

УДК 575.2. 133(262.5.54)

Н. Л. Финогенова

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA  
KAGOSHIMENSIS* (BIVALVIA, ARCIDAE)  
АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА**

Проведено исследование фенотипической изменчивости двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Обнаружены достоверные различия морфометрических индексов раковины моллюска из различных районов западного, северо-западного, северо-восточного шельфа Черного моря, Азовского моря и Керченского пролива. Получены оценки влияния глубины обитания, характера донных осадков и солёности на форму раковины моллюска.

**Ключевые слова:** фенотипическая изменчивость, *Anadara kagoshimensis*, морфометрический индекс раковины, Черное море, Азовское море, Керченский пролив.

Фенотипическая пластичность — способность организма сохранять свои жизненные функции в изменяющихся условиях внешней среды, то есть приспосабливаться к ним без изменений генотипа, но с постепенным изменением фенотипических признаков [2]. В вариабельности признака отражается интегрированный вклад всех раздельно и совместно действующих факторов наследственности и окружающей среды. Изменчивость признака измеряется через стандартное отклонение и коэффициент изменчивости [5].

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), недавний вселенец, в настоящее время обитает в Черном и Азовском море на различных грунтах и глубинах до 30 м. Конхологическая изменчивость затрудняла определение истинной видовой принадлежности моллюска [11, 7]. Различными авторами он указывался как *Cunearca cornea* (Reeve, 1844), *Scapharca inaequalis* (Bruguiere, 1789), *Anadara cornea* (Reeve, 1844), *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789). Однако генетические исследования подтвердили, что черноморские моллюски р. *Anadara* относятся к *A. kagoshimensis* [12, 14].

Темпы расселения этого вида (первая ювенильная особь была зафиксирована в 1968 г.) свидетельствуют о высокой эврибионтности *A. kagoshimensis* [1, 4, 8, 9]. Размножение *A. kagoshimensis* типично для двустворчатых моллюсков — со стадией планктонной личинки и последующим оседанием молоди на донный субстрат. Скорость оседания личинок анадары во

многим зависит от гидрологических условий в разные годы (температурного режима, сгонно-нагонных процессов, вертикальной перемешиваемости вод) [3]. Оседания личинок в местах обитания взрослых особей почти не происходит [9, 10]. Негативная корреляция между численностью осевшей молодежи и численностью взрослых моллюсков на исследуемой площади дна была показана и для моллюсков Адриатического моря [13].

Кроме хорошо изученного процесса расселения личинок в акватории обитания, нами был зафиксирован еще один путь расселения молодежи моллюска — «вторичное» расселение. В районе пляжа Лузановка в июле 2011 г. нами наблюдался дрейф моллюсков в акватории Одесского региона (северная акватория Одесского залива — пляж «Лузановка» и центральная акватория Одесского залива — пляж биостанции Одесского университета). Дрейф — (от англ. drift — пассивный снос течением) в современной гидробиологии обозначают как совокупность организмов, дрейфующих по воле течения, синонимом такого понимания является старый термин «бентосток». Моллюски анадары дрейфовали в поверхностных слоях воды с прикрепленными на них водорослями энтероморфы (*Enteromorpha* sp. — зеленые водоросли, поселяющиеся на твердых субстратах: камнях, раковинах моллюсков, иногда на карапаксах крабов). Энтероморфа имеет трубчатый таллом, при достаточно высокой температуре воды (более 20°C) его внутренняя полость заполняется выделяемым кислородом.

Так в процессе онтогенеза молодежь анадары оседает на разной удаленности от места вымета, нередко в районах с условиями, отличающимися от места обитания их «родителей», и уже в процессе роста формируется габитус моллюска. При визуальном осмотре раковины *A. kagoshimensis* из разных районов часто отличаются по форме раковины — вытянутые или квадратные, округлые или более плоские.

В связи с этим целью настоящей работы было изучение фенотипической изменчивости раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* разнотипных биотопов Черного и Азовского морей и оценка степени влияния типа грунта и глубины на формирование его раковины.

**Материал и методика исследований.** Материалом для данной работы послужили раковины поселений двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* из разных районов Черного и Азовского морей (рис. 1).

Бентосные пробы моллюсков отбирали в экспедиционных рейсах в период с 1989 по 2010 г. с глубины от 7 до 25 м. Тип грунта определяли визуально на основе доминирования составляющих донных осадков. Значения среднегодовой солености водных масс в изучаемых районах менялась от 12 до 18‰.

Для всех моллюсков были измерены длина, высота и толщина раковины с точностью до 0,1 мм и рассчитаны значения морфометрических индексов — отношение высоты к длине ( $H/L$ ) и отношение толщины к длине ( $B/L$ ).



