

УДК 591.044:57.017.3:594.329.6

В. А. Топтіков, О. О. Ковтун, Т. Г. Алексєєва,  
В. М. Тоцький

### АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ РАПАНИ РІЗНОГО ВІКУ, СТАТІ ТА РОЗМІРІВ

Метою дослідження було експериментальне визначення залежності адаптивного потенціалу рапани від розмірів, віку і статі. Адаптивні можливості молюсків вивчали за часом виживання в умовах безводного середовища. Проведені дослідження підтвердили зв'язок адаптивних спроможностей статевозрілих особин рапани з їхніми лінійно-масовими розмірами, віком та статтю: більш витривалими були дрібні особини, молодь молюсків більш чутлива до несприятливих умов. В умовах експерименту менша виживаність властива самцям.

**Ключові слова:** *Rapana venosa*, адаптивний потенціал, вік, стать, морфометричні показники.

Одним з видів-вселенців, що істотно порушив біологічну рівновагу екосистеми Чорного моря, є хижий червононогий молюск рапана жилкувата (*Rapana venosa* Valenciennes). Завдяки своїй здатності легко пристосовуватися до самих різних умов, рапана дуже швидко поширилась по всій акваторії Чорного моря і здійснила значний негативний вплив на стан донних біоценозів [3, 17—19]. Особливості, які лежать в основі високої адаптивності рапани, морфологічні та фізіологічні зокрема, досліджені недостатньо. Адаптивне значення розмірно-масових показників м'якого тіла і черепашки різних видів двостулкових та червононогих молюсків відмітили багато дослідників [1, 2, 5, 6, 13, 14, 16]. Враховуючи величезний вплив рапани на функціонування такої ізольованої морської екосистеми, як Чорне море, прогноз подальшого розвитку популяції цього інтродуцента є одним із найважливіших фундаментальних завдань гідробіології, екології та генетики, що і визначає актуальність таких досліджень. І. П. Бондарев [1] на підставі польових спостережень відмітив, що карликова форма рапани демонструє більшу, ніж типова форма, здібність до виживання у теперішній екологічній ситуації. Нами у лабораторних умовах було експериментально встановлено зв'язок морфометричних показників особин *R. venosa* з їхньою стійкістю до екстремальних умов [10]. Було висунуто гіпотезу, що не тільки в разі нестачі кормової бази [5], але й за будь-яких несприятливих умов доквілля генеральною стратегією в еволюційному перетворенні *R. venosa* виступає зменшення розмірів особин. Метою дослідження було експериментальне визначення залежності адаптивних спроможностей рапани від розмірів, віку і статі.

© В. А. Топтіков, О. О. Ковтун, Т. Г. Алексєєва, В. М. Тоцький, 2017

**Матеріал і методика досліджень.** Адаптивний потенціал молюсків встановлювали у гострому експерименті за стійкістю особин до умов безводного середовища [7]. Рівень стійкості визначали часом виживання в екстремальних умовах досліду. Використаний тест на виживання, який призводить до гіпоксії, порушення водно-сольового балансу і голодування, може адекватно віддзеркалювати загальний адаптивний потенціал тварин.

Експеримент здійснювали у двох варіантах, заснованих на двох протилежних принципах формування досліджуваних сукупностей. У першому випадку (початок літа 2013 р.) аналізували групу статевозрілих особин різних розмірно-масових показників, відібраних шляхом випадкового відбору ( $n = 100$ ) — аналіз невивіркованої групи. У другому варіанті (середина літа 2015 р.) статевозрілих молюсків, попередньо відібраних випадковим чином, поділяли за розміром та віком на дві типові групи: великі ( $n = 105$ ) та малі ( $n = 126$ ) особини — аналіз вивіркових груп. Усіх молюсків брали з одного біотопу (кам'яна гряда Одеської затоки в районі Малого Фонтану в 50 м від узбережжя на глибині 5—7 м).

Стан рапани визначали за реакцією м'язів ноги на подразнення і за здатністю утримувати м'яке тіло у черепашці при струшуванні молюска. Огляд молюсків здійснювали раз на добу. На підставі результатів спостережень будували криві смертності. Відлік часу експерименту починали наступного дня після вилову молюсків і поміщення їх у безводне середовище.

