

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

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

**МОРФОЛОГІЯ ТА ФІЗІОЛОГІЯ ЧЕРЕВОНОГОГО
МОЛЮСКА *RAPANA VENOSA***

Навчально-методичний посібник

ОДЕСА
ОНУ
2014

УДК 594.3:591.4(075.8)
ББК 28.691.9-6я73
Т 582

Рекомендовано до друку науково-методічною радою
ОНУ імені І. І. Мечникова.
Протокол № 1 від 16.10.2014 р.

Рецензенти:

В. М. Золотарьов, доктор біологічних наук, зав. лабораторії популяційних досліджень Інституту морської біології НАН України;

П. В. Шекк, доктор сільсько-господарських наук, професор, зав. кафедри водних біоресурсів та аквакультури Одеського державного екологічного ун-ту;

С. М. Снігірьов, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник Одеського центру Південного науково-дослідного інституту морського рибного господарства та океанографії.

Науковий редактор: **В. М. Тоцький**, доктор біологічних наук, професор

Топтіков В. А. та ін.
Т 582 Морфологія та фізіологія червоного молюска *Rapana venosa*. Навчально-методичний посібник / В. А. Топтіков, О. О. Ковтун, Т. Г. Алексєєва – Одеса: Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2014. – 68 с.
ISBN 978-617-689-092-8

Представлені основні методи морфо-фізіологічного вивчення рапани, їх камерального опрацювання, аналізу отриманих результатів та основ їх математичної обробки. Навчально-методичний посібник рекомендований студентам біологічних спеціальностей для практичних занять на курсі «Загальна гідробіологія», спеціальних курсах «Методи гідробіологічних досліджень», «Популяційна генетика», «Великому спеціальному практикумі» та при написанні кваліфікаційних робіт.

УДК 594.3:591.4(075.8)
ББК 28.691.9-6я73

ЗМІСТ

	ВСТУП	4
1.	РАПАНА – АГРЕСИВНИЙ ІНВАЗІЙНИЙ ВИД У ЧОРНОМУ МОРІ.....	5
1.1.	Загальні поняття про інвазію та її закономірності	5
1.2.	Обґрунтування необхідності вивчення біології рапани та її різноманітності.....	10
2.	БУДОВА, ФІЗІОЛОГІЯ І РОЗВИТОК	14
2.1.	Місце рапани в системі типу Mollusca	14
2.2.	Рапана як типовий представник передньозябрових червоногих моллюсків	16
2.2.1.	Мушля рапани	16
2.2.2.	Основні структури м'якого тіла рапани та їх функції	19
2.3.	Розмноження та розвиток рапани.....	28
3.	МОРФОМЕТРИЧНИЙ ОПИС РАПАНИ	31
3.1.	Методика збору та попередньої обробки матеріалу	31
3.2.	Основні показники морфометричного дослідження рапани.	32
4.	МАТЕМАТИЧНА ОБРОБКА ДАНИХ.....	35
4.1.	Упорядкування даних. Формування варіаційних рядів	35
4.2.	Статистичні показники сукупності	39
4.2.1.	Характеристики положення	40
4.2.2.	Показники варіювання.....	43
4.3.	Перевірка сукупності на нормальність розподілу дат	45
4.4.	Порівняння різних сукупностей	47
4.4.1.	Параметричні критерії.....	48
4.4.2.	Непараметричні критерії	51
	ДОДАТКИ.....	54
	СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	65



ВСТУП

Питання про біологічні інвазії, механізми їх здійснення та наслідки є одним з найважливіших не тільки для сучасної екології. Рішення проблем, пов'язаних з цим питанням, має як загальнобіологічне значення, так і важливе практичне застосовування.

Адекватний моніторинг навколишнього середовища вимагає всебічного дослідження особливостей життєдіяльності усіх його мешканців. В Чорному морі одним з видів, що набули великого значення для його сучасної екології, стала рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Neogastropoda: Muricidae). Цей східно-азіатський хижий моллюск був виявлений у Чорному морі в 1947 році. Завдяки високій адаптивності рапани, а також гарній харчовій базі і відсутності ворогів, стримуючих її чисельність на батьківщині (морських зірок), вона успішно прижилася в новому для себе ареалі. Всього за одно десятиліття (до кінця 60-х років двадцятого століття) моллюск розселився по усьому Чорному морю. Надзвичайну пристосовність і пластичність рапани підкреслює її розселення в різні регіони Світового океану. При цьому в Чорному морі рапана практично повністю знищила природні популяції устриць та істотно зменшила в багатьох регіонах кількість поселень мідії.

Незважаючи на суттєвий вплив, що чинить рапана на сучасну екологію Чорного моря, багато аспектів її життєдіяльності, особливо з точки зору фізіології, біохімії та генетики, не з'ясовано.

Найбільш докладно у вітчизняної літературі будова та функціонування організму рапани викладені у книзі В. Д. Чухчина «Функциональная морфология рапаны» 1970 року видання, яка давно стала бібліографічною рідкістю.

Головною метою даного навчально-методичного посібника є надати допомогу, в першу чергу початківцям, у вивченні цього важливого і цікавого представника тваринного світу.



1. РАПАНА – АГРЕСИВНИЙ ІНВАЗІЙНИЙ ВИД У ЧОРНОМУ МОРІ

1.1. Загальні поняття про інвазію та її закономірності

Існуючі організми можна розділити на три групи: **місцеві** (аборигенні, автохтонні, *autochthonous*, *indigenous*, *native*), **культивовані** та **чужорідні** – організми, що занесені (інвазійні, адвентивні, алохтонні, *invasive*, *adventive*).

Аборигенний вид – вид, що живе в даному регіоні за природних причин; член природної екосистеми, який був сформований на даній території або іммігрував на дану територію до неоліту.

Інвазійний вид (вид-вселенець) – вид із значною здатністю до експансії, який розповсюджується природним шляхом або за допомогою людини. Зазначений термін є калькою з англійської «*invasive species*», від «*invasion*» – вторгнення, навала.

Процес вторгнення чужорідного виду на нові території визначається поняттям «**біологічна інвазія**». Поняття біологічної інвазії може використовуватися у широкому або вузькому сенсі.

В результаті еволюції ареал будь-якого виду безперервно змінюється. Зміна меж ареалу відбувається за рахунок міграції і вселення видів. Міграції і вселення видів можуть здійснюватися за рахунок:

- 1) природного розширення ареалу за типом дифузії;
- 2) надзвичайних переміщень, пов'язаних з флуктуацією чисельності та кліматичними змінами, у тому числі переміщень в результаті екстраординарних кліматичних або геологічних явищ;
- 3) антропогенних змін абіотичних факторів довкілля, які спричинили відповідні зміни межі ареалу;
- 4) навмисної інтродукції та реінтродукції важливих з утилітарної точки зору («корисних») організмів;
- 5) випадкових занесень (з баластними водами, з імпортною сільськогосподарською продукцією, разом з «корисними» інтродуцентами, багажем і т. п.).

Якщо мається на увазі будь-яка з перерахованих вище причин міграцій і вселення виду, то можна говорити про інвазії в широкому сенсі. Таким чином, під біологічною інвазією в широкому сенсі розуміють «**усі випадки проникнення живих організмів в екосистеми, розташовані за**

межами їх первісного ареалу», або «всі випадки розповсюдження організмів, як викликані діяльністю людини, так і природні переміщення видів за межі їх звичайного розповсюдження».

