оз. Турали, Дагестан;
 trigon 1 – новокаспийские *D. trigonoides* пляж за г. Каспийском;
 trigon 2 – современные *D. trigonoides* Сулакского залива;

По характеру роста моллюски *D. paleotrigonoides* и *D. praetrigonoides* Дагестана можно отнести к умереннорастущим, а *D. praetrigonoides* Западной Туркмении – к быстрорастущим. Наблюдается прямая зависимость величины приростов и общих размеров раковин от температуры. Большие приросты на всех стадиях онтогенеза у моллюсков туркменского побережья связаны с повышенной температурой воды, по сравнению с дагестанским побережьем.

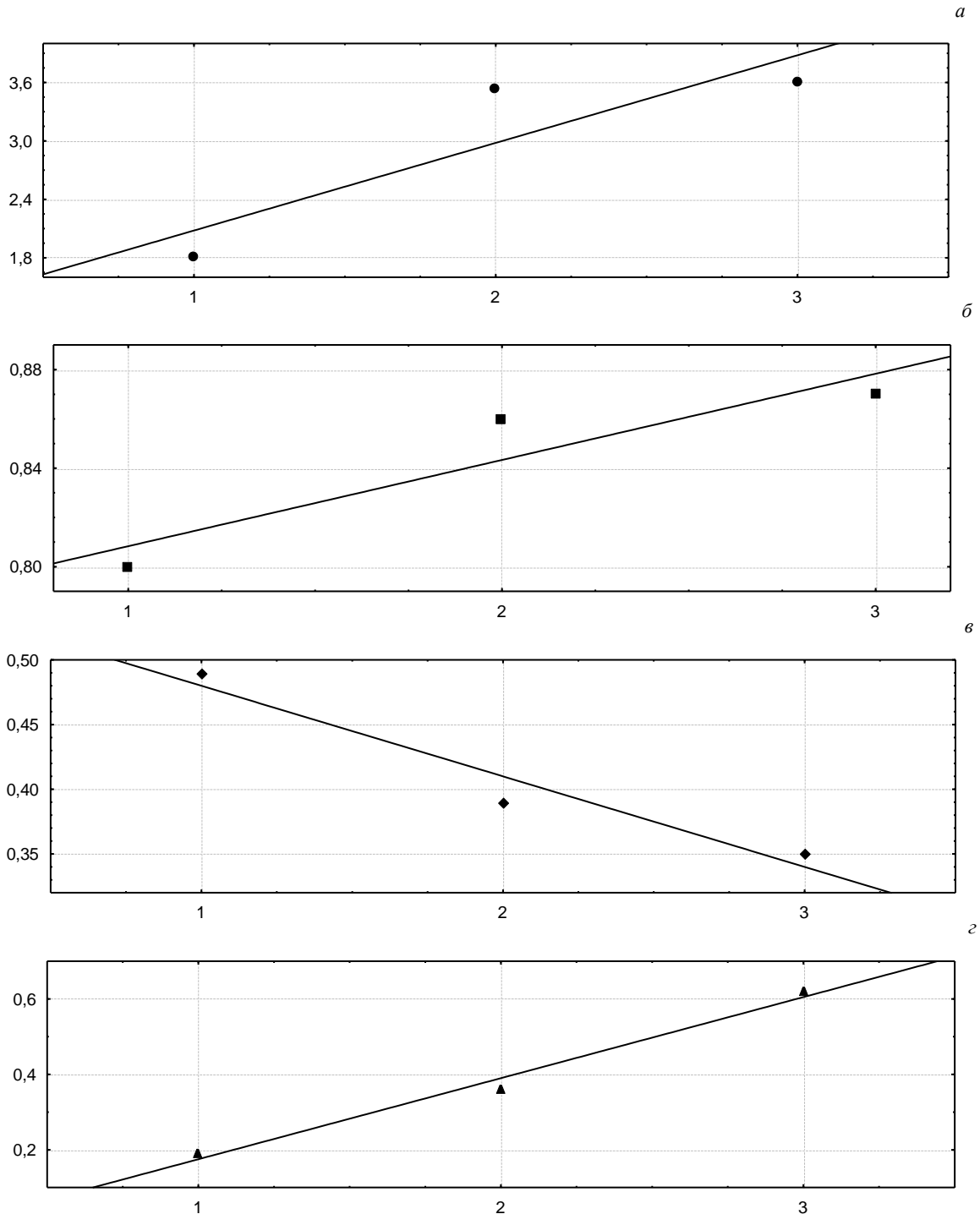


Рис. 3. Изменчивость параметров линейного и аллометрического роста у нижнехазарских половозрелых *D. paleotrigonoides*

По оси абсцисс: 1 – медленно растущие, 2 – умеренные моллюски дагестанского побережья, Ачи-су, 3 – быстрорастущие; по оси ординат – приросты (а), коэффициенты: удлинения (б), выпуклости (в), коэффициент Бергаланфи (г)

Очень сходны графики роста *D. paleotrigonoides* и *D. praetrigonoides* дагестанского района, несмотря на то что это раковины двух различных видов, имеющих разный геологический возраст. Это свидетельство того, что условия обитания в нижнем хазаре и верхней хвалыни были сходными, т.е. относительно пониженная соленость, температура, близкая к ОТР, благоприятны для развития тригоноидной группы. Более резко отличаются графики роста одного вида *D. praetrigonoides* с разных побережий.

Сходство графиков роста близких видов, но разного геологического возраста и с разных мест обитания (нижнехвалыньские и современные моллюски Северного Каспия) может свидетельствовать о сходных условиях обитания в эти эпохи. Судя по графикам роста других тригоноидных моллюсков (рис. 2.) в новокаспийское время на дагестанском побережье условия обитания для этой