У загиблих молюсків визначали розмірно-масові показники. Лінійні розміри вимірювали за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм, масу визначали на електронних вагах з точністю до 0,1 г. Визначали висоту ( $H$ ) і ширину (діаметр) черепашки ( $W$ ), загальну масу з черепашкою ( $M_{\Sigma}$ ), масу черепашки ( $M_p$ ) та сиру масу м'якого тіла ( $M_{MT}$ ). Для вилучення тіла рапани з черепашки молюсків попередньо піддавали глибокому заморожуванню на кілька діб (до  $-28^{\circ}\text{C}$ ), після чого молюсків розморожували і м'яке тіло обережно витягували з черепашки.

За аналізу габітусу рапан визначали такі показники: відношення ширини черепашки до її висоти ( $W/H$ ), відношення сирової маси м'якого тіла до загальної маси тварини ( $M_{MT}/M_{\Sigma}$ ), коефіцієнт вгодованості ( $K_{\text{вгод}} = 100 \cdot M_{MT}/H^3$ , де  $M_{MT}$  — маса м'якого тіла, г;  $H$  — висота черепашки, см), масивність черепашки — по відношенню маси черепашки до її висоти ( $M_p/H$ , де  $M_p$  — маса черепашки, г;  $H$  — висота черепашки, см).

Вік визначали за річними нерестовими мітками на черепашці [11, 12]. Стать молюсків визначали за зовнішніми статевими ознаками.

Порівняння кривих смертності та варіаційних рядів молюсків проводили на підставі критерію  $\chi^2$  [8]. Нульову гіпотезу про відсутність різниці між порівнюваними сукупностями відхиляли на рівні 0,05. Спряженість статі, віку і морфометричних показників з часом виживання особин за експозиції у безводному середовищі визначали за допомогою рангового коефіцієнта кореляції Спірмена з поправкою на наявність однакових рангів [9].

## 1. Морфометрична характеристика досліджуваних груп рапан

Показники	Досліджувані групи	
	малі особини	крупні особини
Вік, роки*	3,6 ± 0,0	4,2 ± 0,0
Висота $H$ , мм	70,1 ± 0,4	83,8 ± 0,5
Ширина $W$ , мм	54,2 ± 0,4	65,9 ± 0,5
Загальна маса, г	52,2 ± 0,8	91,3 ± 1,8
Маса черепашки, г	32,3 ± 0,6	54,2 ± 1,1
Маса м'якого тіла, г	19,9 ± 0,4	37,2 ± 0,1
$W/H$	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,0
Масивність черепашки	0,7 ± 0,0	1,1 ± 0,0
$M_{MT}/M_{\Sigma}$	0,4 ± 0,0	0,4 ± 0,0
Коефіцієнт вгодованості, %	28,2 ± 0,5	44,2 ± 0,9

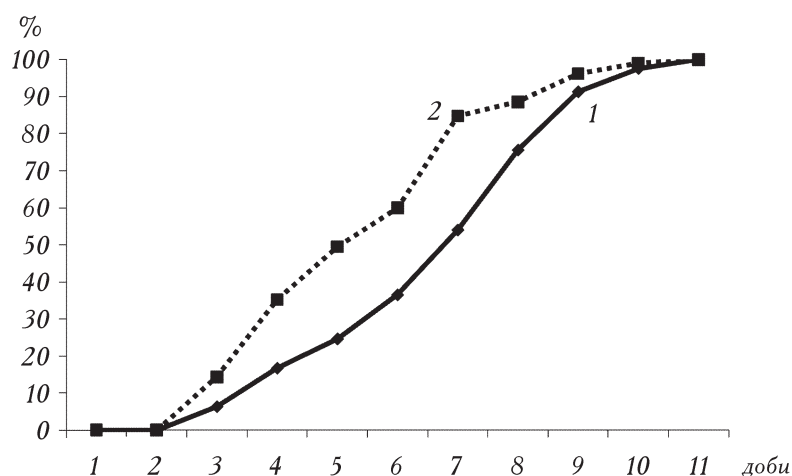
П р и м і т к а. Вказано середні значення показників та їхня стандартна похибка; \* щодо можливості математичного розрахунку середніх значень віку прийняті у гідробіології вікові категорії 3+, 4+ і т. п. позначали, як 3,5, 4,5 і т. п.