1. Районы отбора проб: 1 — Одесский регион; 2 — Жебриянская бухта; 3 — западная часть Черного моря; 4 — кавказский шельф; 5 — Азовское море и Керченский пролив.

Для оценки степени влияния качества грунта, глубины и солености на изменчивость формы раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* Черного моря использовали метод дисперсионного анализа.

Показатель силы влияния ( $\eta^2$ ) факторного признака на результат определяется долей межгрупповой вариации в общем варьировании результативного признака и показывает, какую долю занимает влияние изучаемого фактора среди всех других факторов [5]. Оценку силы влияния фактора ( $\eta^2$ ) рассчитывали как отношение факториальной девиаты ( $D_{\text{факт.}}$ ) к суммарной ( $D_{\text{общ.}}$ ):

$$\eta^2 = \frac{D_{\text{факт.}}}{D_{\text{общ.}}} \cdot 100\%.$$

### Результаты исследований и их обсуждение

Применение параметрического дисперсионного анализа предполагает выполнение обязательных условий в отношении данных. В каждой из сравниваемых групп значения анализируемого признака должны иметь нормальное распределение, групповые дисперсии — быть однородными (то есть между ними нет статистически значимой разницы) и сравниваемые выборки должны быть независимыми.

Анализ вариационных рядов морфометрических индексов раковин двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* показал, что все выборки были нормально распределены (табл. 1, 2).

Значения коэффициента вариации ( $CV$ ) во всех случаях оказалось  $< 10$ , что указывает на однородность вариационных рядов и отсутствие сильной

**1. Статистические вариационные показатели значений отношения высоты раковины двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* к длине ( $H/L$ ) в зависимости от типа грунта**

| Типы грунта                           | Индекс Шапиро — Уилка, $W$ | $p$    | $H/L$            |                    |                 | $CV, \%$ |
|---------------------------------------|----------------------------|--------|------------------|--------------------|-----------------|----------|
|                                       |                            |        | среднее значение | стандартная ошибка | дисперсия $s^2$ |          |
| Одесский регион (1)                   |                            |        |                  |                    |                 |          |
| ПР                                    | 0,9577                     | 0,3668 | 0,8270           | 0,0047             | 0,0006          | 2,89     |
| П                                     | 0,9765                     | 0,6112 | 0,7988           | 0,0048             | 0,0011          | 4,18     |
| И                                     | 0,9564                     | 0,1621 | 0,8308           | 0,0070             | 0,0021          | 5,49     |
| Жебриянская бухта (2)                 |                            |        |                  |                    |                 |          |
| И                                     | 0,9732                     | 0,4559 | 0,8173           | 0,0044             | 0,0010          | 3,97     |
| ИП                                    | 0,9700                     | 0,7171 | 0,7913           | 0,0062             | 0,0008          | 3,59     |
| ПИ                                    | 0,9837                     | 0,9701 | 0,8627           | 0,0081             | 0,0011          | 3,87     |
| Западная часть Черного моря (3)       |                            |        |                  |                    |                 |          |
| Г                                     | 0,9675                     | 0,3242 | 0,8118           | 0,0046             | 0,0010          | 3,91     |
| ИП                                    | 0,9334                     | 0,1090 | 0,8296           | 0,0063             | 0,0009          | 3,78     |
| ПРД                                   | 0,9689                     | 0,4516 | 0,7969           | 0,3652             | 0,0015          | 4,89     |
| РП                                    | 0,9470                     | 0,1869 | 0,8851           | 0,0072             | 0,0016          | 4,47     |
| Кавказский шельф (4)                  |                            |        |                  |                    |                 |          |
| ПП                                    | 0,9752                     | 0,8846 | 0,8335           | 0,0066             | 0,0007          | 3,17     |
| П                                     | 0,9639                     | 0,5107 | 0,817            | 0,0066             | 0,0011          | 4,01     |
| ПР                                    | 0,9804                     | 0,8148 | 0,8475           | 0,0053             | 0,0010          | 3,80     |
| ПИР                                   | 0,9733                     | 0,9220 | 0,8390           | 0,0184             | 0,0024          | 5,79     |
| Азовское море и Керченский пролив (5) |                            |        |                  |                    |                 |          |
| И                                     | 0,9851                     | 0,9677 | 0,8099           | 0,0054             | 0,0002          | 1,64     |
| ИП                                    | 0,9519                     | 0,7318 | 0,8704           | 0,0145             | 0,0017          | 4,71     |
| ПИП                                   | 0,9603                     | 0,7325 | 0,8016           | 0,0087             | 0,0009          | 3,78     |

Примечание. Здесь и в табл.2: И — ил; ИП — ил с песком; ПИП — пелитовый ил с песком; П — песок; ПП — плотный песок; ПР — песок с ракушей; ПИ — песок с илом; ПИР — песок с примесью ила и ракуши; РП — ракуша с песком; ПРД — песок с примесью детрита и ракуши; Г — глина.

