

УДК 591.044:57.017.3:594.329.6

В. А. Топтіков, О. О. Ковтун, Т. Г. Алексеева,
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. Алексеева, 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_{Σ}), масу черепашки (M_p) та сирі масу м'якого тіла (M_{MT}). Для вилучення тіла рапани з черепашки молюсків попередньо піддавали глибокому заморожуванню на кілька діб (до -28°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 сирі маси м'якого тіла до загальної маси тварини (M_{MT}/M_{Σ}), 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 χ^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_{Σ}	0,4 ± 0,0	0,4 ± 0,0
Коефіцієнт вгодованості, %	28,2 ± 0,5	44,2 ± 0,9

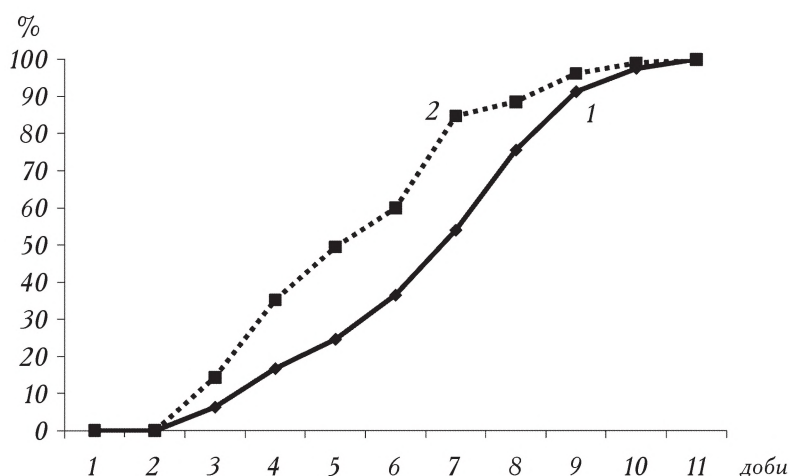
П р и м і т к а. Вказано середні значення показників та їхня стандартна похибка; * щодо можливості математичного розрахунку середніх значень віку прийняті у гідробіології вікові категорії 3+, 4+ і т. п. позначали, як 3,5, 4,5 і т. п.

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

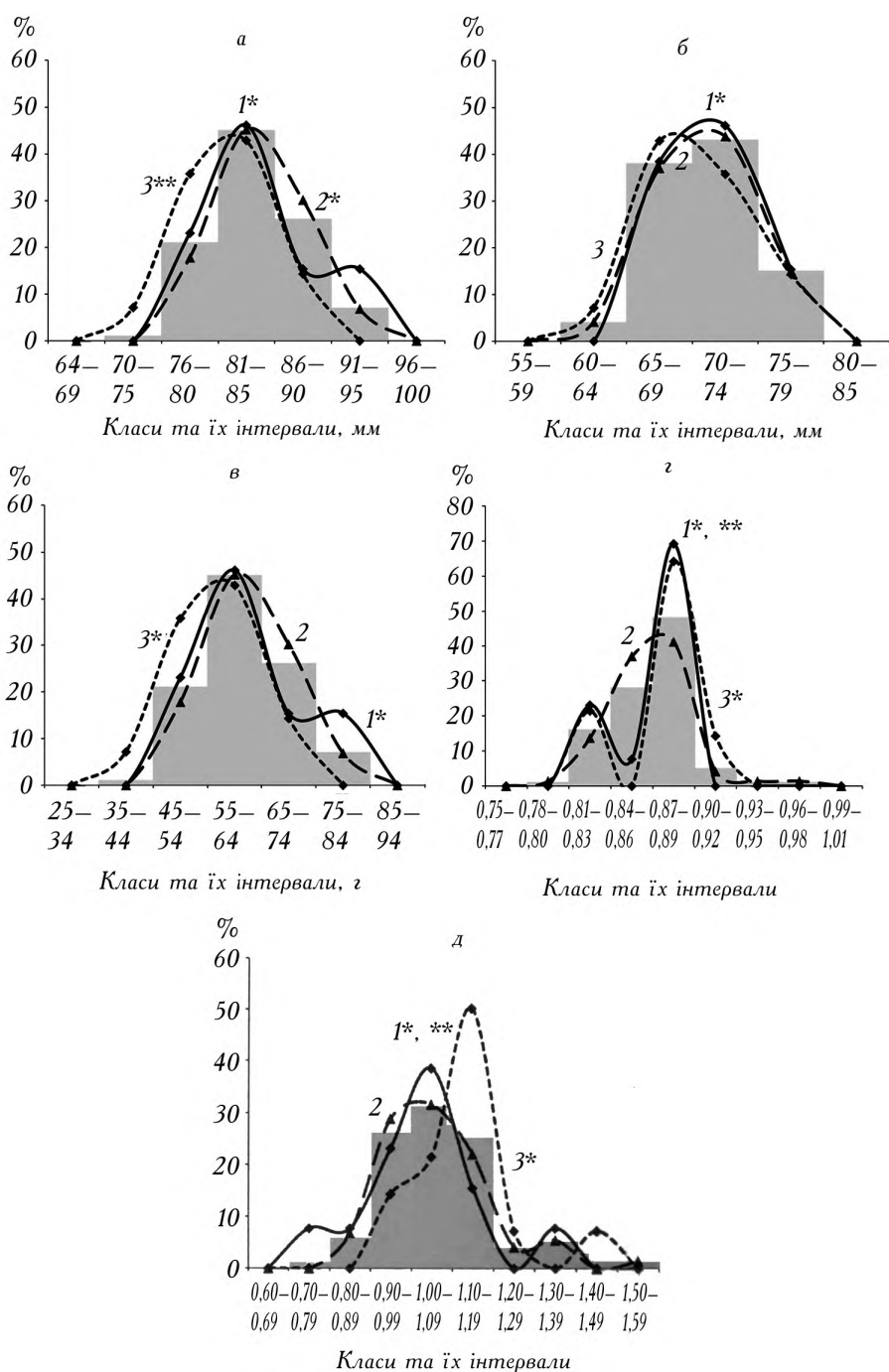
Показники	Вся вибірка особин	Група малих особин	Група великих особин
Кількість особин	231	126	105
H (висота)	-0,36**	-0,27**	—
W (ширина)	-0,43**	-0,32**	-0,35**
W/H	-0,25**	-0,17*	-0,27**
Масивність черепашки	-0,37**	-0,44**	—
Вік	—	0,37**	—
Стать	-0,26**	-0,26**	—
Загальна маса	-0,38**	-0,43**	—
Маса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