**Результати досліджень та їх обговорення**

З метою перевірки отриманих раніше даних [10] про залежність пристосувальних можливостей рапани від їхнього розміру було поставлено експеримент за аналізу виживаності в умовах безводного середовища вибіркового сукупностей молюска. Морфометричні та вікові показники особин досліджуваних груп рапан представлені в таблиці 1.

У молюсків різних груп мінімальний і максимальний час виживання в заданих умовах були однаковими: відповідно 3 і 11 діб (рис. 1). Однак динаміка смертності була різною, що проявилось у достовірній різниці кривих смертності різних досліджуваних сукупностей молюска ( $\chi^2 = 38,88$ ;  $df = 8$ ,  $p < 0,001$ ). Медіанне значення смертності великих особин рапани склало 60,0%, малих — 36,5%. На третю добу загинуло 14,3% рапан крупного розміру і 6,3% малих. 25%-перцентиль смертності для великих особин становив 3,5 діб, для малих — 4,5 діб. На етапі масової загибелі (на 6—7-у добу) загинуло ще 70,5% крупних особин рапани і 47,6% — малих. У підсумку, час загибелі половини особин ( $LT_{50}$ ) склав для крупних особин 5 діб, для малих — 6,7. Таким чином, аналіз попередньо відібраних за розмірами сукупностей молюска підтвердив зв'язок адаптивних спроможностей особин рапани з їхніми лінійно-масовими показниками.

Для встановлення спряженості між конкретними морфометричними особливостями окремих груп рапани та її виживанням в умовах безводного середовища було проведено кореляційний аналіз (табл. 2).



1. Криві смертності різних досліджуваних груп рапани в безводному середовищі: 1 — група малих особин; 2 — група крупних особин.

Як видно з таблиці 2, реакція особин різних розмірних груп молюсків на несприятливі умови середовища досить суттєво різнилася. У сукупності дрібних особин у визначенні витривалості рапани в умовах безводного середовища мали значення всі досліджувані морфометричні показники. У групі великих особин виживаність молюска зв'язана лише з шириною черепашки та відношенням ширини до висоти черепашки, а також із показниками маси тіла. Зменшення м'якої маси і вгодованості можна пояснити виснаженням молюсків, пов'язаним з відсутністю живлення. Кореляція ж розмірів черепашки зі стійкістю в безводному середовищі свідчить про адаптаційні переваги особин з певними морфометричними показниками.

Спряженість розмірів молюсків з їхньою стійкістю до несприятливих умов наочно демонструється за аналізу варіаційних рядів, в яких зі збільшенням терміну експозиції у безводному середовищі чітко спостерігається зсув розподілу варіант у бік мінімальних значень (рис. 2, 3).

Важливим питанням є з'ясування залежності адаптаційних можливостей тварин від їхнього віку. За аналізу всієї досліджуваної сукупності та групи крупних молюсків не виявлено статистично вірогідного зв'язку між віком тварин і здатністю виживати в умовах безводного середовища (табл. 2). Але для сукупності малих (та більш молодих) особин рапани показано позитивний зв'язок адаптивної здатності й віку. Ці спостереження узгоджуються з відомим фактом про більшу чутливість молодих особин до несприятливих умов. За обговорення цих результатів слід підкреслити, що в експеримент було взято статевозрілі особини з відносно невеликою різницею за віком, тобто умову однорідності вибірки було дотримано. Тим не менш, для остаточного з'ясування залежності пристосовності рапани від віку необхідні подальші дослідження.

