

УДК 591.4:594.262.5

Н. Л. Финогенова¹, А. П. Куракин¹, О. А. Ковтун²

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ANADARA INAEQUALVIS (BIVALVIA, ARCIDAE) В
ЧЕРНОМ МОРЕ**

Методом дискриминантного анализа проведено исследование морфологической изменчивости вселенца, двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789) трех биотопов Черного моря — Одесского залива, прибрежной части о. Змеиный и авандельты Дуная. Обнаружены достоверные различия морфометрических параметров раковины моллюска. Выявленные коэффициенты функций позволяют идентифицировать моллюсков по набору морфометрических характеристик с точностью классификации 100%.

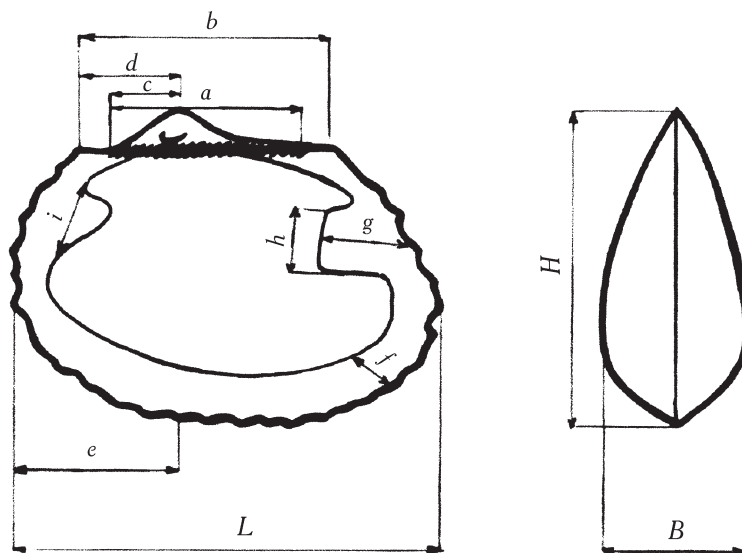
Ключевые слова: *Anadara inaequalvis*, дискриминантный анализ, морфологическая изменчивость, Чёрное море.

Перспективным подходом в биоиндикационных экологических исследованиях является изучение внутривидовой и межвидовой изменчивости. Особый интерес представляют исследования фенотипической пластичности видов-вселенцев, поскольку при попадании в новые условия существования адаптационный потенциал вида прежде всего проявляется в изменении морфологических признаков [6, 7]. Первые видимые морфологические изменения в теле животного, знаменующие собой формирование нового подвида, результат изменения процессов обмена в организме. У двустворчатых моллюсков такими первыми уловимыми для исследователя изменениями являются изменения в строении раковины [3].

Темпы расселения *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789) в Черном и Азовском морях свидетельствуют о высокой эврибионтности моллюска [1, 4, 5]. В связи с этим целью настоящей работы было выявление морфологической изменчивости этого вида в разнотипных биотопах северной части Черного моря.

Материал и методика исследований. Материалом для исследования послужили раковины двустворчатого моллюска *A. inaequalvis*, собранные в Одесском заливе (район м. Малый Фонтан) с глубины 12—15 м (2009—2010 гг., грунт — илистый песок, 26 шт.), в прибрежной части о. Змеиный с глубины 15 м (2010 г., грунт — ракуша, мидийные щетки — В, 30 шт.) и в районе авандельты Дуная с глубины 21—24 м (2008 г., грунт — серый ил, ракуша, 30 шт.).

© Н. Л. Финогенова, А. П. Куракин, О. А. Ковтун, 2012



1. Схема измерений линейных характеристик раковин *Anadara inaequalis*: L — длина раковины; H — высота раковины; B — ширина раковины; a — длина лигамента; b — длина верхнего края створки; e — длина от переднего края до вершины; c — длина от переднего края лигамента до вершины; d — длина от переднего края створки до вершины; i — ширина отпечатка переднего мускула замыкателя; f — расстояние от края мантии до края створки; h — ширина отпечатка заднего мускула-замыкателя; g — длина отпечатка заднего мускула-замыкателя. Линейные характеристики измерений были преобразованы в безразмерные морфометрические индексы, которые использовались в дальнейших расчетах [9].

Раковина *A. inaequalis* неравносторонняя (левая створка несколько больше и частично охватывает правую) и очень изменчива по форме, высоте и толщине. Для анализа по каждой правой створке были измерены с точностью до 0,1 мм 12 морфометрических параметров (рис. 1).