В даний час поняття інвазії частіше використовують у вузькому сенсі, а саме, з урахуванням антропогенного чинника. Під такою біологічною інвазією розуміють **розселення агресивних видів за межі історичного ареалу після неоліту, індуковане (прямо чи опосередковано) діяльністю людини**. В подальшому поняття інвазії буде використовуватися у вузькому сенсі.

Чужорідні види вважаються **агресивними** (активними), коли вони адаптуються до природних середовищ існування, стають факторами змін і можуть загрожувати місцевій біологічній різноманітності. Чужі агресивні види можуть бути представлені різними організмами, зокрема бактеріями, вірусами, грибами, комахами, молюсками, рослинами, рибами, ссавцями і птахами.

Біологічні інвазії – швидкоплинні явища, які відбуваються протягом одного або кількох поколінь і приводять до формування нових частин ареалу певного виду. Цим вони відрізняються від експансій (поступових розширень ареалів), які можуть відбуватися поступово, упродовж кількох популяційних циклів.

В зв'язку з урахуванням такого явища, як інвазія, розрізняють **первісні** (нативні, анцестральні, історичні) і **придбані** ареали. Первісні ареали – ареали виду до другої половини голоцену, до того, як діяльність людини стала призводити до змін довкілля та виникнення постійних транспортних шляхів. Придбані ареали – зони розселення виду за межами первинного ареалу.

Успішність вселення чужорідних видів визначається складним комплексом факторів, різні комбінації яких можуть призвести до неоднакових результатів.

Усі фактори, що сприяють інтродукції, можна об'єднати у три групи:

1) антропогенне **зняття** географічних і екологічних **бар'єрів**, які забезпечують інокуляцію популяції виду, не властивого даному ареалу;

2) параметри, що визначають високу сприйнятливість регіональної екосистеми до вселення чужорідних видів – **інвазібельність** (потенційна ємність) системи;

3) **інвазійність** виду, тобто властивості виду, що забезпечують виживання його популяцій за транспортування і проходження всіх стадій інвазії.

Процес **інвазії** може бути умовно поділено на кілька **стадій**:

1. – подолання бар'єру;
2. – освоєння біотичних та абіотичних особливостей нового біотопу;
3. – виникнення здатності до регулярного розмноження (натуралізація);
4. – подальше розселення та освоєння у всій області інвазії (експансія);
5. – інтеграція у спільноти системи-реципієнта.

Зняття бар'єрів, що забезпечує внесення інокуляційної популяції чужорідного виду, є головною причиною інвазій. Зняття географічних бар'єрів забезпечується наявністю міжбасейнових каналів, розвитком світової транспортної системи та торгівлі, а також безпосереднім переносом організмів. Порушення екологічних бар'єрів пов'язано зі зміною гідрофізичних, трофічних та інших умов середовища.

Після зняття бар'єрів подальший розвиток процесу інвазії визначається інвазійністю виду, а сприяє цьому наявність інвазійних коридорів і векторів, що визначають інвазібельність реципієнтної системи.

Вектор – природний або антропогенний спосіб (метод, шлях) здійснення інтродукції чужорідного виду в область інвазії.

Інвазійний коридор – довгостроково існуючий транспортний шлях (чи інша система переносу), який сприяє досить постійному, частому та ефективному переміщенню організмів з регіону-донора в регіони-реципієнти.

Загальноприйнятою є думка, що найбільш схильні до інвазій збіднені, порушені і еволюційно молоді екологічні системи (агроценози, водосховища, міські біотопи, естуарії, молоді моря, острівні екосистеми в широкому сенсі, наприклад, ізольовані водойми).

Часто між документованою інтродукцією і масовим виявленням виду в системі-реципієнті є **«лаг-фаза»**. «Лag-фаза» – це важливий період адаптації чужорідного виду до нових умов, під час якого відбуваються процеси, завдяки яким збільшуються розмір і різноманітність нової популяції за рахунок зовнішніх і внутрішніх джерел. До зовнішніх джерел в першу чергу відноситься міграція генів, в тому числі з регіонів, де інвазія вже відбулася (по ходу коридору). До внутрішніх факторів підвищення різноманітності популяції відносяться різні гібридизаційні процеси:

внутрішньовидова гібридизація, схрещування з місцевими спорідненими видами та з іншими видами-вселенцями.

Вселення чужорідного виду в аборигенну екосистему не завжди може завершитися його стійкою присутністю у новому ареалі. Для успішного освоєння нового біотопу та натуралізації чужорідний вид повинен мати наступні **властивості**:

1) особливості біології виду, що сприяють прискореному розселенню;

2) швидкі темпи розвитку і досягнення репродуктивного віку;

3) мала кількість ворогів в новому місці існування;

4) висока продуктивність;

5) висока адаптивність.

При цьому вселенец, як правило, займає вільну екологічну нішу.

Питання про те, як змінюються вселенці в процесі інвазії є одним з найбільш важливих у теоретичних дослідженнях та вирішенні проблем прогнозування наслідків інвазій. Даних про формування нових форм чужорідних видів після інвазій небагато. З приводу фенотипічних і генетичних відмінностей видів після інвазій можна відмітити наступне:

1) можуть змінюватися морфологічні ознаки (наприклад, довжина кінцівок у жаби *Bufo marinus*, поява літаючих особин у амброзійового листоїда *Zygogramus suturalis*);

2) іноді відбувається зміни темпів онтогенезу, демографічної структури поселень, поведінки (наприклад, у аргентинських мурашок знижується внутривидова агресія і конкуренція);

3) різні популяції вселенця можуть диференціюватися (особливо в умовах гетерогенності нового середовища);

4) спостерігаються явища коєволюції у рамках міжвидових відносин;

5) виявлені випадки внутрішньо- і міжвидової гібридизації.

Слід відмітити, що не всі фенотипічні зміни у чужорідного виду є стабільними. Після успішної натуралізації одні нові ознаки можуть зберегтися, а інші зміни – зникнути, і у особин інвазійної популяції відновляться вихідні параметри ознак.

Відомо, що при швидкому розселенні відбувається істотна втрата генетичної різноманітності новими популяціями в порівнянні з донорними. Проявляються ефекти «засновника» і «пляшкового

горла», в результаті дії яких збіднюється генофонд, що призводить до обмеження адаптаційних можливостей.

Інвазії відносяться до процесів швидкого розселення виду. Однак, при інвазіях прояви вищезазначених ефектів реєструються далеко не у всіх випадках: для видів зі складною демографічною і генетичною структурою популяцій (наприклад, громадські перетинчастокрилі *Hymenoptera* – оси, мурахи, бджоли, джмелі) і у великих тварин при інтродукції обмеженим числом особин. В більшості ж досліджуваних випадків спостерігається досить помірна втрата генетичної різноманітності – не більше 20% від різноманітності популяції з історичного ареалу. Спостерігається так званий «генетичний парадокс інвазій». Крайній вираз «парадоксу» – більш висока генетична різноманітність в інтродукованій популяції у порівнянні з окремо взятими вихідними популяціями. Можливі причини цього полягають у наступному:

1) біологічні особливості вселенця (висока швидкість і частота розмноження, мікроскопічні личинки, що вільно живуть, дрібне насіння і т. п.), що забезпечує високу чисельність і гетерогенність інокуляційної популяції навіть за одноразового занесення;

2) спрямований і множинний характер інтродукцій, забезпечений дією інвазійних коридорів.