## 2. Зв'язок морфометричних та вікових показників особин рапани з тривалістю життя в умовах безводного середовища

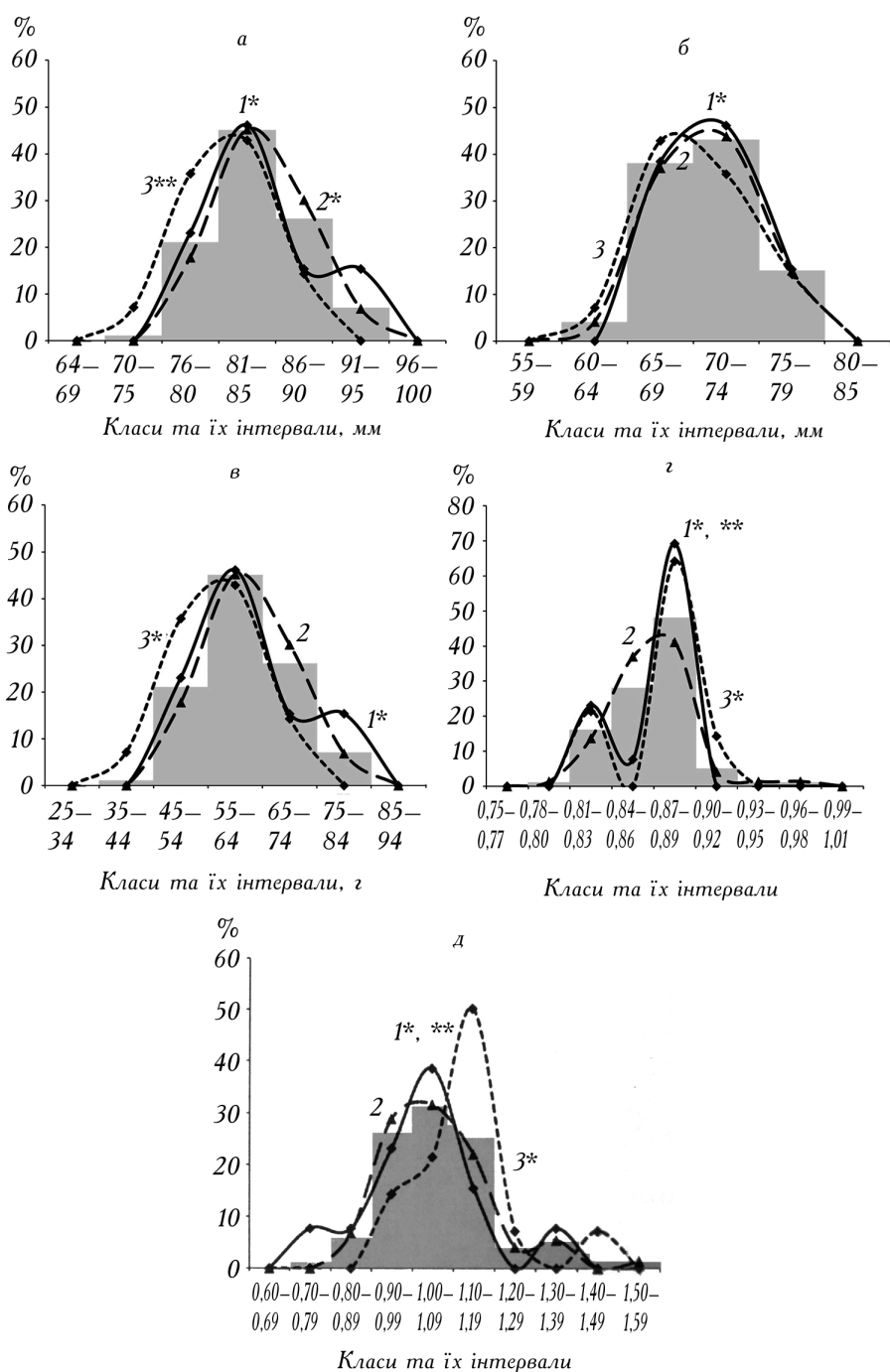
Показники	Вся вибірка особин	Група малих особин	Група великих особин
Кількість особин	231	126	105
$H$ (висота)	-0,36**	-0,27**	—
$W$ (ширина)	-0,43**	-0,32**	-0,35**
$W/H$	-0,25**	-0,17*	-0,27**
Масивність черепашки	-0,37**	-0,44**	—
Вік	—	0,37**	—
Стать	-0,26**	-0,26**	—
Загальна маса	-0,38**	-0,43**	—
Маса м'якого тіла	-0,50**	-0,57**	-0,44**
Маса черепашки	-0,25**	-0,23**	—
$M_{MT}/M_{\Sigma}$	-0,46**	-0,36**	-0,51**
Вгодваність	-0,53**	-0,60**	-0,44**

