

УДК 574.24:594.(262.5)

Н. Л. Финогенова

**АНАЛИЗ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ
ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA
INAEQUALVIS* (BIVALVIA, ARCIDAE) ЧЕРНОГО
МОРЯ ПО ПОКАЗАТЕЛЮ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ
АСИММЕТРИИ СТОРОК**

Апробирована методика оценки стабильности индивидуального развития двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789) Черного моря с помощью анализа уровня флуктуирующей асимметрии створок. Выявлено различие по уровню флуктуирующей асимметрии створок между выборками моллюсков из разных районов. Показана информативность показателя флуктуирующей асимметрии и перспективность его использования в экологических исследованиях.

Ключевые слова: *Anadara inaequalvis*, стабильность индивидуального развития, флуктуирующая асимметрия, дисперсионный анализ, Чёрное море.

Определение оптимальных условий индивидуального развития является одной из важных задач, представляющих интерес как с позиций биологии развития, так и с экологической точки зрения. По мнению В. М. Захарова [1], интерес и важность оценки оптимальности условий по стабильности развития в природных популяциях определяются следующими моментами. Во-первых, оптимальные в этом отношении условия сходны для многих популяций вида. Во-вторых, диапазон оптимальных условий оказывается значительно уже, чем тот, при котором вид существует в природе. В-третьих, те фенотипические особенности, которые являются следствием нарушения стабильности развития, появляются в первом же поколении при неоптимальных условиях и исчезают при оптимальных условиях. В-четвертых, фенотипическое выражение некоторого нарушения стабильности развития находится в пределах определенного люфта, допускаемого естественным отбором, и не оказывает ощутимого влияния на жизнеспособность [1].

Состояние прибрежных донных сообществ зависит от комплекса естественных и антропогенных факторов. Стандартные гидробиологические показатели популяций (биомасса и численность) отражают биоценологические характеристики поселений, а физиологическое состояние особей можно оценить по значению показателя флуктуирующей асимметрии (FA), то есть слу-

© Н. Л. Финогенова, 2014

чайных отклонений от идеальной симметрии выбранного исследователем признака.

В последние годы показатель *FA* широко используется в качестве индикатора генетического и экологического стресса на популяционном уровне и для оценки воздействия условий окружающей среды на развитие и состояние популяций или отдельных организмов [4, 5, 8, 10, 12, 13, 19]. Высокий уровень *FA* в популяции является признаком неоптимальных условий среды и физиологического состояния, и наоборот.

При этом появляется возможность для выявления незначительных обратимых изменений в состоянии популяций, которые могут еще не сказываться на жизнеспособности особей. Это связано с тем, что те морфологические изменения, которые используются для диагностики нарушения стабильности развития, находятся в пределах определенного люфта, допускаемого естественным отбором, анализ которого также может представлять интерес с эволюционной точки зрения [1].

Флуктуирующая асимметрия описана у различных групп гидробионтов и отмечается даже в тех случаях, когда в проявлении признака имеет место направленная асимметрия или антисимметрия [1, 3].

Основной целью настоящего исследования была оценка состояния поселений двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* Черного моря в районах с разным уровнем антропогенного влияния, на основании анализа асимметрии массы створок как индикатора стабильности индивидуального развития.

Материал и методика исследований. Для исследования использовали выборки моллюсков из нескольких районов Черного моря: 1—3 — Одесский регион; 4 — прибрежная часть о. Змеиный (2010 г., грунт — ракуша, мидийные щетки, глубина 15 м, 30 экз.); 5 — авандельта Дуная (2008 г., грунт — серый ил, ракуша, глубина 21—24 м, 30 экз.); 6 — морская сторона Будакской косы (2012 г., грунт илисто-песчаный, свежие береговые выбросы, 54 экз.)

В Одесском регионе пробы моллюсков были взяты из трех поселений, отличающихся типом грунта и степенью антропогенного загрязнения: 1 — район пляжа «Молодая Гвардия» (2011 г., грунт — илистый песок, глубина 7—10 м, 60 экз.); 2 — район м. Малый Фонтан (2009—2010 г., грунт — илистый песок, глубина 12—15 м, 26 экз.); 3 — район сброса сточных вод станции биологической очистки СБО «Северная» (2009 г., грунт — ил, глубина 8—9 м, 43 экз.).

Раковина *A. inaequalis* неравносторонняя (левая створка несколько больше и частично охватывает правую) и очень изменчива по форме, высоте и толщине. Для анализа использовали значения массы левой и правой створок моллюска, взвешенных с точностью до 0,5 мг.