Як правило, вселення чужорідного виду має негативний вплив на стан реципієнтної екосистеми. Світові економічні втрати від чужорідних видів прийняли настільки загрозливий характер, що це призвело до прийняття низки законодавчих актів:

– Конвенція про біологічне різноманіття (Ріо-де-Жанейро, 1992);

– Конвенція по захисту морського середовища Балтійського моря (Гельсінкі, 1992);

– Конвенція з управління баластними водами (Лондон, 2004).

Економічні загрози від інвазійних процесів полягають у наступному:

1) зниження продуктивності популяцій та екосистем;

2) прямий збиток підприємствам (енергетика, рибне, сільське і лісове господарство);

3) перенесення паразитарних та інфекційних захворювань рослин і тварин;

4) загрози здоров'ю населення.

Економічні втрати від агресивних чужорідних видів тісно пов'язані з їх впливом на стан екосистем-реципієнтів. **Екологічні загрози** від вселенців зводяться до наступного:

- 1) зниження біологічного різноманіття екосистем;
- 2) міжвидова гібридизація і трансгенні переноси;
- 3) придушення або витіснення аборигенних видів;
- 4) трансформація флористичних і фауністичних комплексів.

Вселення чужорідних видів у нові для них екосистеми являють собою великомасштабні експерименти, що дозволяють в природних умовах досліджувати механізми функціонування екологічних систем.

Сучасні напрями досліджень біологічних інвазій:

- 1) поширення і натуралізація чужорідного виду (вектори та шляхи розселення; сприйнятливість екосистеми-реципієнта до інвазії даного виду; характеристики виду, що розселяється);
- 2) моделювання географічного поширення інвазійних видів;
- 3) впливи чужорідного виду на різні елементи екосистеми-реципієнта та їх наслідки;
- 4) як змінюються види в процесі інвазії;
- 5) прогностичні дослідження (оцінка можливості та наслідків нових поселень);
- 6) попередження занесень, заходи реагування.

1.2. Обґрунтування необхідності вивчення біології рапани та її різноманітності

Для Чорного моря властива наявність практично повного набору факторів, що визначають його високу інвазійбельність. Екосистеми Чорного моря збіднені відносно видового різноманіття та значно порушені внаслідок значного антропогенного впливу, при цьому вони мають дуже високу продуктивність. Інтенсивне судноплавство, зв'язок з віддаленими водними акваторіями за допомогою міжбасейнових каналів, значна кількість великих портів забезпечує формування стабільних інвазійних коридорів і векторів. Все це призвело до появи в екосистемі Чорного моря значного числа чужорідних видів. Негативні наслідки вселення ряду чужорідних видів, що призвели до істотної дестабілізації екологічної ситуації в Чорному морі, після інвазії ставали помітними досить швидко.

Одним з таких видів-вселенців, який суттєво порушив сформовану біологічну рівновагу екосистеми Чорного моря, є рапана (*Rapana venosa* Vallenciennes, 1846).

У первісному ареалі рапана мешкає в опріснених водах від середньої частини Японського моря на півночі до південних провінцій Китаю, що межують з Південно-Китайським морем. На батьківщині цей вид досить нечисленний. Основним хижаком, стримуючим його чисельність у вихідному ареалі, є морська зірка.

Однак, з другої половини ХХ століття рапана набула статус виду світового розповсюдження. Рапана була першим достовірно зафіксованим випадком появи представника фауни Тихого океану в Чорному морі. Тут вона була виявлена на початку 50-х років ХХ століття. На сьогодні, крім первісної азіатської популяції, відомі й інші її популяції, які стабільно відтворюються: чорноморська і середземноморська, на атлантичному узбережжі США (Чесапікська затока та штат Вашингтон), уругвайсько-аргентинська (Ріо де Плата), французька (Бретань), північноморська (Голландія, Великобританія в естуарії річки Темзи). Поодинокі знахідки мушель рапани були зроблені в Новій Зеландії.

Таке швидке та успішне розселення і закріплення поселень рапани в нових ареалах здійснилось завдяки тому, що даний черевоногий моллюск володіє комплексом властивостей, які забезпечують йому успішну інвазію. Надзвичайна пристосованість і пластичність рапани підкреслює її розселення в різні і найвіддаленіші регіони Світового океану. Рапана характеризується стійкістю до гіпоксії та забруднення, евригалінністю (7–32 ‰) і евритермністю (4–27 °С). Рапана здатна до тривалого голодування, дуже стійка до паразитарних інвазій. Разом з іншими причинами одним з факторів швидкого і масового розселення рапани в акваторії Чорного моря (і не тільки в цьому регіоні) є здатність цього моллюска змінювати свої трофічні пріоритети в залежності від обставин. Якщо на батьківщині (північно-східна частина Тихого океану) основним джерелом харчування рапани являються устриці, то в новому ареалі після знищення запасів устриць рапана перейшла на інші моллюски, зокрема, такі двостулкові, як мідії та венеріди. Крім того, рапана може вживати в їжу крабів, харчуватися падаллю і навіть виявляти канібалізм. У північно-західній частині Чорного моря основним джерелом харчування рапани є мідія (рис. 1).



Рис. 1. Рапана під час поїдання мідії та відкладання яєць

В умовах Чорного моря рапана успішно продемонструвала високу пристосованість. Вона стала досягати статевої зрілості в більш ранньому віці. Особини стали дрібніше, що дозволяє забезпечувати себе їжею за рахунок більш дрібної здобичі.

Рапана характеризується дуже високою плодючістю: одна самка відкладає до 200 000 яєць. Особливістю кладок рапани є те, що в них немає поживних яєць і це призводить до виходу в планктон величезної кількості личинок. Крім того, поверхневий шар яєць рапани містить токсичний пурпур, що служить захистом яєць та ембріонів від знищення їх планктоноїдними тваринами.

Рапана – дуже ненажерливий хижак. Так, в лабораторних умовах було показано, що рапана за добу може з'їсти кількість їжі, що складає від власної маси від 0,8% (для крупних особин з довжиною мушлі понад 101 мм) до 3,6% (для дрібніших особин розміром 60–100 мм). Здібність рапани до поїдання великої кількості їжі було підтверджено і в польових дослідженнях.

Здатність до швидкої пристосованості у поєднанні з високою плодючістю та ненажерливістю призвело до того, що рапана стала повністю контролювати чисельність дорослих двостулкових молюсків у бентосних спільнотах. За лічені роки *R. venosa* практично повністю знищила у Чорному морі поселення устриць (Гудаутську банку тощо), суттєво знизила, а в деяких регіонах (Крим, зокрема) практично звела до нуля, кількість мідій.

Враховуючи величезний вплив рапани на функціонування такої ізольованої морської екосистеми, як Чорне море, прогноз подальшого розвитку популяції цього інтродуцента в нових умовах є однією з

найважливіших фундаментальних завдань екології та гідробіології. Для цього необхідно досконало вивчити морфологічні, фізіологічні, біохімічні та генетичні особливості *R. venosa*, що мешкає у Чорному морі, з'ясувати механізми пристосування цього черевоногого молюска до різних умов, дослідити різні аспекти сучасного стану і перспектив розвитку його популяцій у регіоні, виробити адекватні заходи контролю чисельності молюска.