\* Значення коефіцієнта кореляції достовірне при  $p < 0,05$ ; \*\* значення коефіцієнта кореляції достовірне при  $p < 0,01$ ; — значення недостовірне.

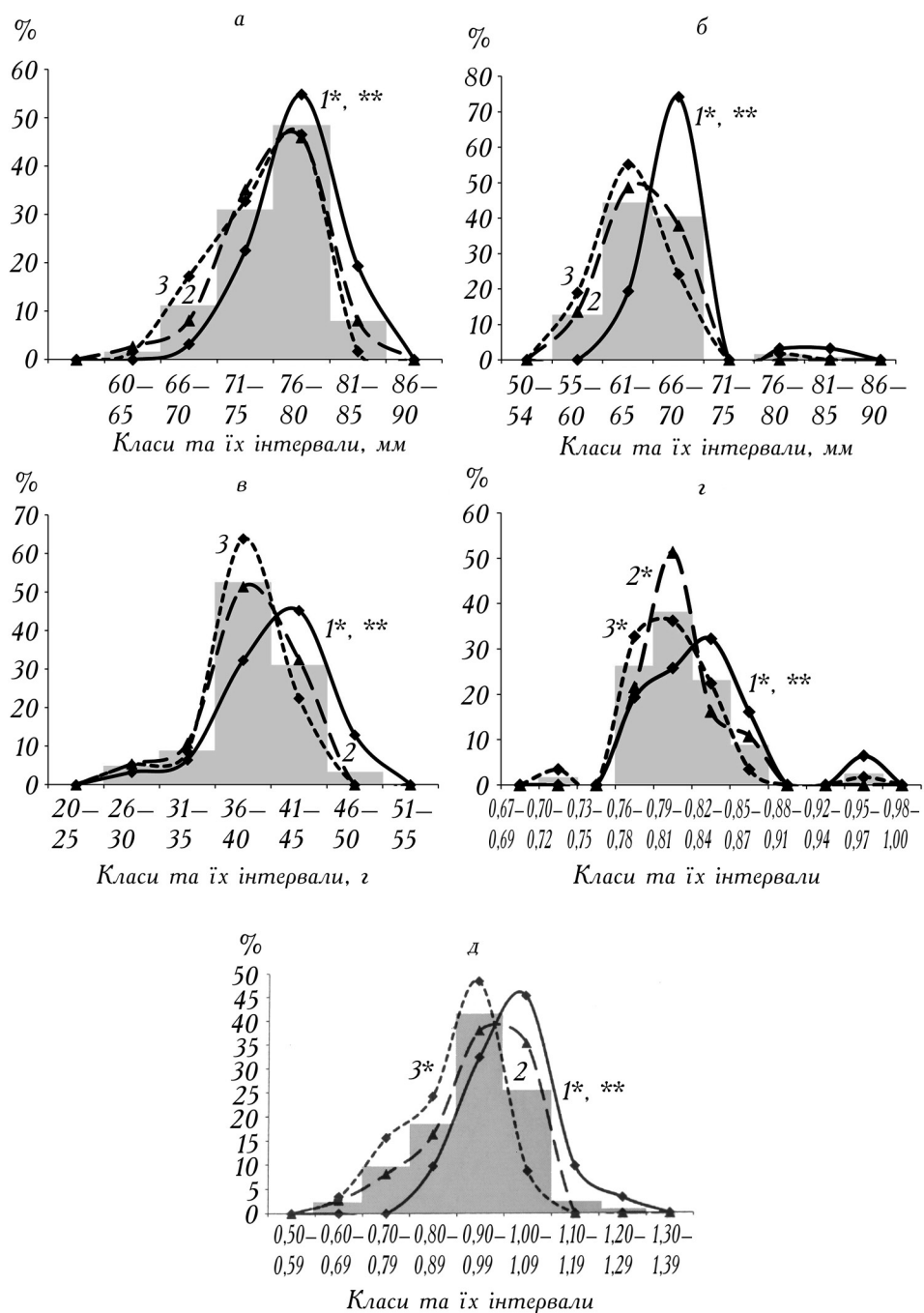
З точки зору як генетики, так й екології важливим питанням є зв'язок між адаптивністю і статтю. Це може надати корисну інформацію до розуміння успішного і швидкого розселення рапани в різних умовах середовища. На рисунку 4 представлені криві смертності самців і самок цього молюска, отримані за різних варіантів експерименту по виживанню в умовах безводного середовища.