группы были более благоприятны, чем в современном Каспии на Северном побережье и в Сулакском заливе. Большие приросты образуются при повышенной температуре, следовательно, оптимальные для моллюсков этой группы температуры роста – $15\pm 4^\circ\text{C}$ наблюдались в верхней хвалыни, в новокаспийское время, был более теплый климат и повышенная температура воды, чем в наше время.

Морфометрический анализ раковин *D. trigonoides* по данным разных авторов

Авторы	Место обитания	Размеры раковин			Коэффициенты			Количество ребер		
		Д	В	Вып.	$K_{уд.}$	$K_{вып1}$	$K_{вып2}$	всего	ПП	ЗП
Гримм	Каспийское море	$\frac{29-42}{35}$	$\frac{27-34}{30}$	$\frac{12-14}{13}$	–	–	–	$\frac{17-29}{23}$	$\frac{12-22}{17}$	$\frac{5-7}{6}$
Наливкин	Апшеронский полуостров	$\frac{43-52}{47}$	$\frac{34-43}{38}$	$\frac{13-17}{15}$	$\frac{0,75-0,83}{0,79}$	–	$\frac{0,39-0,42}{0,40}$	$\frac{20-26}{23}$	$\frac{15-20}{17}$	$\frac{5-6}{6}$
Жадин	Южный и Средний Каспий	$\frac{48-66}{57}$	$\frac{38-40}{39}$	$\frac{15-16}{15}$	–	–	–	$\frac{15-26}{20}$	–	–
Федоров	Апшеронский полуостров	$\frac{34-42}{38}$	$\frac{29-37}{33}$	–	–	–	–	$\frac{21-24}{22}$	$\frac{13-17}{15}$	$\frac{6-7}{6}$
Векилов	Апшеронский полуостров	$\frac{20-56}{38}$	$\frac{17-43}{30}$	$\frac{7-15}{11}$	$\frac{0,75-0,88}{0,81}$	–	$\frac{0,39-0,42}{0,40}$	$\frac{18-26}{22}$	$\frac{12-18}{15}$	$\frac{6-8}{7}$
Свиточ	Западное побережье Каспия	$\frac{32-46}{40}$	$\frac{27-39}{33}$	$\frac{8-17}{13}$	$\frac{0,78-0,92}{0,83}$	$\frac{0,27-0,39}{0,32}$	$\frac{0,31-0,47}{0,39}$	$\frac{22-35}{28}$	$\frac{14-23}{18}$	$\frac{8-12}{10}$
Данные автора	Дагестанское побережье Каспия	$\frac{31-45}{40}$	$\frac{28-38}{33}$	$\frac{11-14}{12}$	$\frac{0,79-0,85}{0,82}$	$\frac{0,30-0,37}{0,33}$	$\frac{0,38-0,41}{0,40}$	$\frac{15-25}{20}$	$\frac{11-19}{15}$	$\frac{4-6}{5}$