2. БУДОВА, ФІЗІОЛОГІЯ І РОЗВИТОК РАПАНИ

2.1. Місце рапани в системі типу Mollusca

В англomовній літературі цього молюска називають «*Veined rapa whelk*», що дослівно можна перевести як «поцяткований жилками хижий брюхоногий молюск». У деяких публікаціях молюска називають також по місцю його походження «*Asian rapa whelk*», тобто азійський хижий брюхоногий молюск. У Кореї цей вид рапан відомий як «*Purple shell*» – пурпурна мушля. Можливо, ця назва якимось пов'язана з яскравим забарвленням внутрішньої поверхні устя і стовпчика, але, швидше за все, тому, що пурпурними черепашками або пурпурними равликами інколи називають всіх мурицид. У працівників риболовної галузі, до якої відноситься і промисел молюсків, рапана отримала назву «*seasnail*» – морський равлик. У російськомовній і україномовній літературі молюска зазвичай називають «рапана» (фактично – це русифікована латинська назва роду) або, що не є коректним, «рапан».

При першій згадці про присутність рапани у Чорному морі [Драпкин, 1953] вона була помилково визначена як *Rapana bezoar* Linnaeus, 1758 і цю назву деякий час використовували у науковій літературі [Чухчин, 1961a,b,c]. *R. bezoar* має більш скульптуровану раковину з більш світлим (від брудно-жовтого до білого) забарвленням зовнішньої поверхні мушлі і вустя. Видова відособленість *R. venosa* і *R. bezoar* підтверджена дослідженнями ДНК клітинних ядер і мітохондрій [Gensler et al., 2001].

У 1964 р. помилка у визначенні чорноморської рапани була усунена [Голиков, Старобогатов, 1964]. У вітчизняній спеціальній літературі почали використовувати молодший синонім – *Rapana thomasi* Crosse, 1861 [Голиков, Старобогатов, 1972; Чухчин, 1970, 1984] – валідної назви, яка існує аж до останнього часу [Іванов, 2009]. Пропонувалося навіть вилучити з номенклатурного обороту найстарішу назву *R. venosa* як забуту [Анистратенко, 1998; Ревков и др., 2004]. Але назва *R. venosa* (Valenciennes, 1846) має пріоритет і не може вважатися забутою (*nomen oblitum*) відповідно до статті 23.9 МКЗН (четверте видання), оскільки у ХХ столітті вживалася в спеціальній літературі як валідна.

Належність роду *Rapana* Schumacher, 1817 до вищих таксонів також змінювалася паралельно з розвитком таксономічних уявлень. Спочатку її віднесли до підродини Thaidinae Jousseaume, 1888 родини Muricidae Rafinesque, 1815. Згодом Thaidinae підвищили в статусі до

рангу родини, в основному на підставі конхіологічних особливостей, при тому, що істотних анатомічних відмінностей між Thaididae і Muricidae немає. Ця обставина і була підставою для повернення Thaidinae статусу підродина, а згодом С. Кул показав, що вона таксономічно еквівалентна підродині Rapaninae Gray, 1853, і фактично є молодшим синонімом останнього [Kool, 1993].

Сучасне систематичне положення *R. venosa* таке:

Надцарство: *Eucaryota* = Ядерні організми, або Еукаріоти.

Царство: *Animalia*, *Zoobiota* Linnaeus, 1758 = Тварини.

Підцарство: *Eumetazoa* Butschli, 1910 = Справжні багатоклітинні тварини.

Розділ: *Triploblastica* Lankester, 1877 = Тришарові.

Тип: *Mollusca* Linnaeus, 1758 = Молюски, м'якотілі.

Клас: *Gastropoda* Cuvier, 1797 = Черевоногі.

Підклас: *Prosobranchia* Milne-Edwards, 1848. Передньозяброві (або *Pectinibranchia* Blainville, 1814).

Ряд: *Bucciniformes* = Трубачообразні (*Hamiglossa* Gray, 1953).

Родина: *Thaididae* Jousseaumemacher, 1888 = Таїдові.

Рід: *Rapana* Schumacher, 1817 = Рапана.

Вид: *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) [= *Purpura venosa* Valenciennes, 1846] (рис. 2).

У літературі досі можна зустріти синоніми валідної у теперішній час (*Rapana venosa*) назви: *Purpura marginata* Valenciennes, 1846; *Pyrula bezoar* sensu Reeve, 1847, non Linnaeus, 1767 (Partim); *Rapana thomasi* Crosse, 1861; *Rapana bezoar japonica* Dunker, 1882; *Rapana pechiliensis* Grabau et King, 1928; *Rapana pontica* F



Рис. 2. Мушлі рапани: ліворуч – чорноморська рапана, праворуч – рапана з Дальнього сходу

2.2. Рапана як типовий представник передньозябрових червононогих молюсків

2.2.1. Мушля рапани

Мушля рапани, як і багатьох представників *Gastropoda*, має шарувату будову і складається з двох шарів – зовнішнього призматичного (остракум), з перпендикулярним стосовно поверхні мушлі розташуванням кристалів, і внутрішнього – пластинчастого, з паралельно розташованими лусочками.

Наявність в речовині внутрішнього шару помаранчевого пігменту визначає його червоно-помаранчеве забарвлення. Інтенсивність і тон забарвлення внутрішньої сторони устя можуть варіювати від світло-жовтого до помаранчевого, характеризуючи як індивідуальні риси особини, так і статеві, і вікові особливості рапани. На стадії активного росту, особливо у молодих особин з тонкою раковиною, внутрішній шар дуже тонкий, напівпрозорий і устя сіро-біле, спірально смугасте (рис. 3).



Рис. 3. Кольорові відмінності внутрішньої поверхні мушлі рапан різних вікових груп

Внутрішня поверхня устя при цьому має ребристість, відображаючи скульптуру зовнішнього боку мушлі. У зрілих особин первинна спіральна смугастість устя може зберігатися, зазвичай з наступною заміною білого забарвлення на жовте, а потім помаранчеве.

Чергування спіральних ребер і борозен зовнішнього шару мушлі створює хвилястий край устя, повторюючи хвилясту будову краю першої зони мантиї. Іноді ця хвилястість виражена досить сильно, формуючи зубчастий край устя. Відкладення в призматичному шарі коричневого пігменту, що концентрується у другому шарі мантиї, формує забарвлення зовнішнього боку мушлі. Характерним елементом пігментного малюнка мушлі рапани є розташовані на спіральних ребрах темно-коричневі (переривчасті) лінії. Розподіл пігменту в мушлі рапани відповідає його розподілу в клітинах епітелію зовнішньої поверхні мантиї, на якій чітко видно пігментні смуги, що йдуть перпендикулярно краю мантиї [Чухчин, 1970].

У будові мушлі черевоногих молюсків прийнято виділяти декілька елементів. **Завиток** утворений верхніми обертами мушлі. **Останній оберт** мушлі відкривається устям. Верхня частина завитка закінчується **вершиною**. На ній часто виявляється **зародкова раковина** (протоконх). **Шов** – кордон між двома оборотами. Зрощені стінки внутрішньої поверхні оборотів мушлі утворюють **колумеллу** (центральный стовпчик). У деяких раковин верхня частина обертів утворює так зване плече, яке може бути округлої, незграбної або

пологої форми. У верхній частині оберту може бути присутнім **пришовний майданчик**, що представляє собою сплющену ділянку, розташовану безпосередньо під швом. Найширша середня частина оберту носить назву **периферії**, а нижню частину останнього оберту називають **базою** мушлі. Боки вустя називають зовнішньою і внутрішньою губою. Передній і задній боки устя можуть бути витягнуті в передній (сіфональний) і задній вирости. Біля внутрішньої губи устя може розташовуватися пупок – поглиблення, через яке видно черевну частину першого оберту мушлі (рис. 4). Кілька перших верхніх обертів (1–3, іноді більше) іменуються ембріональними (або протоконхом), тому що вони вже є у молодих молюсків, що виходять з яйцевих (ембріональних) оболонок.