Як видно з наведених даних, у несприятливих умовах експерименту менша виживаність та більш швидка загибель основної кількості особин властива самцям (рис. 4, *a—b*). Це добре узгоджується з відміченим ще Дж. Б. Гамільтоном [15] фактом про підвищену смертність чоловічої статі. Однак слід звернути увагу на те, що статевая залежність виживаності рапани в першу чергу є характерною для молодого покоління (малих за розмірами) особин (рис. 4, *b*). Динаміка смертності у безводному середовищі самців і самок крупного розміру статистично не відрізнялась (рис. 4, *r*). Висновки, зроблені на підставі статистичного порівняння кривих смертності, збігаються з результатами кореляційного аналізу (табл. 2).

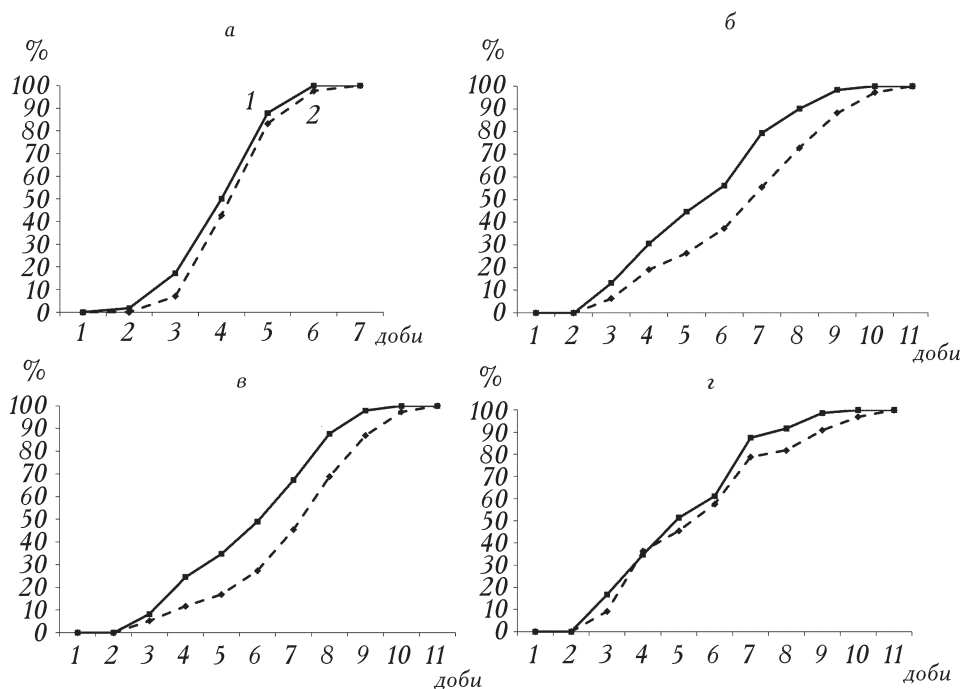
На підставі викладених вище даних можна припустити, що самки рапани потенційно мають вищу пристосовуваність до несприятливих умов довкілля, принаймні до його абіотичних чинників. Але у реальній, природній обстановці іноді спостерігається інша картина. Так, у Тарханкутській, Карадагській та деяких інших популяціях рапани [1, 4, 5] у поколіннях дорослих