Вычисления производились по формуле:

$$C_x = \frac{\ln X}{\ln L},$$

где: C_x — морфометрический индекс линейного параметра X ; L — длина раковины. Индекс L_i рассчитывали по формуле

$$L_i = \frac{l}{L} - l.$$

Для выявления морфологических признаков, которые определяют внутривидовые различия раковины *A. inaequalis* в поселениях разных районов Черного моря, использовали дискриминантный анализ.

Дискриминантный анализ относится к надежным инструментам в изучении изменчивости и представляет собой детально разработанную систему

1. Диапазоны изменчивости индексов морфометрических показателей раковины *A. inaequivalvis* в Черном море

Значения	Индексы										
	H_i	V_i	a_i	b_i	c_i	d_i	e_i	f_i	g_i	h_i	i_i
	Одесский зал. (район м. Малый Фонтан)										
<i>min</i>	0,93	0,88	0,72	0,82	0,35	0,53	0,67	0,44	0,50	0,40	0,46
<i>max</i>	0,96	0,94	0,81	0,88	0,49	0,62	0,74	0,50	0,58	0,55	0,56
$M \pm m$	0,93 ± 0,002	0,91 ± 0,003	0,76 ± 0,004	0,86 ± 0,003	0,44 ± 0,006	0,57 ± 0,004	0,70 ± 0,003	0,47 ± 0,004	0,53 ± 0,004	0,50 ± 0,007	0,52 ± 0,005
<i>CV, %</i>	0,86	1,47	2,42	1,95	7,44	4,47	2,20	3,91	3,64	6,82	5,15
	Прибрежные воды о. Змеиного										
<i>min</i>	0,94	0,89	0,72	0,84	0,34	0,52	0,67	0,25	0,49	0,39	0,37
<i>max</i>	0,98	0,95	0,84	0,89	0,61	0,65	0,77	0,49	0,62	0,56	0,58
$M \pm m$	0,96 ± 0,002	0,92 ± 0,003	0,79 ± 0,005	0,87 ± 0,002	0,86 ± 0,002	0,60 ± 0,005	0,73 ± 0,004	0,40 ± 0,007	0,56 ± 0,005	0,51 ± 0,007	0,53 ± 0,008
<i>CV, %</i>	1,30	1,69	3,43	1,27	11,73	4,50	2,67	10,51	4,92	7,15	7,93
	Авандельга Дуная										
<i>min</i>	0,91	0,85	0,72	0,81	0,28	0,47	0,66	0,64	0,62	0,55	0,61
<i>max</i>	0,97	0,90	0,86	0,86	0,46	0,57	0,73	0,74	0,76	0,67	0,76
$M \pm m$	0,94 ± 0,003	0,88 ± 0,003	0,76 ± 0,004	0,84 ± 0,003	0,39 ± 0,008	0,51 ± 0,004	0,70 ± 0,003	0,69 ± 0,005	0,68 ± 0,005	0,62 ± 0,006	0,68 ± 0,006
<i>CV, %</i>	1,59	1,61	3,25	1,78	11,40	4,72	2,31	3,73	4,26	5,47	5,23
	Обобщенные данные по исследованному району Черного моря										
<i>min</i>	0,91	0,85	0,72	0,81	0,28	0,47	0,66	0,25	0,49	0,38	0,37
<i>max</i>	0,98	0,95	0,86	0,89	0,61	0,65	0,77	0,74	0,76	0,68	0,76
$M \pm m$	0,95 ± 0,002	0,90 ± 0,002	0,77 ± 0,003	0,86 ± 0,002	0,44 ± 0,007	0,56 ± 0,005	0,71 ± 0,002	0,52 ± 0,014	0,59 ± 0,008	0,54 ± 0,007	0,58 ± 0,009
<i>CV, %</i>	1,71	2,61	3,60	2,05	14,51	8,26	3,31	24,67	11,78	11,89	13,98

2. Результаты многофакторного дисперсионного анализа морфометрических индексов показателей раковины *A. inaequalvis* в Одесском зал., у о. Змеиного и в аванделте Дуная (значения F — дисперсионного отношения)

Факторы влияния	Морфометрические характеристики*										
	H_i	V_i	a_i	b_i	c_i	d_i	e_i	f_i	g_i	h_i	i_i
Район сбора	6,33	<u>2,41</u>	4,14	<u>0,21</u>	18,96	6,44	11,10	49,80	4,23	4,81	<u>2,45</u>
Характер грунта	<u>1,17</u>	<u>0,73</u>	<u>1,26</u>	<u>0,00</u>	<u>0,75</u>	<u>0,44</u>	<u>2,34</u>	<u>2,70</u>	<u>2,65</u>	<u>0,07</u>	<u>3,26</u>
Глубина	<u>2,31</u>	<u>0,40</u>	<u>1,11</u>	<u>1,04</u>	<u>2,85</u>	<u>1,54</u>	<u>2,18</u>	<u>4,01</u>	<u>1,17</u>	<u>0,01</u>	<u>0,31</u>

П р и м е ч а н и е. Для подчеркнутых значений уровень вероятности $p > 0,05$; * обозначения параметров приведены на рисунке 1.