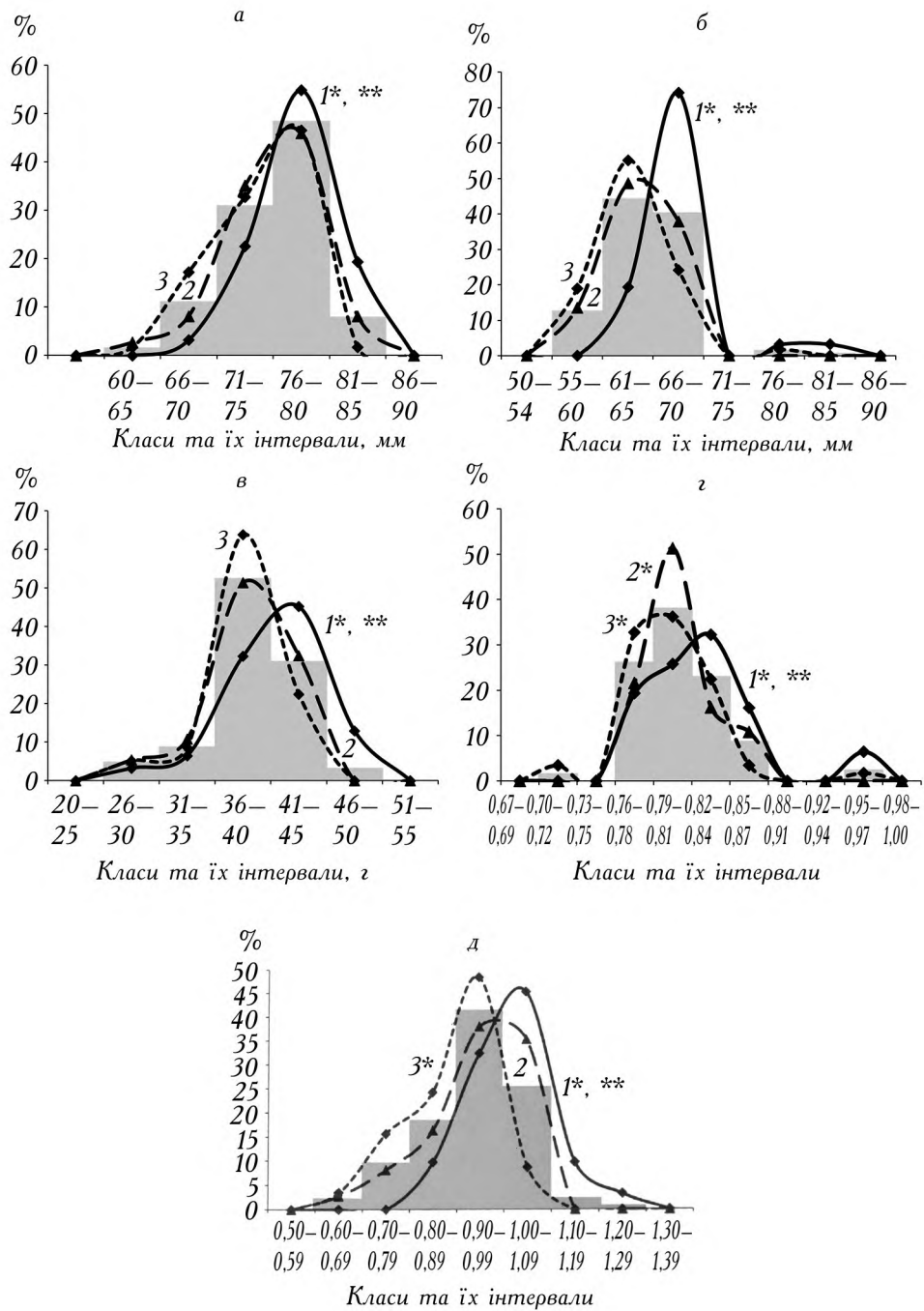
З точки зору як генетики, так й екології важливим питанням є зв'язок між адаптивністю і статтю. Це може надати корисну інформацію до розуміння успішного і швидкого розселення рапани в різних умовах середовища. На рисунку 4 представлені криві смертності самців і самок цього молюска, отримані за різних 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 статева 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, *г*). Висновки, зроблені на підставі статистичного порівняння кривих смертності, збігаються з результатами кореляційного аналізу (табл. 2).