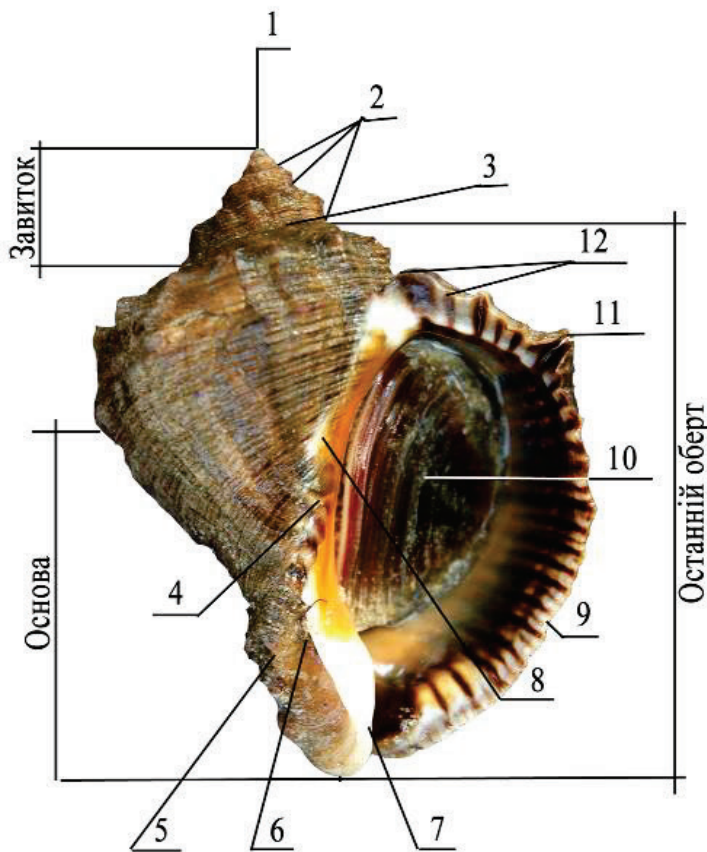
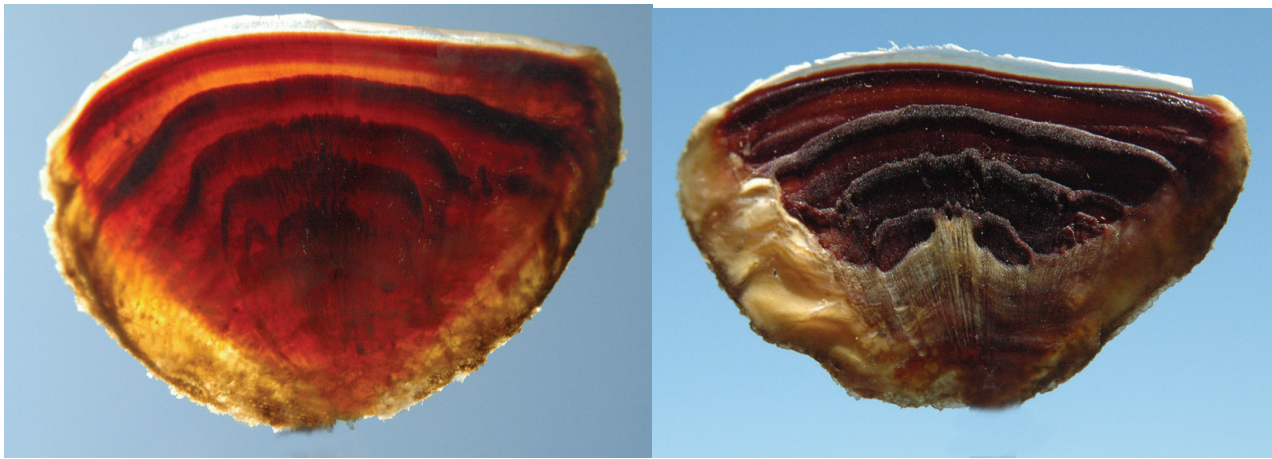


Рис. 4. Головні елементи мушлі червоного молюска на прикладі рапани:

- 1 – верхівка,
- 2 – оберти,
- 3 – шов,
- 4 – база мушлі,
- 5 – фасцилярний валик,
- 6 – пупок,
- 7 – сіфональний канал,
- 8 – внутрішня губа,
- 9 – зовнішня губа,
- 10 – оперкулум, кришечка,
- 11 – зубці наружної губи,
- 12 – плече.

Устя мушлі прикрите конхіоліновим оперкулумом (оперкулум, кришечка), що складається з рогоподібної речовини. Форма кришечки може бути досить різноманітною, але зазвичай відповідає формі устя (рис. 5).



1

2

**Рис. 5. Загальний вигляд оперкульому рапани з різних боків:
1 – зовнішня сторона, 2- внутрішня сторона**

У деяких випадках по оперкульому можливо визначити загальний вік молюска.

2.2. Основні структури м'якого тіла рапани та їх функції

Вилучення м'якого тіла рапани з мушлі. Прикметними ознаками рапани, як і всіх черевоногих, є втрата білатеральної симетрії (редуються праві органи мантийного комплексу) і наявність мушлі як цілісної частини куска складної архітектури, яка прикриває спину тварини. Крім того, за дії будь-якого подразника м'яке тіло молюска втягується всередину мушлі і стає дуже неподатливим. У зв'язку з цим, прижиттєве вилучення м'якого тіла з мушлі без пошкодження вкрай важке: доводиться або обережно розбивати раковину, або наркотизувати тварину. Найбільш простим і зручним способом є попереднє заморожування молюска при температурі не більше -18°C протягом доби. У такому стані матеріал можна зберігати до аналізу. Для дослідження м'яке тіло молюска після легкого відтаювання обережно витягують з мушлі і препарують на охолодженій поверхні (льод або інше пристосування), щоб запобігти суттєве нагрівання матеріалу.

Загальний огляд будови м'якого тіла рапани. Основні елементи м'якого тіла рапани, які розглянуті у цьому розділі, представлені на рис. 1–12, Додаток 1. М'яке тіло рапани складається з декількох основних частин:

- 1) голови;
- 2) тулуба, який розростається на спинну сторону у вигляді мішка – вісцерального (нутрощового) мішка;
- 3) ноги.

Голова у рапани невелика. Від голови вперед відходять два щупальці. З зовнішньої сторони щупалець розташовані очі. На передньому кінці голови під щупальцями є спеціальний отвір – рінхостом – з якого може висовуватися довгий хобот. Всередині хобота розміщуються ротова порожнина, глотка і передній відділ стравоходу. У глотці є спеціальна платівка – радула (терка). На радулі в три ряди (центральному та двох бокових) розташовуються добре розвинені зуби з численними зубчиками. За їх допомогою, а також складної і потужної мускулатури глотки, рапана може відгризати порівняно великі шматочки м'якого тіла жертви.

