



УДК 594.1:591.4

В. Е. Заика, чл.-корр. НАНУ, вед. научн. сотр.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

АЛЛОМЕТРИЯ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Для представителей девяти родов двустворчатых моллюсков (морских и пресноводных) приведены значения показателя степени в аллометрических уравнениях, связывающих массу раковины с общей сырой массой животного. Все исследованные случаи соответствуют положительной либо слабо отрицательной аллометрии, граничащей с изометрией. Приведенные данные расширяют фактическую основу, на которой базируется известное заключение о положительной аллометрии скелетных структур (как внутренних, так и наружных). В связи с этим, более общее значение получает и концепция автора о том, что положительная аллометрия скелета (и других опорных структур) является основной причиной отрицательной метаболической аллометрии (энергетического обмена).

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, раковина, аллометрия

Общие вопросы прочности костей и аллометрии скелета животных обстоятельно обсудил К. Шмидт-Ниельсен [9]. В частности, на нескольких группах животных было показано, что скелет, в отличие от мягких тканей, обладает положительной аллометрией. Это означает, что с увеличением общей массы тела животного доля скелета в общей массе плавно возрастает. Соответствующий график удовлетворительно передается степенной функцией с показателем степени больше 1.

Ранее нами было установлено, что с помощью приближенных эмпирических уравнений можно оценить степень соответствия между аллометрией мягких тканей и скелета, то есть “аллометрическую интеграцию” организмов. Это позволяет, в свою очередь, предложить простое объяснение отрицательной аллометрии энергетического обмена животных [2 – 4].

В то время как по позвоночным животным прежняя сводка по аллометрии скелета [9] была существенно дополнена и

детализирована данными по рыбам [10], нам не известны попытки свести воедино и проанализировать данные по аллометрии наружного скелета, за исключением материалов по паукам и яйцам [9].

Для восполнения указанного пробела ниже приводятся результаты анализа аллометрии скелета у двустворчатых моллюсков.

Материал и методы. Размерно-весовые характеристики двустворчатых моллюсков Черного моря *Chamelea gallina*, *Gouldia minima*, *Mytilus galloprovincialis* и *Modiolus phaseolus* были получены в отделе бентоса ИнБЮМ в 1976 г. по ранее накопленным коллекционным материалам. Все измерения размеров и массы, а также расчеты исходных уравнений регрессии выполнила Л. М. Шейко.

Работа выполнена на моллюсках, фиксированных 4%-ным раствором формалина. Длину раковины измеряли с

помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Затем животные были разбиты на размерные группы с интервалом 1 мм (для мидий – 5 мм). Определение сырой массы производили после обсушивания каждого моллюска на фильтровальной бумаге, на торсионных аналитических весах. Общую сырую массу и массу раковины определяли с точностью до 0.001 г (для крупных мидий – до 0.01 г). Полученные данные представлены в виде степенных уравнений.

Кроме того, использованы доступные опубликованные данные об аллометрических соотношениях у двустворчатых моллюсков. Следует подчеркнуть, что в большинстве случаев исследователи получали не те аллометрические уравнения, которые нас интересовали.

Целью исследования было оценить связь массы скелета ($M_{ск}$) с общей массой животного (M_T), т. е. аллометрическое отношение (уравнение регрессии) вида

$$M_{ск} = a M_T^b, \quad (1)$$

где a – коэффициент пропорциональности, b – показатель степени (основная искомая аллометрическая постоянная).

Однако обычно в публикациях по моллюскам приводятся уравнения регрессии вида

$$M_T = a L_T^b, \quad (2)$$

иногда также приводят уравнение

$$M_{ск} = a L_T^b, \quad (3)$$

где L_T – общая длина раковины моллюска, $M_{ск}$ – масса раковины (наружного скелета).

В [6] вместо длины использована “высота” раковины H , что не меняет смысла аллометрической регрессии. Разумеется, в уравнениях (1) – (3) постоянные a и b имеют разные значения, причем нам важно только значение b в уравнении (1).

В связи с этим нами выполнялись следующие несложные преобразования: уравнение (2) решали в общем виде относительно L_T , результат подставляли в

уравнение (3), получая в итоге уравнение (1) и значение искомой постоянной b .

Поясним, что если показатели степени в уравнениях (1) – (3) обозначить соответственно b_1 , b_2 и b_3 , то в результате преобразований в общем случае получим $b_1 = b_3 / b_2$, это облегчает вычисления. Во всех случаях, кроме специально оговоренных, в качестве M_T использовали общую сырую массу животного, взятого вместе с раковинной.

Результаты и обсуждение. В ходе обработки и анализа данных по исследованным черноморским моллюскам получены следующие значения параметров уравнения (1):

<i>Chamelea gallina</i>	$M_{ск} = 0.633 M_T^{1.01}$
<i>Gouldia minima</i>	$M_{ск} = 0.627 M_T^{1.01}$
<i>Modiolus phaseolinus</i>	$M_{ск} = 0.260 M_T^{1.031}$
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	$M_{ск} = 0.465 M_T^{1.034}$

Все остальные результаты получены путем преобразования описанным выше способом ранее опубликованных данных.

Так, данные по нескольким популяциям двустворки *Cerastoderma* из разных местообитаний [7] привели к следующему. Выборки из трех различных лиманов Азовского моря дали для уравнения (1) значения постоянной $b_1 = 1.01; 1.02; 1.04$; три другие выборки (одна из лимана Азовского моря и две – из кутовой части Севастопольской бухты, район так называемой Инкерманской бухты) дали значения 0.98, 0.96 и даже 0.90. Только что перечисленные величины формально должны считаться примерами отрицательной аллометрии скелета, очень близкой к изометрии (которой соответствует $b_1 = 1$).