Флуктуирующая асимметрия FA билатерально-симметричных животных может быть выражена как дисперсия величины d_i , характеризующей отклонение значений учитываемых признаков отдельных особей от симметрии:

$$d_i = l_i - r_i$$

где l_i, r_i — значения признака слева и справа.

Если среднее значение $d_i = 0$, то правая и левая стороны симметричны. В случае, когда среднее значение $d_i \neq 0$ — появляется направленная асимметрия (DA), которая является результатом флуктуирующей (FA) и направленной асимметрии (DA) [6, 7]:

$$d_i = d_{iFA} + d_{iDA} = W_{li} - W_{ri} \quad (1)$$

где W_{li}, W_{ri} — масса левой и правой створок.

В работе в качестве признака была использована масса створок моллюска. Если принять, что масса левой створки (W_l) является независимой переменной, то зависимость между левой и правой створками описывается уравнением линейной регрессии:

$$W_{ri} = a + bW_{li}$$

где W_{ri} — теоретически рассчитанная масса правой створки.

Когда $a = 0$, а $b = 1$, направленная асимметрия (DA) отсутствует. Если $a \neq 0$, а $b = 1$, направленная асимметрия (DA) присутствует и различие между створками определяется постоянной величиной [10].

Если направленная асимметрия (DA) обозначает разницу между наблюдаемой массой левой створки и теоретически рассчитанной массой правой створки (W_{ri}), то

$$d_{iDA} = W_{li} - W_{ri}$$

решая уравнение (1) находим значение индивидуальной флуктуирующей асимметрии (d_{iFA}):

$$d_{iFA} = W_{ri} - W_{ri}$$

Достоверность отличия коэффициента b от 1 в соотношениях оценивали по соотношению: $Z = \frac{b-1}{SE}$ — для размерных зависимостей. Значения в интервале $1,96 < Z < 1,96$ соответствуют изометрии [9].

Проведен статистический анализ различий массы правой и левой створок, и выявлено распределение различия массы правой и левой створок, нормированных на среднюю массу створок:

$$D = \frac{W_l - W_r}{(W_l + W_r) / 2}.$$

Для выявления флуктуирующей асимметрии (*FA*) использовали дисперсионный анализ. Значение флуктуирующей асимметрии (*FA*) для моллюсков разных поселений оценивали по значению остаточной дисперсии значений индивидуальной флуктуирующей асимметрии (d_{iFA}), нормированной на теоретически рассчитанную массу правой створки (W_{Ri}) [10]

$$FA = Var \frac{d_{iFA}}{W_{Ri}}.$$

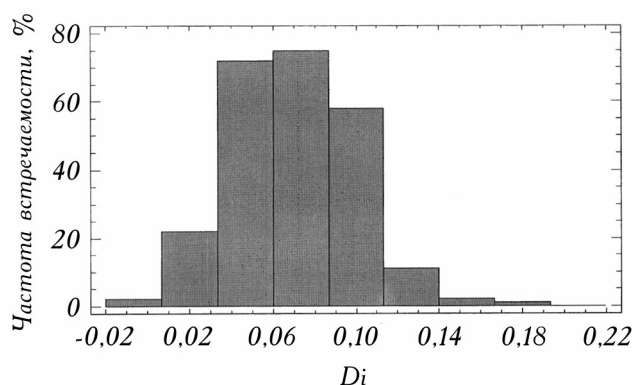
Результаты исследований и их обсуждение

Двустворчатый моллюск *A. inaequalvis*, по определению, является неравностворчатым моллюском. Разность между массой левой и правой створок не равна нулю, а это указывает на проявление направленной асимметрии. Анализ различия массы правой и левой створок показал, что распределение различий массы правой и левой створок, нормированных на среднюю массу створок, соответствует нормальному (рисунок).

Среднее значение D_i не равно нулю ($n = 243$), наблюдается небольшая асимметрия ($As = 0,301$) и эксцесс ($Es = 0,259$). Таким образом, у моллюсков *A. inaequalvis* наблюдается наличие небольшой направленной асимметрии (*DA*). Однако статистически значимое различие между массой правой и левой створок у *A. inaequalvis* обнаружено не было (табл. 1), что свидетельствует о флуктуирующем характере асимметрии различий массы створок.

При сравнении значений коэффициентов регрессии выявлены статистически достоверные различия для b ($F = 2,83$, $p = 0,0169$) и для a ($F = 8,26$, $p = 0,0000$) между исследуемыми районами. Поэтому в настоящем исследовании уровень направленной симметрии *DA* оценивается по значению коэффициента регрессии, который рассчитывался для каждого района отдельно (табл. 2).

Уровень *DA* оценивали по величине значения коэффициента регрессии (b). Так как значения b в пяти изучаемых районах достоверно отличались от 1, следует признать наличие направленной симметрии у *A. inaequalvis*. Поэтому значение флуктуиру-



Частота распределения различий массы правой и левой створок (D_i) двустворчатого моллюска *A. inaequalvis*.