Нога являє собою непарний м'язистий відросток черевної стінки тіла з плоскою повзательною підошвою на ніжній поверхні. Нога у рапани дуже масивна, задній кінець її несе рогову кришечку. Залозисті клітини підошви виділяють слиз, яка служить для змащування ковзної поверхні при повзанні. Крім того, на передньому краю підошви розміщується передня педальна залоза. Секрет цієї залози має білкову природу і слугує для міцнішого прикріплення рапани до мушлі жертви. Тільки у самок на підошві ноги є ще одна залоза: вентральна педальна залоза. Її функція пов'язана з формуванням яйцевого кокона: завдяки цій залозі відбувається остаточне формування і затвердіння кокона, а також прикріплення його до субстрату. Пересування молюска здійснюється завдяки хвилеподібним скороченням ноги.

Вісцеральний мішок повністю прихований в мушлі, з її устя виступають тільки нога і голова. Вісцеральний мішок, як і мушля, асиметрично закручений в праву сторону. Основа тулуба оточена великою шкірною складкою – мантиєю. Між мантиєю і тілом формується мантийна порожнина. Лівий передній край мантиї витягується в два гребінці, що утворюють невеликий виріст – сифон, через який вода надходить у мантийну порожнину. Мантия виконує дві важливі функції. По-перше, вона служить для захисту м'якого тіла рапани від зовнішніх впливів, виділяючи слиз мукополісахаридної і білкової природи. По-друге, мантия бере участь у побудові та морфогенезі мушлі.

У мантийній порожнині на внутрішній поверхні мантиї лежать органи мантийного комплексу: ктенідій (зябра), осфрадій, гіпобранхіальна залоза, пряма кишка, нирка і серце. У мантийну порожнину відкриваються отвори задньої кишки, нирок і статевого апарату.

Від основи вісцерального мішка до другого оберту спіралі і ноги тягнеться щільний білуватий колюмелярний мускул, який прикріплюється до стовпчика мушлі. Колюмелярний мускул грає роль ретрактора, що втягує при небезпеці ногу і голову в раковину і закриває її устя кришечкою. Антагоністом ретрактора є шкірна мускулатура, скорочення якої викликає витягування з мушлі голови і тулуба.

Гіпобранхіальна залоза знаходиться в правій частині мантийної порожнини і складається з трьох відділів – двох бокових слизових і середнього пурпурового. Останній у живих рапан забарвлений в молочно-білий колір, а після смерті стає фіолетовим. Гіпобранхіальна залоза (її слизові відділи) виділяє слиз, який служить для очищення мантийної порожнини, особливо ктенідія і осфрадія, від сторонніх часток, що потрапили з потоком води. Крім слизу, в гіпобранхіальній залозі утворюється пурпур і дві активні у біологічному відношенні речовини: ентероамін (тирамін) і мурексін. Мурексін є отрутою, що надає сильну нікотинову і курареподібну дію на центральну нервову систему. Ентероамін, з одного боку, також є отрутою, з іншого – виступає як гормон. Роль пурпура у життєдіяльності молюска остаточно не з'ясована. Пурпур як **індигоїдна** сполука може бути токсичним для живих організмів. Припускають також, що пурпур є кінцевим продуктом обміну речовин, який індиферентний для молюска. Вироблення отрути в гіпобранхіальній залозі пов'язано з хижим способом життя рапани: отрута паралізує замикальні м'язи двостулкових молюсків (основної їжі рапани) і допомагає розкрити раковину.

Травна система. Травна система рапани складно влаштована і містить ротову порожнину, глотку, стравохід, шлунок, кишку і залози.

У зв'язку з хижим способом життя у рапани добре розвинені мускулатура глотки і зуби. Молоді рапани можуть проникати у тіло жертви через отвір, який вони просвердлюють у мушлі. Дорослі особини рапани відкривають мушлі двостулкових без

просвердлювання за допомогою ноги і вводять у тіло жертви отруйний секрет гіпобранхіальної залози.

Хоча стравохід, шлунок і частково кишка містять секреторні клітини, основна функція щодо виділення травних ферментів виконується залозами травної системи: 1) двома парами слинних (глоткових), 2) двома парами додаткових слинних, 3) органом Лейблейна (грушовидним органом), 4) «малиновою» залозою, 5) Лейблейнівською (стравохідною) залозою і 6) гепатопанкреасом (травною залозою, печінкою).

Протоки слинних і додаткових слинних залоз відкриваються у порожнину глотки. Слинні залози утворюють велику масу яскраво-жовтого кольору і секретують головним чином протеїнази. Додаткові слинні залози мають вигляд досить товстих, довгих трубок, закручених у клубки. Вони виділяють переважно слиз для змочування харчової грудки.

Орган Лейблейна розташовується на початку середнього відділу стравоходу і має вигляд розширення стравохідної трубки грушоподібної форми. Верхня його частина опоясується широким рожевим кільцем. «Малинова» залоза являє собою спіральні вигнуті рожеві смуги, що знаходяться за нервовими гангліями на стравохідній трубці і закінчуються у протока стравохідної залози. Орган Лейблейна і «малинова» залоза виробляють різні гідролітичні ферменти.

Лейблейнівська залоза у рапани дуже велика – це друга за величиною (після гепатопанкреаса) структура травної системи. Вона виконує багато функцій: 1) виробляє всі типи гідролітичних травних ферментів, 2) адсорбує споживні речовини, 3) резервує білки, жири та вуглеводи, 4) екскретує непотрібні організму сполуки, головним чином у формі ліпофусцинів. Аналогічну роль грає найбільша залоза травної системи – гепатопанкреас. Можливо також, що у гепатопанкреасі за допомогою особливих клітин здійснюється внутрішньоклітинне травлення.

Зовні на поверхні вісцеральної маси видно тільки дорсальну частину шлунку, стравохід та кишку, що підходять до шлунку, інша його частина прихована гепатопанкреасом. Шлунок у рапани відносно невеликий, він приймає участь у остаточному перетравленні їжі.

Кишка у рапани виконує незначну роль у процесі травлення, основне її призначення – вилучення неперетравлених залишків їжі. У

розширеній частині кишки – ректуме – відбувається обволікання фекальної грудки білковою оболонкою і формування фекалій.

Кровоносна система рапани. Кровоносна система незамкнута і складається з серця, артерій і вен. Артерії і вени пов'язані між собою частково через капіляри, частково – за допомогою великих порожнин – венозних синусів. Капілярна мережа розвинена головним чином у ктенідії.

Загальну схему кровоносної системи можна представити таким чином. Кров із серця потрапляє в аорту, розноситься по тілу і збирається у венозні синуси. З синусів вона надходить до нирки, а звідти більша частина крові йде через гіпобранхіальну залозу до ктенідію і потім повертається у серце. Частина крові йде від нирки до нефрідіальної залози, а потім до серця, оминаючи ктенідій.

Серце рапані складається з одного передсердя і одного шлуночка. Від заднього кінця шлуночка відходить товста аорта, яка відразу повертається вперед, йде у вигляді головної аорти під перикардієм, потім уздовж стравоходу і підходить до лейблейнівської залози. У задньої частини лейблейнівської залози від головної аорти відгалужуються артерії до колюмелярного мускулу, стравоходу і мантиї. У переднього кінця лейблейнівської залози від аорти відходять артерії, що йдуть у структури статевої системи, до зовнішніх покривів і у лейблейнівську залозу. При виході з лейблейнівської залози від аорти відгалужується товста педальна артерія, що йде до щупалець і хоботу.