Другой предельный случай с необычно высокими значениями показателя степени получен при преобразовании уравнений регрессии для пресноводных унионид [1]:

Род	Значение b_1
<i>Unio</i>	1.26
<i>Anodonta</i>	1.43

В [6] приведены уравнения регрессии массы раковины по ее высоте для 10 видов

двустворчатых моллюсков, но уравнение для связи общей массы животного и высоты раковины дано только для трех видов. Для них получено значение b_1 : *Glycymeris yessoensis* – 0.96; *Maetra chinensis* – 0.93; *Mercenaria stimpsoni* – 0.99.

Таким образом, удалось получить значения показателя степени в уравнениях типа (1) для представителей девяти родов двустворчатых моллюсков. Все перечисленные случаи соответствуют положительной либо слабо отрицательной аллометрии, граничащей с изометрией.

Это не является неожиданным. О том, что по мере роста моллюсков относительный вес раковины увеличивается, а тела уменьшается, было указано для пресноводных двустворчатых моллюсков [1]. Хорошо известны аналогичные возрастные изменения у черноморской мидии: доля раковины в общей сырой массе возрастает от 43 – 49% при общей массе 2 г до 54 – 56% при общей массе 30 г [5, 8]. Это происходит, в частности, за счет утолщения раковины с возрастом.

В настоящей работе приведены фактические значения показателя степени аллометрических уравнений, связывающих массу раковины с общей сырой массой животного и показаны межвидовые и внутривидовые колебания этого параметра.

На примере *Cerastoderma* из разных популяций видно, что вариабильность абсолютных значений показателя b_1 , казалось бы, не так уж велика (от 0.90 до 1.04), но происходит “в окрестности” критической точки (1.0), где смыкаются изометрия, отрицательная и положительная аллометрия. На этом примере видна также зависимость показателей аллометрии скелета от особенностей местообитания.

Известна зависимость результатов расчета параметров регрессии от величины и характера выборки, деталей методики измерений. В нашем случае добавляется погрешность, связанная с объединением двух уравнений регрессии. Тем не менее, полученные результаты, отражающие слабо положительную аллометрию скелета моллюсков, граничащую с изометрией, хорошо подтверждают данные по характеру аллометрии скелета рыб [10]. Это усиливает уже упомянутое общее заключение [9] о характере аллометрии скелета животных (как внутреннего, так и наружного), расширяя фактическую базу, на которое оно опирается. В связи с этим более общее значение получает и концепция о том, что положительная аллометрия скелета (и других опорных структур) является основной причиной отрицательной метаболической аллометрии (энергетического обмена) [3, 4].

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. - Л.: Наука, 1981. - 248 с.
2. Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. - К.: Наук. думка, 1985. - 192 с.
3. Заика В. Е. Аллометрия скоростей роста, питания и метаболизма гребневиков и медуз // Экология моря. - 2002. - Вып. 59. - С. 42 - 47.
4. Заика В. Е., Макарова Н. П. Связь аллометрии метаболизма и роста организмов с относительной массой малоактивных структур // Зоол. журн. - 1989. - 68, вып. 5. - С. 5 - 7.
5. Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. - К.: Наук. думка, 1990. - 205 с.
6. Золотарев В. Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. - К.: Наук. думка, 1989. - 112 с.
7. Михайлова Т. В. Двустворчатые моллюски рода *Cerastoderma* южных морей СССР: автореф. дисс... канд. биол. наук. - М.: ИЭМЭЖ, 1987. - 26 с.
8. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморской мидии / Биоэнергетика гидробионтов. - К.: Наук. думка, 1990. - С. 32 - 72.
9. Шмидт-Нюельсен К. Размеры животных: почему они так важны? - М.: Мир, 1987. - 260 с.
10. Casadevall M., Casinos A., Viladiu C., Ontanon M. Scaling of skeletal mass and mineral content in Teleosts // Zool. Anz. - 1990. - 225. - P. 144 - 150.

Поступила 12 сентября 2003 г.

Weight allometry of shells in bivalve mollusks. V. E. Zaika. The magnitudes of degree indices in the allometrical equations, connecting shell mass with the general wet mass of an animal are given for the representatives of nine genera of bivalve mollusks (marine and fresh-water). All studied cases correspond to positive or weakly negative allometry, close to isometry. The data given widen the fact grounds on which known conclusions about positive allometry of the skeleton structures (inner and outer) are based. In connection with this the author's conception, that positive allometry of skeleton (and other supporting structures) is the main reason of negative metabolic allometry (energy exchange) is more general.

Key words: bivalve mollusks, shell, allometry

Алометрия раковини двостулкових молюсків. В. Є. Заїка. Для представників дев'яти родів двостулкових молюсків (морських і пресноводних) наведені значення показника степеня в алометричних рівняннях, які зв'язують масу ступки з загальною сирою масою тварини. Усі досліджувані випадки знаходяться у відповідності з позитивною або слабо негативною алометриєю, що межує з ізометрією. Наведені дані розширюють фактичну основу на якій базується відомий висновок про позитивну алометрію скелетних структур як внутрішніх, так і зовнішніх. У зв'язку з цим більш загального значення набуває і концепція автора про те, що позитивна алометрия скелета (та інших опорних структур) є основною причиною негативною метаболічної алометрії (енергетичного обміну).

Ключові слова: двостулкові молюски, раковина, алометрія