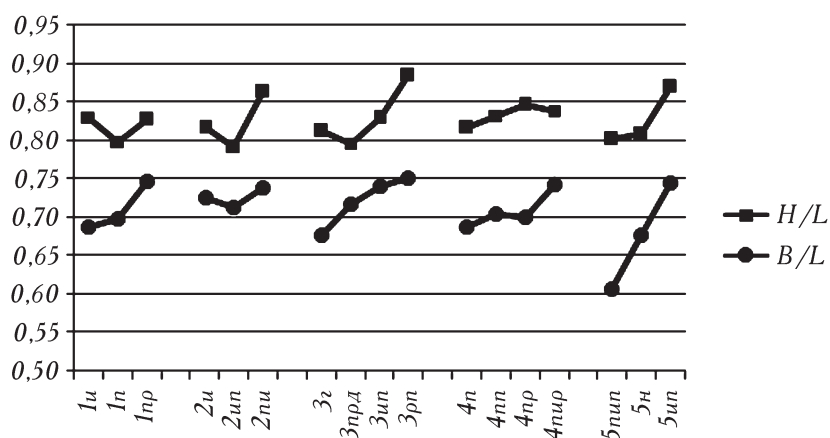
морфологической изменчивости морфометрических индексов раковин *A. kagoshimensis* внутри поселений.

У *A. kagoshimensis* в исследуемых районах средние значения морфометрических индексов раковины варьируют для отношения высоты к длине ( $H/L$ ) от 0,7913 до 0,8851, а для отношения толщины к длине ( $B/L$ ) — от 0,6079

**2. Статистические вариационные показатели значений отношения толщины раковины двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* к длине ( $B/L$ ) в зависимости от типа грунта**

| Типы грунта                           | Индекс Шапиро — Уилка, $W$ | $p$    | $B/L$            |                    |                 | $CV, \%$ |
|---------------------------------------|----------------------------|--------|------------------|--------------------|-----------------|----------|
|                                       |                            |        | среднее значение | стандартная ошибка | дисперсия $s^2$ |          |
| Одесский регион (1)                   |                            |        |                  |                    |                 |          |
| ПР                                    | 0,9715                     | 0,6744 | 0,7485           | 0,0071             | 0,0013          | 4,81     |
| П                                     | 0,9592                     | 0,1580 | 0,6999           | 0,0041             | 0,0008          | 4,03     |
| И                                     | 0,9628                     | 0,2607 | 0,6886           | 0,0059             | 0,0015          | 5,71     |
| Жебриянская бухта (2)                 |                            |        |                  |                    |                 |          |
| И                                     | 0,9891                     | 0,9674 | 0,7263           | 0,0049             | 0,0013          | 4,91     |
| ИП                                    | 0,9609                     | 0,5234 | 0,7135           | 0,0069             | 0,0009          | 4,42     |
| ПИ                                    | 0,9371                     | 0,4661 | 0,7378           | 0,0111             | 0,0012          | 4,77     |
| Западная часть Черного моря (3)       |                            |        |                  |                    |                 |          |
| Г                                     | 0,9751                     | 0,5631 | 0,6777           | 0,0051             | 0,0012          | 5,23     |
| ИП                                    | 0,9805                     | 0,8886 | 0,7402           | 0,0066             | 0,0011          | 4,48     |
| ПРД                                   | 0,9467                     | 0,1015 | 0,7184           | 0,0063             | 0,0015          | 5,48     |
| РП                                    | 0,9815                     | 0,8800 | 0,7513           | 0,0074             | 0,0016          | 5,40     |
| Кавказский шельф (4)                  |                            |        |                  |                    |                 |          |
| ПП                                    | 0,9351                     | 0,2918 | 0,7053           | 0,0104             | 0,0017          | 5,89     |
| П                                     | 0,9679                     | 0,6029 | 0,6881           | 0,0050             | 0,0006          | 3,65     |
| ПР                                    | 0,9661                     | 0,3965 | 0,7008           | 0,0065             | 0,0016          | 5,63     |
| ПИР                                   | 0,8298                     | 0,0807 | 0,7420           | 0,1731             | 0,0021          | 6,17     |
| Азовское море и Керченский пролив (5) |                            |        |                  |                    |                 |          |
| И                                     | 0,9044                     | 0,3732 | 0,6780           | 0,0208             | 0,0030          | 8,13     |
| ИП                                    | 0,9121                     | 0,3738 | 0,7462           | 0,0120             | 0,0012          | 4,56     |
| ПИП                                   | 0,9034                     | 0,1676 | 0,6079           | 0,0101             | 0,0012          | 5,75     |