Венозна система рапани представлена педально-головним синусом, вісцеральним, двома нирковими синусами і рено-бранхіальним синусом, а також венами, що несуть кров з синусів до передсердя. Педально-головний синус розташований в передній частині тіла і у нозі. Вісцеральний синус у вигляді судини тягнеться уздовж гепатопанкреасу. Один нирковий синус лежить під дном нирки, другий – на зовнішній поверхні нирки і продовжується у вигляді рено-бранхіального синуса, що розташований уздовж гіпобранхіальній залози. Усі синуси сполучаються між собою. Від рено-бранхіального синуса відходить судина, яка з'єднується з судиною, що йде до ктенідія (розташована ліворуч від ктенідія). Від цієї судини відходять капіляри до зябрових пелюсток, які об'єднуються у зяброву вену, що впадає у передсердя.

Кров рапани не має кольору. Дихальна функція крові здійснюється за рахунок пігменту гемоціаніну, що містить мідь, і розчинений у крові. У крові рапани є клітинні елементи – амебоцити. Амебоцити виконують трофічну, екскреторну та захисну функції.

Дихальна система. Органом дихання рапани служить єдиний ктенідій. Він складається з численних паралельно розташованих низьких зябрових листків, що мають вигляд тупокутного трикутника. Тупим кутом листки примикають до мантиї.

Війки, розташовані по краю зябрових листків, женуть вздовж них воду. Биттям війок на верхній боковій поверхні листків вода женеться між зябровими листками і омиває дихальний епітелій. Дихальний епітелій має пухку, складчасту будову, його клітини невеликої висоти. Це сприяє дифузії газів через поверхню епітелію зябрових листків. Сторонні частинки, що надійшли разом з водою, переміщуються віями до гіпобранхіальної залози, потім разом з її слизом викидаються назовні.

Екскреторна система. Організм рапани звільняється від продуктів обміну речовин різними шляхами: викиданням назовні, екскрецією, накопиченням в певних місцях. У дорослих молюсків екскрети можуть накопичуватися у вигляді пігментів у сполучній тканині і зовнішніх покривах. Екскреторну функцію виконують амебоцити і клітини травної системи. У рапани основним органом екскреції є нирка – нефрідій.

Нирка лежить позаду мантийної порожнини і має вигляд досить великого зеленувато-сірого мішка. Процес екскреції у нирках молюсків подібний до таких у хребетних і складається з двох етапів: 1) фільтрації крові та утворення первинної сечі, 2) реадсорбції. У морських молюсків немає необхідності реадсорбції з первинної сечі солей і води, але вони можуть реадсорбувати інші потрібні організму речовини. Основними азотистими продуктами екскреції є аміак, сечовина, сечова кислота, пурини (ксантин, гуанидин та ін.) і вільні амінокислоти. Твердими продуктами екскреції є пурини. Рідкі екскрети нирок містяться у вакуолях, тверді екскрети утворюють внутрішньоклітинні гранули.

Додатковим екскреторним органом рапани є анальна залоза. Вона являє собою густу мережу темних тубул над пурпуровим відділом гіпобранхіальної залози. Розміщення мережі тубул анальної

залози повністю збігається з межами пурпурного відділу гіпобранхіальної залози. Таке розташування вказує на те, що анальна заліза, ймовірно, служить для виведення продуктів обміну з гіпобранхіальної залози.

У лівому кутку ниркового мішка розташовується особливий орган – нефрідіальна залоза. Зроблено припущення, що ця залоза є органом осморегуляції.

Нервова система. Центральна нервова система рапани характеризується великою концентрацією гангліїв. Церебральні, педальні, плевральні і буккальні ганглії тісно зближені один з одним і утворюють вузьке нервово кільце, що лежить в головній області навкруг стравоходу. Нервово кільце оточене товстим шаром пухкої білої сполучної тканини.

Церебральні ганглії лежать над стравоходом і майже зливаються один з одним. Спереду до них примикають маленькі буккальні ганглії. Плевральні ганглії під стравоходом також зближені і з'єднуються широкими коннективами з церебральними гангліями. Найбільші, овальної форми, педальні ганглії розташовуються у верхній частині нервового кільця і з'єднуються широкими коннективами з плевральними та церебральними гангліями. Супраінтестинальний ганглій майже зливається з правим плевральним ганглієм, а субінтестинальний прилягає до лівого плевального. Від інтестинальних гангліїв відходять тонкі й довгі коннективи, які незабаром перехрещуються і йдуть до вісцеральних гангліїв. Вісцеральні ганглії лежать окремо від головного нервового кільця позаду задньої стінки мантийної порожнини між травною залозою і колюмеллярним м'язом.

Кожен ганглій іннервує певну область тіла рапани. Буккальні ганглії іннервують стравохід і глотку, церебральні – щупальці, очі, статоцисти, хобот і задній відділ голови. Плевральні ганглії посилають нерви до мантиї, колюмеллярного мускулу стінок вісцерального синуса, педальні – до ноги. Інтестинальні ганглії іннервують осфрадій, ктенідій і колюмеллярний мускул. Правий вісцеральний ганглій здійснює нервовий контроль за травною залозою, гонадою, перикардієм, шлуночком серця, аортою і ниркою, лівий – за зябровою веною і передсердям.

У рапани, як і інших безхребетних, нервові клітини розташовані по периферії гангліїв. Це пов'язано з відсутністю

капілярного кровопостачання гангліїв. Для нормального функціонування нервових клітин розвинена спеціальна система їх харчування за допомогою спеціальних трофічних клітин (клітини глії) і наявності в нервових клітинах великої кількості запасних гранул. Гранули містять глікоген, ліпіди і каротиноїди. У клітинах гангліїв рапани у великій кількості зустрічаються великі каротиноїдні гранули коричневого кольору. Каротиноїдні гранули знайдені в гангліях інших молюсків, але тільки у рапани вони досягають великих розмірів і зустрічаються у значній кількості. Полісахариди і ліпіди є трофічним матеріалом, каротиноїди беруть участь у диханні нервових клітин. При тривалому голодуванні кількість гранул в нервових клітинах рапани зменшується.

Деякі нервові клітини виявляють нейросекреторну активність, якій приписується ендокринна роль. Нейросекреція забезпечує регуляцію різних сторін життєдіяльності молюска: обміну речовин, розмноження, росту та ін.

Органи чуття. Основними органами чуття у рапани є осфрадії, очі і статоцисти. Крім цих органів, що виконують роль дистантних рецепторів, під епітелієм зовнішніх покривів розкидані чутливі клітини з вільними нервовими закінченнями, з якими пов'язаний дотик. Найбільша кількість таких чутливих клітин спостерігається у щупальцях і сифоні.

Осфрадій розташований в мантийній порожнині поруч з ктенідієм. Осфрадій є дистантним органом хімічного почуття. За його допомогою рапана може уловлювати запахи на досить великій відстані.

Око рапани складно влаштоване і являє собою оптичний пухирець, розташований в середній частині щупальця. Оптичний пухирець покритий зовнішньої рогівкою, під якою знаходиться прозора внутрішня рогівка з колагенових волокон. Оптичний пухирець вистелений шаром світлочутливих клітин, що утворюють сітківку, а усередині пухирця є сферичний прозорий кришталік, занурений в склоподібне тіло.

Статоцисти виконують роль органів рівноваги. Вони являють собою два невеликих пухирця, що розташовані під педальними гангліями. Усередині заповнених рідиною статоцистів містяться отоліти (статоліти) – мінералізовані утворення, які при зміні положення тіла зміщуються, подразнюючи війчасті чутливі клітини

епітелію статоцистів. Від них нервовий імпульс передається по нервових волокнах до центральної нервової системи, викликаючи рухову реакцію організму до відновлення рівноваги.