алгоритмов выявления межгрупповых различий и может быть использован для описания географической изменчивости [2, 8].

Влияние на морфологию раковин моллюска глубины, характера донных осадков, географического района сбора определяли с помощью многофакторного дисперсионного анализа. Вычисления проводили, используя пакет прикладных компьютерных программ Statgraphics Plus for Windows.

Результаты исследований и их обсуждение

Амплитуда изменчивости учитываемых в анализе признаков раковины *A. inaequalvis* Черного моря невысока. Однако значение коэффициента вариации (CV) для показателя f (расстояние от края мантии до края створки) для обобщенных данных, больше 20, что указывает на его значимость в морфологическом разделении. По районам, наиболее высокие значения коэффициентов вариации отмечены для моллюсков шельфа о. Змеиного (табл. 1). Возможно, в этом районе условия существования наиболее нестабильные. Распределение моллюсков по грунтам зависит не только от их морфофункциональных особенностей, выработавшихся как приспособление к жизни на данном типе фаций, но и от биотического окружения и биономического характера места обитания, обусловленного в первую очередь такими факторами, как температура, соленость, степень прибойности [3].

Многофакторным дисперсионным анализом выявлены особенности формирования морфологических характеристик раковины моллюска *A. inaequalvis* из разных биотопов Черного моря. На формирование раковины моллюска наибольшее влияние оказывает район отбора проб (табл. 2).

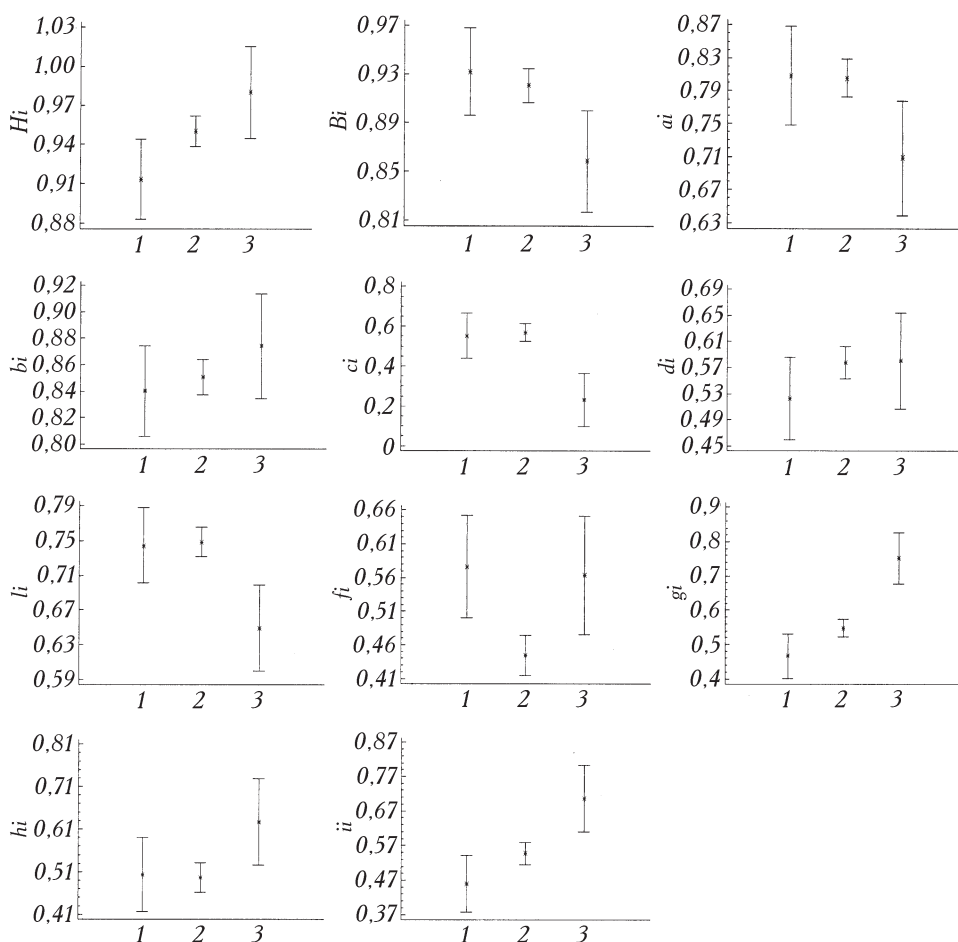
Выявлены достоверные отличия для отношений толщины и высоты раковины к длине между тремя районами. Отношение высоты раковины к длине возрастает по мере увеличения заиливания грунта, а отношение толщины к длине — уменьшается. Значения индексов