1. Показатели сходства значений массы левой и правой створок двустворчатого моллюска *A. inaequalvis* Черного моря

Районы отбора проб	t	P_t	F	P_F
Обобщенные данные	-1,465	0,144	0,879	0,379
Район пляжа «Молодая Гвардия»	-1,094	0,276	0,874	0,606
Район м. Малый Фонтан	-0,951	0,346	0,956	0,912
СБО «Северная»	-0,701	0,485	0,926	0,803
Прибрежная часть о. Змеиный	-0,922	0,360	0,929	0,843
Авандельта Дуная	-1,205	0,233	0,947	0,885
Морская сторона Будацкой косы	-0,636	0,526	0,964	0,894

Примечание. t — коэффициент Стьюдента; F — коэффициент Фишера; P — уровни значимости.

2. Характеристики поселений двустворчатого моллюска *A. inaequalvis* Черного моря

Районы отбора проб	a	b	R^2	Z	FA
Район пляжа «Молодая Гвардия»	-0,076 ± 0,011	1,004 ± 0,009	0,99	0,38	0,00067362
Район м. Малый Фонтан	-0,126 ± 0,214	1,052 ± 0,019	0,99	2,72	0,00073965
СБО «Северная»	-0,087 ± 0,007	1,019 ± 0,009	0,99	2,09	0,00071624
Прибрежная часть о. Змеиный	-0,156 ± 0,021	1,053 ± 0,015	0,99	3,59	0,00118283
Авандельта Дуная	-0,082 ± 0,006	1,042 ± 0,014	0,99	2,89	0,00061016
Морская сторона Будацкой косы	-0,107 ± 0,007	1,047 ± 0,007	0,99	6,94	0,00054372

Примечание. a , b — значения коэффициентов уравнения регрессии; R^2 — коэффициент детерминации; Z — величина, характеризующая отклонение коэффициента b от 1; FA — величина дисперсии асимметрии массы левой и правой створок.

ющей асимметрии оценивали по значению остаточной дисперсии соотношения теоретически рассчитанной массы правой створки к эмпирической массе. Зависимость FA от длины и от возраста моллюска не выявлена ($F = 0,88$, $p = 0,734$).

Однофакторным дисперсионным анализом ($F = 0,23$, $p = 0,9508$) были выявлены достоверные различия остаточной дисперсии соотношений массы левой и правой створок у моллюсков *A. inaequalvis* для рассматриваемых нами районов (критерий Кокрена — 0,264839 ($p = 0,0288297$), критерий Бартлетта — 1,02849 ($p = 0,25336$), критерий Левене — 1,24204 ($p = 0,290139$), тест Хартли — 2,17543).

Минимальные значения FA наблюдались в районе авандельты Дуная и морской части Будаковской косы, в Одесском регионе значения между районами исследования практически не различались. Самым неблагоприятным районом, судя по значениям FA , для анадары оказался прибрежный район о. Змеиный, здесь значение FA наиболее высокое и превышает значение этого показателя из района морской стороны Будаковской косы почти вдвое (см. табл. 2).

Сотрудники Одесского филиала ИнБЮМ и Одесского центра ЮгНИРО в ходе проводимых в 2004 и 2005 гг. исследований в прибрежной зоне о. Змеиный установили, что в пределах биотопа мидийной щетки (глубина 13—23 м, ракушевый грунт, площадь около 20 га) достаточно регулярно наблюдаются заморные явления. Учеными Морского гидрофизического института (г. Севастополь) была разработана математическая модель явления гипоксии у о. Змеиный. Результаты данных расчетов показали, что основной причиной, вызывающей гипоксию у о. Змеиный, является совпадение времени существования «запирающего» слоя, который препятствует вертикальному водообмену, с сезонным максимумом потока органического вещества на дно [2].

Заключение

Полученные нами значения показателя флуктуирующей асимметрии (FA) раковины двустворчатого моллюска *A. inaequalvis* статистически достоверно различны для разных районов.

Наиболее высокие значения показателя флуктуирующей асимметрии (FA) в районе о. Змеиный. Это можно объяснить усилившимся в последнее время антропогенным прессом в этом районе и специфическими гидрологическими условиями (частое волновое воздействие, а также изменения солености и температуры воды).

У моллюсков из наиболее «чистого» района (морская сторона Будаковской косы) значения показателя флуктуирующей асимметрии оказались минимальными. Следовательно, показатель FA можно использовать при анализе степени стабильности физиологического развития организма и как характеристику экологического состояния региона.