2. Варіаційні ряди морфометричних показників рапани з різною стійкістю до умов безводного середовища (невибіркова сукупність): 1 — група особин, загиблих на 2—3-ю добу (початок загибелі); 2 — період масової загибелі (4—5-а доба); 3 — група особин, загиблих на 6—7-у добу. Тут і на рис. 3: а — висота черепашки, мм; б — ширина черепашки, мм; в — маса черепашки, г; г — відношення ширини черепашки до її висоти; д — масивність черепашки; показники всієї сукупності особин рапани, взятої для експерименту, представлені у вигляді гістограм; \* різниця між окремою групою та всією сукупністю достовірна, \*\* різниця між групами на початку та наприкінці загибелі достовірна.



3. Варіаційні ряди морфометричних показників рапани з різною стійкістю до умов безводного середовища (група малих особин вибіркової сукупності): 1 — група особин, загинлих на 3—5-у добу (загибель 25% особин); 2 — період загибелі половини особин (6—7-а доба); 3 — група особин, загинлих на 8—11-у добу.



4. Криві смертності самців (1) і самок (2) рапани в умовах безводного середовища: а — аналіз невибіркової сукупності молосків загалом:  $n_{\sigma} = 42, n_{\sigma} = 58$  ( $\chi = 22,04; df = 5, p < 0,001$ ); б — аналіз вибіркової сукупностей рапани загалом:  $n_{\sigma} = 110, n_{\sigma} = 121$  ( $\chi = 20,44; df = 8, p < 0,01$ ); в — криві смертності самців і самок окремо з сукупності дрібних особин:  $n_{\sigma} = 77, n_{\sigma} = 49$  ( $\chi = 17,05; df = 8, p < 0,05$ ), г — криві смертності самців і самок окремо з сукупності великих особин:  $n_{\sigma} = 33, n_{\sigma} = 72$  ( $\chi = 13,58; df = 8, p > 0,05$ , вірогідної різниці не встановлено).

особин переважають самці, що свідчить про підвищену смертність саме самок. Це може суперечити зробленому вище припущенню. Проте у вказаних ареалах (Тарханкут, Карадаг та ін.) кормова база є суттєво виснаженою. Відомо, що самки несуть великі енергетичні витрати на утворення потомства [1]. В зв'язку з цим за період нересту в умовах нестачі їжі самки гинуть від виснаження більшою мірою, ніж самці. Таким чином, в природних умовах виживаність особин рапани залежить не тільки від зовнішніх чинників, а також від внутрішніх причин, пов'язаних із власними фізіолого-біохімічними особливостями тварин.

### Заключення

Особини рапани з визначеними морфометричними показниками можуть мати переваги у несприятливих умовах довкілля. Це надає можливість припустити, що за будь-яких несприятливих умов довкілля генеральною стратегією в еволюційній трансформації *R. velosa* виступає зменшення розмірів особин. Цей висновок, отриманий на базі експериментальних досліджень, добре узгоджується з польовими спостереженнями [1, 5]. В лабораторних умовах було також виявлено, що чоловічі особини рапани більш чутливі до несприятливих абіотичних чинників середовища, що призводить до скорішої загибелі та зниження тривалості їхнього жит-



тя в цих умовах. Але у природних обставинах виживаність особин рапани залежить не тільки від зовнішніх чинників, а також від внутрішніх причин, пов'язаних із власними фізіолого-біохімічними особливостями тварин.

\*\*

Целью исследования было экспериментальное определение зависимости адаптивного потенциала рапаны от размеров, возраста и пола. Адаптивные возможности моллюсков изучали по продолжительности жизни в условиях безводной среды. Проведенные исследования подтвердили связь адаптивных возможностей половозрелых особей рапаны с их линейно-массовыми размерами, возрастом и полом: более выносливыми были мелкие особи, молодь моллюсков более чувствительна к неблагоприятным условиям. В условиях эксперимента меньшая выживаемость свойственна самцам.