до 0,7513. В процессе онтогенеза у моллюсков в каждом поселении формируются пропорции раковины, адаптированные к определенному типу донных осадков и оптимальные для каждого биотопа. Известно, что адаптации к определенным условиям среды обеспечивают выживаемость вида. Например, на мягких грунтах, обладающих меньшей опорностью, у организмов образуются адаптации, предупреждающие погружение в грунт, — снижение удельного веса организмов, «айсберговая адаптация» (погружение части тела до более плотного слоя грунта), «лыжная адаптация» (уплощение тела) [15].



2. Значения морфометрических индексов раковины двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* Азово-Черноморского бассейна. Обозначения как в таблице 1.

Для *A. kagoshimensis* отмечается тенденция постепенного увеличения значений морфометрических индексов раковины при переходе от обитания на мягких и жидких грунтах к более твердым и плотным ракушечно-песчаным грунтам (рис. 2).

Так, наиболее уплощенные раковины образуются на песчано-пелитовых илах в Азовском море и на глине в Черном море (шельф в районе г. Сулина), а наиболее выпуклые — на ракушечно-песчаных грунтах у моллюсков, собранных на шельфе о. Змеиный. На илистых грунтах Одесского региона, Жебриянской бухты и Азовского моря форма раковин анадары средневыпуклая и визуально малоразличима, а небольшую разницу значений морфометрических индексов можно объяснить разной плотностью илов в этих районах.

Проверка дисперсий на однородность в *Statgraphics* осуществляется одновременно по четырем тестам. Так как в нашем исследовании анализируемые выборки моллюсков разноразмерны, то при сравнении плюсов и минусов критериев, с учетом того, что они являются взаимодополняющими [6], указаны значения всех критериев. Во всех случаях получены достоверные оценки равенства дисперсий морфометрических индексов раковины *A. kagoshimensis* между всеми исследуемыми районами (табл. 3).

Многофакторный дисперсионный анализ (в качестве ковариансы использованы «глубина» обитания моллюсков и «соленость водных масс»), показал достоверное влияние типа донных осадков ( $F = 16,38; p = 0,000$ ) на значение отношения высоты раковины к ее длине ( $H/L$ ).

Выявлено также достоверное влияние на значение отношения толщины раковины к ее длине ( $B/L$ ) следующих факторов — «тип грунта» ( $F = 12,15; p = 0,0000$ ) и «соленость водных масс» ( $F = 4,59; p = 0,0329$ ).

### 3. Критерии согласия однородности выборочных дисперсий значений морфометрических индексов раковины двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* Азово-Черноморского бассейна

| Критерии   |          |           |          |          |          |                  |
|------------|----------|-----------|----------|----------|----------|------------------|
| Кохрена    |          | Бартлетта |          | Левене   |          | Хартли           |
| <i>G</i>   | <i>p</i> | <i>M</i>  | <i>p</i> | <i>L</i> | <i>p</i> | ( <i>F-max</i> ) |
| <i>H/L</i> |          |           |          |          |          |                  |
| 0,1086     | 0,2192   | 1,0459    | 0,4355   | 1,1006   | 0,3526   | 15,25            |
| <i>B/L</i> |          |           |          |          |          |                  |
| 0,1169     | 0,0906   | 1,0442    | 0,4736   | 0,9950   | 0,4615   | 37,74            |

Не выявлено достоверного влияния глубины обитания ( $F = 0,76$ ;  $p = 0,3828$ ) и солености ( $F = 3,00$ ;  $p = 0,0840$ ) на формирование отношения высоты раковины *A. kagoshimensis* к ее длине ( $H/L$ ). Также не выявлено достоверного влияния глубины обитания ( $F = 0,01$ ;  $p = 0,9355$ ) на значение отношения толщины раковины к ее длине ( $B/L$ ).

На основе полученных результатов определяли силу влияния рассматриваемых в исследовании факторов среды на формирование морфологических особенностей раковины *A. kagoshimensis*. Выявлено, что фактор «тип грунта» оказывает наибольшее влияние на формирование раковины моллюска. Значение  $\eta^2$  для индекса  $H/L$  — 39,21%, а для индекса  $B/L$  — 31,50%. Фактор «соленость водных масс» (притом, что получены достоверные значения его для индекса  $B/L$  — на уровне 95% и для индекса  $H/L$  — на уровне 90%) оказывает незначительное влияние — соответственно 0,85 и 0,51%.