В табл. 1 приведены сведения о морфологических параметрах вида *Didacna trigonoides* по данным разных авторов [1, 6, 9–13]. Д.В. Наливкин, П.В. Федоров, Б.Г. Векилов [10–12] изучали моллюсков Апшеронского полуострова. В.И. Жадин [13] описывает *D. trigonoides* из Южного и Среднего Каспия, Т.А. Янина и А.А. Свиточ А.А [1] дидакн с Западного побережья Каспия, мы исследовали дидакн этого же вида, обитающих на Дагестанском побережье. Как видно из таблицы, наши данные близки к данным Янина и Свиточа по длине и высоте раковин, сходные значения по коэффициенту удлинения также и Векилова. По количеству ребер на переднем поле раковин *D. trigonoides* дагестанского (наши данные) и азербайджанского (исследования Векилова) побережий значения сходны.

На разных этапах онтогенеза и в филогенезе (рис.2, 3) 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. Не меняющийся коэффициент $K_{уд.}$ за некоторый период говорит о стабильных условиях обитания, изменение – значит не стабильные условия обитания в пределах мелководья. При изменении глубины и характера грунта коэффициенты $K_{уд.}$ и $K_{вып.}$ также меняются.

Выводы

1. Выявлены закономерности роста и формообразования в онтогенезе на разных стадиях развития моллюсков. Прослежены различия в приростах до и после половой зрелости дидакн.
2. При улучшении условий обитания: на песчаных грунтах у мелководных тригоноидных *Didacna trigonoides* из выпуклой и слабоудлиненной раковина становится менее выпуклой и более удлиненной.
3. Условия обитания плейстоценовых моллюсков, близкие к оптимальным, наблюдались для тригоноидных дидакн в верхних слоях нижнехазарского и вернехвалынский периоды.
4. Показано, что ежегодные параметры аллометрического роста и динамика приростов моллюсков, зависят от стадии развития, на которой происходит влияние внешних факторов. Определены индивидуальный возраст, переход к половозрелости, к старению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Янина Т.А., Свиточ А.А. Эволюция и биоразнообразие малакофауны Каспийского моря в плейстоцене // Изучение и освоение морских экосистем в условиях арктического и аридного климата. Ростов н/Д: ЮНЦ РАН, 2011. С. 225–230.
2. Золотарев В.Н. Склерохонология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 1989. 112 с.
3. 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.
4. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. 293 с.
6. Хлопкова М.В., Гасанова А.Ш. Экологические особенности роста каспийских моллюсков // Юг России. Экология, развитие. 2008. Т. 3, № 3. С. 91–99. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2008-3-91-99>.
7. 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. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-2-9-21>.
8. 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
9. Гримм О.А. Каспийское море и его фауна, тетрадь 1. // Труды Арало-Каспийской экспедиции. Прил. К Тр. СПб. общ. естествоисп. 1876. Вып. 2. С. 1–168.
10. Наливкин Д.В. Моллюски горы Бакинского яруса // Тр. Геол. ком., нов. сер, 1914. Вып. 116. С. 1–32.
11. Федоров П.В. Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука, 1978. 163 с.
12. Векилов Б.Г. Антропогеновые отложения северо-восточного Азербайджана. Баку, 1969. 217 с.
13. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. № 46. С. 1–376.

Поступила в редакцию 16.04.2021 г.
Принята к печати 26.06.2021 г.