\*\*

The aim of the study was the experimental verification of the assumptions about the dependence of the *Rapana* adaptive capacity on its size, age and sex. Adaptive opportunity of mollusks was investigated by their lifespan in the condition of waterless environment. Studies have confirmed the existence of a negative relationship between adaptive abilities of mature *Rapana* individuals with their linear dimensions and weight. Also the dependence of adaptability on the sex of the molluscs was shown.

\*\*

1. Бондарев И.П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) // *Ruthenica*. — 2010. — Т. 20, № 2. — С. 69—90.
2. Варигин А.Ю. Изменение формы раковины в процессе адаптации к условиям среды обитания // *Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу: Зб. наук. праць*. — 2003. — Вип. 9. — С. 277—283.
3. Иванов Д.А. Влияние вселенца рапаны (*Rapana venosa*) на донные биоценозы в восточной части Черного моря // *Рибне господарство України*. — 2012. — № 2. — С. 3—7.
4. Ковтун О.А., Топтиков В.А., Тоцкий В.Н. Сравнительная морфологическая характеристика *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae, Rapaninae) из разных акваторий северной части Черного моря // *Вісн. Одеськ. ун-ту*. — 2014. — Т. 19, № 1. — С. 68—80.
5. Косьян А.Р. Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северной части Черного моря // *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. — 2010. — № 3 (44). — С. 122—127.
6. Максимова Т.И. Морфологический и генетический анализ моллюсков семейства Vulinidae (Gastropoda, Pulmonata) фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Смоленск, 1995. — 22 с.
7. Панасюк Н.В., Лебегава Н.В. Мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819) в биоиндикации загрязнения Черного моря // *Вестн. Юж. науч. центра РАН*. — 2008. — Т. 4, № 4. — С. 68—73.

8. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск: Выш. школа, 1973. — 319 с.
9. Сигоренко Е.В. Методы математической обработки в психологии. — СПб.: Речь, 2000. — 350 с.
10. Топтáков В.А., Тоцький В.М., Алексеева Т.Г., Ковтун О.О. Сравнительный анализ адаптивного потенциала особей рапаны (*Rapana venosa*, Valenciennes, 1846) и мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819) из одного биотопа // Вісн. Одеськ. ун-ту. Сер. Біологія. — 2014. — Т. 19, № 2(35). — С. 61—76.
11. Чухчин В.Д. Рост рапаны (*Rapana besoar* L.) в Севастопольской бухте // Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР. — 1961. — Т. 14. — С. 169—177.
12. Чухчин В.Д. Функциональная морфология рапаны. — Киев: Наук. думка, 1970. — 138 с.
13. Шурова Н.М., Варигин А.Ю., Стагниченко С.В. Изменение популяционных характеристик черноморской мидии в условиях эвтрофирования и гипоксии морских прибрежных вод // Экология моря. — 2004. — Вып. 65. — С. 94—99.
14. Baile, R.C., Green R.H. Within-basin variation in the shell morphology and growth rate of a freshwater mussel // Canad. J. Zool. — 1988. — Vol. 66, N 7. — P. 1704—1708.
15. Hamilton J.B. The role of testicular secretions as indicated by the effects of castration in man and by studies of pathological conditions and the short life span associated with maleness // Recent Progress in Hormone Res. — 1948. — Vol. 3. — P. 257—322.
16. Müller D., Patzner R.A. Growth and age structure of the swan mussel *Anodonta cygnea* (L.) at different depths in Lake Mattsee (Salzburg, Austria) // Hydrobiologia. — 1996. — Vol. 341. — P. 65—70.
17. Zaitsev Yu. Mediterranean — Black Sea faunal exchange // Интерню Симпю «The Aegean Sea 2000»: Theses of reports, Bodrum, 5—7 May, 2000 y. — Istanbul: Turkish Marine Res. Foundation, 2000. — P. 1—7.
18. Zaitsev Yu., Öztürk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. — Istanbul: Turkish Marine Res. Foundation, 2001. — 265 p.
19. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // PSZNJ: Mar. Ecology. — 1996. — Vol. 17 (1—3). — P. 22.