3. Результаты дискриминантного анализа

Характеристики	Канонические переменные	
	1	2
Собственные значения	90,16	9,84
Объясненная дисперсия, %	33,43	3,65
Канонические корреляции	0,99	0,89
Стандартизированные (в скобках) и нестандартизированные коэффициенты канонических переменных для признаков		
L_i	18,06 (0,83)	10,17 (0,46)
a_i	0,29 (0,01)	14,67 (0,35)
b_i	2,18 (0,03)	-5,95 (-0,08)
c_i	-2,41 (-0,11)	2,56 (0,12)
d_i	-3,07 (-0,08)	1,98 (0,05)
l_i	-60,73 (-1,05)	2,55 (0,04)
f_i	26,79 (0,83)	-16,80 (-0,52)
g_i	12,76 (0,33)	26,52 (0,69)
h_i	11,66 (0,41)	-1,15 (-0,04)
i_i	2,60 (0,09)	4,01 (0,14)
H_i	6,25 (0,08)	58,27 (0,72)
B_i	-41,43 (-0,59)	-57,99 (-0,84)
$constanta$	34,70	-28,34

для показателей замочной части раковины (a_i — длина лигамента, b_i — длина верхнего края створки, c_i — длина от переднего края лигамента до верхушки и d_i — длина от переднего края створки до верхушки) достоверно различаются для моллюсков Одесского зал. и авандельты Дуная, а также прибрежных вод у о. Змеиноного и авандельты Дуная. Наиболее высокие значения F получены для показателя f_i (расстояние от края мантии до края створки). Достоверные различия его наблюдаются у моллюсков Одесского зал. и прибрежных вод о. Змеиноного, а также у моллюсков прибрежных вод о. Змеиноного и авандельты Дуная. Для показателей g_i (длина отпечатка заднего мускула-замыкателя) и i_i (ширина отпечатка переднего мускула-замыкателя) отмечены достоверные различия между моллюсками всех исследованных районов. Для показателя h_i (ширина отпечатка заднего мускула-замыкателя) достоверные различия наблюдаются у моллюсков Одесского зал. и авандельты Дуная, а также у моллюсков прибрежных вод о. Змеиноного и авандельты Дуная (рис. 2).

Результаты дискриминантного анализа показали высокую достоверность различий между моллюсками из трех районов ($\lambda = 0,006$; $F = 395,91$; $df 1 = 22$; $df 2 = 10$; $p < 10^{-4}$) (табл. 3). Дискриминантные функции, учитывающие

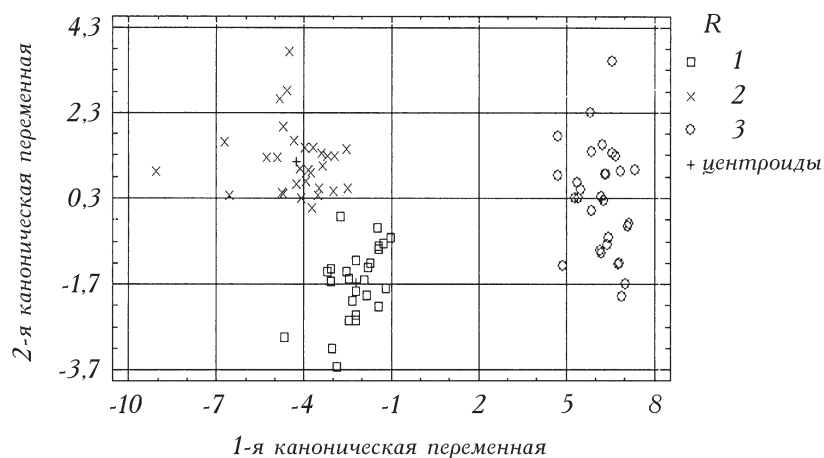


2. Результаты многофакторного дисперсионного анализа индексов морфометрических показателей раковины *A. inaequalis*. Здесь и на рис. 3: 1 — Одесский зал.; 2 — прибрежные воды о. Змеиногo; 3 — авандельта Дуная.

вариацию и ковариацию 12 индексов конхиологических промеров створки, позволили разделить выборку моллюсков с 100%-ным разделением.