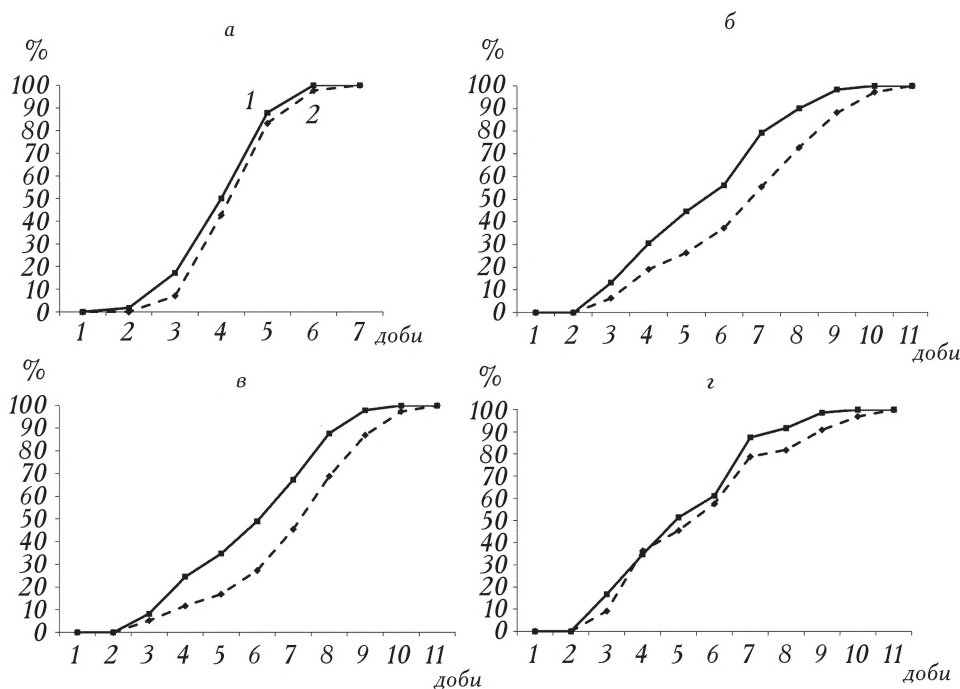
На підставі викладених вище даних можна припустити, що самки рапани потенційно мають вищу пристосованість до несприятливих умов довкілля, принаймні до його абіотичних чинників. Але у реальній, природній обстановці іноді спостерігається інша картина. Так, у Тарханкутській, Карадагській та деяких інших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



2. Варіаційні ряди морфометричних показників рапани з різною стійкістю до умов безводного середовища (шевибіркова сукупність): 1 — група особин, загинлих на 2-3-ю добу (початок загибелі); 2 — період масової загибелі (4-5-а доба); 3 — група особин, загинлих 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, загинув на 3—5-у добу (загибель 25% особин); 2 — період загибелі половини особин (6—7-а доба); 3 — група особин, загинув на 8—11-у добу.



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