Интерпретируя полученные значения по шкале Чеддока, можно полагать, что в условиях Черного и Азовского морей фактор «тип грунта» оказывает умеренное влияние, фактор «соленость водных масс» — слабое влияние на формирование раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*.

#### Заключение

Результаты исследования выявили наличие фенотипической пластичности у двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* Черного и Азовского морей, которая выражается в способности к адаптации к разным комбинациям абиотических факторов среды обитания. Получены оценки влияния глубины обитания, характера донных осадков и солености на форму раковины моллюска.

Выявлено, что на формирование раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* статистически достоверное влияние оказывает тип грунта и соленость водных масс. В условиях Черного и Азовского морей фактор «тип грунта» оказывает умеренное влияние, а фактор «соленость водных масс» — слабое влияние на формирование раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*.

Достоверного влияния глубины обитания на формирование морфометрических особенностей раковины двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* Азово-Черноморского бассейна не выявлено.

\*\*

*Проведено дослідження фенотипічної мінливості двостулкового молюска Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906). Виявлено достовірні відмінності морфометричних індексів черепашки молюска з різних районів західного, північно-західного, північно-східного шельфу Чорного моря, Азовського моря і Керченської протоки. Отримано оцінки впливу глибини мешкання, характеру донних опадів і солоності на форму черепашки молюска.*

\*\*

*Researches of phenotypic variability of the bivalve Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) have been conducted. Significant differences of morphometric indexes clamshell from different parts of the western, north-western, north-eastern shelf of the Black Sea, the Azov Sea and the Kerch Strait have been identified. The estimates of the effect of the depth of habitat, nature of bottom sediment and salinity in the clamshell form have been obtained.*

\*\*

1. Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. — 2006. — Т. 40, № 6. — С. 505—511.
2. Арефьев В.А., Лисовенко Л.А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов. — М.: Изд-во ВНИРО, 1995. — 407 с.
3. Казанкова И.И. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) // Экология моря. — 2002. — Вып. 61.— С. 59—63.
4. Киселева М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа / Многолетние изменения бентоса Черного моря / Отв. ред. В. Е. Заика. — Киев: Наук. думка, 1992. — С. 84—99.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — С. 174—175.
6. Лемешко Б.Ю., Лемешко С.Б., Горбунова А.А. О применении и мощности критериев проверки однородности дисперсий. Ч. I . Параметрические критерии // Измерительная техника. — 2010. — № 3. — С. 10—15.
7. Лутаенко Л. А. К фауне двустворчатых моллюсков подсемейства *Anadarginae* (Arcidae) южной Индии / Бюлл. Дальневост. малакол. об-ва. — 2006. — Вып. 10. — С. 102—121.
8. Финогенова Н. Л. Просторово-часова мінливість мас-розмірних характеристик двостулкового молюска *Anadara inaequivalvis* Чорного і Азовського морів // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія: Біологія. Спец. випуск: Гідроекологія. — 2010. — № 3 (44). — С. 296—299.
9. Финогенова Н.Л., Куракин А.П., Ковтун О.А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 5. — С. 3—11.



10. Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguiere) (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Экология моря. — 2003. — Вып. 64. — С. 72—77.
11. Anistratenko V.V., Anistratenko O.Yu., Khaliman I.A. Conchological variability of *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black-Azov Sea Basin // Vestn. zoologii. — 2014. — Vol. 48, N 5. — P. 457—466.
12. Krapal A.-M., Popa O. P., Levarda A.F. et al. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». — 2014. — Vol. 57, N 1. — P. 9—12.
13. Mistri M., Rossi R., Ceccherelli V.U. Growth and production of the ark shell *Scapharca inaequalvis* (Bruguiere) in a Lagoon of the Po River Delta // Mar. Ecology. — 1988. — Vol. 9, N 1. — P. 35—49.
14. Simakova U.V., Lutaenko K.A., Neretina T.A., Kolyuchkina G.A. The alien bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black Sea region: genetic analysis // The 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference, 28—31 Oct. 2013, Constanta, Romania: Abstracts Book. — 2013. — P. 104—105.
15. Thayer C.W. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata // J. Mar. Res. — 1975. — Vol. 33, N 2. — P. 177—189.

Институт морской биологии  
НАН Украины, Одесса

Поступила 24.10.16