Наибольший вклад в морфологические различия моллюсков, судя по значениям стандартизованных дискриминантных функций, вносит расстояние от края мантии до края створки (f_i), отношение длины моллюска к длине от переднего края раковины до верхушки (L_i), отношение толщины моллюска к его длине (B_i) и отношение высоты моллюска к его длине (H_i).

Распределение моллюсков в пространстве двух канонических переменных показало, что 1-я каноническая переменная позволяет разграничить особей из придунайского района от других (для них характерно большие значения этой переменной). В свою очередь моллюски из Одесского зал. и на шельфе о. Змеиногo различаются по значениям 2-й канонической переменной (рис. 3).



3. Результаты дискриминантного анализа морфометрических параметров раковины *A. inaequalvis*.

Последовательное сокращение наименее значимых переменных, которые вносят минимальный вклад в идентификацию моллюсков, незначительно ухудшает качество разделения (96—98%), а при наборе из комбинации четырех наиболее значимых показателей (L_i , f_i , H_i и B_i) уровень идентификации остается на уровне 100% ($\lambda = 0,01815$; $F = 326,72$; $df 1 = 8$; $df 2 = 3$; $p < 10^{-4}$).

Заключение

Выявлена индивидуальная морфологическая изменчивость *A. inaequalvis* в изучаемых районах Черного моря. Результаты работы свидетельствуют о том, что раковины моллюсков из разных районов Черного моря достаточно четко отличаются по комплексу морфометрических признаков. Наибольший вклад в морфологические различия моллюсков вносит расстояние от края мантии до края створки (f_i), отношение длины моллюска к длине от переднего края раковины до верхушки (L_i), отношение толщины моллюска к его длине (B_i) и отношение высоты моллюска к его длине (H_i). Получены достоверные оценки различий морфологических характеристик раковины моллюска *A. inaequalvis* из трех исследованных биотопов.

Анализ изменчивости морфометрических характеристик раковины двустворчатого моллюска *A. inaequalvis* подтвердил эврибионтность и высокую экологическую пластичность вида. Его можно отнести к эвритопным видам, обитающим на мягких илисто-песчаных и песчано-илистых грунтах.

**

Методом дискримінантного аналізу проведено дослідження морфологічної мінливості вселення, двостулкового моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789), в трьох біотопах Чорного моря (Одеський затоці, прибережній частині о. Зміїний та авандельти Дунаю). Встановлено достовірні відмінності морфометричних пара-

метрів раковини молюска. Виявлені коефіцієнти функцій дозволяють ідентифікувати молюсків за набором морфометричних характеристик з точністю класифікації 100%.

**

*The method of discriminant analysis study of morphological variability of the invader, the bivalve *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789), in three habitats of the Black Sea (Odessa Bay, coastal part of the island Zmeinuy and avandelty Danube. Found significant differences in morphometric parameters of the clamshell. The identified coefficients of the functions allow us to identify shellfish recruitment morphometric parameters with an accuracy of the classification of 100%.*

**

1. Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalvis* (BIVALVIA, ARCIDAE) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. — 2006. — Т. 40, № 6. — С. 505—511.
2. Дзевежин И.И., Лашкова Е.И. Возможности и ограничения некоторых алгоритмов дискриминантного анализа в идентификации близких видов на примере лесных мышей *SYLVAEMUS* (RODENTIA, MURIDAE) // Там же. — 2006. — Т. 40, № 1. — С. 63—69.
3. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. — Л.: Наука, 1981. — 480 с.
4. Финогенова Н.Л. Влияние среды обитания на морфо-функциональные характеристики двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* // Экологические проблемы Черного моря: Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф., 30—31 окт., Одесса. — 2008. — С. 309—311.
5. Финогенова Н.Л. Просторово-часова мінливість мас-розмірних характеристик двостулкового моллюска *Anadara inaequalvis* Чорного і Азовського морів // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. — 2010. — № 3 (44). — С. 296—299.
6. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 396 с.
7. Яблоков А.В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии // морфологические аспекты эволюции. К 90-летию со дня рождения Б. С. Матвеева. МОПИ. Секция зоологии. — М.: Наука, 1980. — С. 65—73.
8. Jolicoeur P. Multivariate geographic in the wolf *Canis lupus* L. // Evolution. — 1959. — Vol. 13, N 3. — P. 283—299.
9. McDonald J.H., Seed R., Koehn R.K. Allozymes and morfometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres // Mar. Biol. — 1991. V. 111. — P. 323—333.

¹ Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины

² Одесский государственный университет

Поступила 15.08.12