**

*Апробовано методику оцінки стабільності індивідуального розвитку двостулкового моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789) Чорного моря за допомогою аналізу рівня флуктуруючої асиметрії стулок. Виявлено відмінність рівня флуктуруючої асиметрії стулок між вибірками, що може бути пов'язано з відмінностями середовища проживання. Показана інформативність показника флуктуруючої асиметрії і перспективність його використання в екологічних дослідженнях.*

**

*A method of evaluation of the stability of individual growth of bivalve *Anadara inaequalvis* (Bruguière, 1789) in the Black Sea has been tested. The level of fluctuating asymmet-*

ry of shells is analyzed. It is shown the distinctions of level of fluctuating asymmetry of shell valves between samples, which may be due to the difference in the environment. An informativeness of indicator of fluctuating asymmetry and prospects of its use in the environmental studies was shown.

**

1. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М. Наука, 1987. — 216 с.
2. Позаченюк Е.А., Пенно М.В. Современные ландшафты острова Змеиный // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия: География. — 2009 г. — Т. 22 (61) — № 2. — С. 3—13.
3. Шагрин Н.В., Миронов С.С., Веремеева Е.В. Флуктуирующая асимметрия двустворчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. — 2005. — Вып. 68. — С. 93—98.
4. Alados C.L., Escos J., Emlen J.M. Developmental instability as an indicator of environmental stress in the Pacific hake (*Merluccius productus*) // Fish Bull. — 1993. — Vol. 91, N 4. — P. 587—593.
5. Garmew J.G., Hammond S., Mercantini A. et al. Morphological variability of geographically distinct populations of the estuarine copepod *Acartia tonsa* // Ecology and morphology of Copepods / Ed. by F.D. Ferrari, B.P. Bradley. — Dordrecht: Kluw. acad. publ., 1994. — P. 149—156.
6. Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C. et al. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // Biol. J. Linnean Soc. — 1998. — Vol. 64, N 1. — P. 1—16.
7. Graham J.H., Freeman D.C., Emlen J.M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // Genetica. — 1993. — Vol. 89, N 1. — P. 121—137.
8. Graham J.H., Freeman D.C., Emlen J.M. Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress // Environmental toxicology and risk assessment, ASTM STP 1179 / Ed. by W.G. Landis, J.S. Hughes, M.A. Lewis. — Philadelphia: Amer. society for testing and materials, 1993. — P. 136—158.
9. Hayami I., Matsukuma A. Variation of bivariate characters from the standpoint of allometry // Paleontology. — 1970. — Vol. 13, N 4. — P. 588—605.
10. Khalaman V.V. Testing the hypothesis of tolerance strategies in *Hiatella arctica* L. (Mollusca: Bivalvia) // Helgoland Mar. Res. — 2005. — Vol. 59, N 3. — P. 187—195.
11. Leary R.F., Allendorf F.W. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implication for conservation biology // Trends. Ecol. Evol. — 1989. — Vol. 4, N 7. — P. 214—217.
12. Moller A.P. Developmental stability and fitness: a review // Amer. Nat. — 1997. — Vol. 149, N 5. — P. 916—932.
13. Moller A.P., Sanotra G.S., Vestergaard K.S. Developmental stability in relation to population-density and breed of chickens *Gallus gallus* // Poult. Sci. — 1995. — Vol. 74, N 11. — P. 1761—1771.

14. *Palmer A.R.* Waltzing with asymmetry. Is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step // *Bioscience*. — 1996. — Vol. 46, N 7. — P. 518—531.
15. *Palmer A.R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry and developmental stability: heritability of observable variation vs. heritability of inferred cause // *J. Evol. Biol.* — 1997. — Vol. 10, N 1. — P. 39—49.
16. *Palmer A.R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry as a measure of development stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zool. Fennica*. — 1992. — Vol. 191. — P. 137—144.
17. *Shadrin N.V., Machkevsky V.K., Lezhnev I.V.* Quantified phenotypic responses of mussels to eutrophication // *Quantified phenotypic responses in morphology and physiology* / Ed. by J.C. Aldrich. — Ashford: JAPAGA, 1993. — P. 259—270.
18. *Shadrin N.V., Popova E.V.* Variability of *Acartia clausi* in the Black Sea // *Ecology and morphology of Copepods* / Ed. by F.D. Ferrari, B.P. Bradley. — Dordrecht: Kluw. acad. publ., 1994. — P. 179—184.
19. *Vollestad L.A., Hindar K.* Developmental stability and environmental stress in *Salmo salar* (Atlantic salmon) // *Heredity*. — 1997. — Vol. 78, N 2. — P. 215—222.

Одесский филиал Института биологии
южных морей НАН Украины

Поступила 18.01.13