Статева система. Рапана є роздільностатевою твариною. Її статева система складно диференційована і пристосована до внутрішнього запліднення і відкладання самками шкірястих коконів.

Чоловіча гонада – сім'яник – у зрілих самців являє собою утворення помаранчевого кольору, що займає верхню частину вісцерального мішка і лежить над гепатопанкреасом. У сім'яниках відбувається формування сперматозоїдів. На відміну від ряду інших муріцид у рапани немає вираженого диморфізму сперматозоїдів. Від сім'яника відходить протока (сім'япровід), яка направляється до додаткової залози статевого тракту – простати. Сім'япровід ділиться на два відділи. Перший, задній відділ представляє з себе товсту звиту трубку з численними ампулами, що містять сперматозоїди і поживні клітини. Ампули служать не тільки в якості резервуарів для зрілих сперматозоїдів, тут відбувається фагоцитоз зайвих і ослаблених сперматозоїдів. Другий, передній відділ сім'япроводу представлений у вигляді короткої тонкої трубки без ампул. Від простати протока направляється до пеніса, розташованого на передньому кінці тіла.

У самиць рапани статева система добре розвинена. Жіноча гонада – яєчник – розташована в тому ж місці, що й сім'яник, і зовнішнє відрізняється від сім'яника яскраво-жовтим кольором. У яєчнику відбувається утворення і дозрівання жіночих гамет - ооцитів. Яйцепровід проходить по колюмелярній стороні тулуба, в області нирки підходить до заднього кінця білкової залози і відкривається в її порожнину. Білкова залоза являє собою щільну масу сіруватого кольору, розташовану в правій стороні тулуба. У білковій залозі ооцити обробляються спеціальним секретом цієї залози.

Далі шляхи, по яким проходять яйця, направляються до капсульної залози з широким відгалуженням до так званої залози, «що заковтує». Капсульна залоза у вигляді великого овально-подовженого жовтого тіла лежить поруч з білковою залозою. Залоза, «що заковтує», розташовується між білковою і капсульною залозами. Це досить велике, коричневого кольору утворення прилягає до внутрішніх стінок цих залоз і ззовні його не видно.

У залозі, «що заковтує», відбувається фагоцитоз зайвих і ослаблених сперматозоїдів і яєць. У капсульній залозі відбувається

формування яєчного кокона. Можливо, у капсульній залозі яйця запліднюються.

На передньому кінці капсульної залози її внутрішній канал впадає в вагіну, що закінчується зовнішнім статевим отвором. При впадінні внутрішнього каналу капсульної залози у вагіну є м'язистий мішок, що виконує функцію сім'яприймача.

Остаточне формування яйцевого кокона відбувається у вентральній педальній залозі ноги. Після закінчення формування капсули рапана звільняє її з педальної залози і пересуває ногу на невелику відстань. Слідом за цим подається нова капсула. Пересування ноги і подача нової капсули відбувається протягом 2-3 хвилин. Прикріплюючи до субстрату капсулу за капсулою правильними рядами, рапана робить великі кладки до сотні коконів. Цілком сформована яйцева капсула має форму, що характеризується видовою специфічністю.

2.3. Розмноження та розвиток рапани

Рапани розмножуються в літню пору року, в липні-вересні. У кожній яйцевій капсулі міститься 200-1000 великих круглих яєць жовтуватого кольору діаметром до 500 мкм (рис. 6). Цікавою особливістю яєць рапани є наявність в них пурпуру, що захищає їх від поїдання. Яйця дуже багаті білковими гранулами і жировими краплями, що служать для харчування ембріонів. Усі яйця рівноцінні, поживних яєць, які не дають ембріонів, немає. Середня плодючість складає до 200-400 тис. яєць на одну самку (рис. 13, Додаток 1). У рапани, хоча вона і має обмежений період розмноження, під час нересту не відбувається повного вимету статевих продуктів. У будь-який час року гонада містить стиглі ооцити або спермії, змінюється тільки співвідношення стиглих і молодих клітин. Восени, після закінчення нересту кількість стиглих ооцитів або сперматозоїдів зменшується, а кількість оогонієв і молодих ооцитів або сперматогонієв і сперматоцитів збільшується.

Протягом місяця яйця рапани розвиваються всередині шкірястого кокона до стадії повністю сформованих личинок. Оскільки яйця багаті жовтком, дроблення нерівномірне. При першому і другому дробленні спостерігається утворення **полярних лопастей**. Гастрюляція здійснюється шляхом епіболії. Епіболія – один зі

способів гастрюляції, який характеризується обростанням вегетативної частини бластули малими бластомерами анімальної частини. Останні мають більш інтенсивну проліферацію. У розвитку ембріонів спостерігається формування особливих бічних жовточних виростів, які не зустрічаються у інших черевоногих молюсків.

Через місяць з коконів виходять личинки-велігери з мушлею і дволопасним велюмом. Велюм – парус, орган руху личинок, виступаючий з мушлі, облямований рядами війок. Личинки тривалий час живуть в планктоні і виростають з 400 мкм до 900 мкм. Спочатку мушля має один з чвертю оборот і світло-коричнєве забарвлення з темними горбиками. За період пелагічного існування кількість обертів мушлі збільшується до двох з половиною, нижній кінець мушлі витягується в сіфональний виріст, велюм набуває 4 лопасті. Нога личинки має трикутну форму.



Рис. 6. Кокони рапани з яйцями

Личинка має добре сформовану травну систему: стравохід, шлунок, гепатопанкреас і кишку. У ембріонів і личинок рапани личинкові нирки не досягають таких великих розмірів, як у інших молюсків, що розвиваються всередині кокона. Слабкий розвиток личинкових нирок у рапани, ймовірно, пов'язаний з наявністю особливих жовточних виростів. Недостатній розвиток личинкових нирок у личинок рапани компенсується значним розвитком анальної нирки і більш ранньою її появою.

Особливістю личинок рапани є те, що у клітинах печінки міститься велика жирова вакуоль. Накопичення запасних поживних речовин в печінці личинки у вигляді жиру є пристосуванням, що служить для зменшення питомої ваги личинок під час пелагічного існування. Після осідання личинок і переходу до донного способу життя це пристосування стає непотрібним, і запасні поживні речовини відкладаються в печінці, в основному вже у вигляді білкових гранул. Таким чином, при переході рапани від планктонного життя до донного відбувається зміна характеру обміну речовин, домінування жирового обміну у пелагічних личинок заміщується перевагою білкового обміну у донних.

Перший тиждень після виходу личинки з кокона у них спостерігається змішане харчування: за рахунок запасних структур і заковтування з води зважених поживних часток. Потім єдиним джерелом їжі стає планктон і детрит. Перетравлення їжі відбувається в шлунку (порожнинне травлення) і в печінці (внутрішньоклітинне травлення).

За період пелагічного існування личинки рапани не тільки збільшуються в розмірах, але і піддаються частковому метаморфозу. У пізньої личинки з'являються гіпобранхіальна залоза, ктенідій і осфрадії, в передньому відділі стравоходу диференціюється глотка з теркою.

Перед осіданням личинки рапани починають повзати по дну, час від часу спливаючи. Після втрати велюма личинки повністю переходять до донного способу і починають дуже швидко рости. Відразу ж після осідання рапана починає вести хижий спосіб життя. Відбувається подальше диференціювання травного тракту: формується хобот, орган Лейбейна, слинні та лейбейнівська залози. Молоді рапани, на відміну від дорослих, які відкривають стулки молюсків, діючи на них отрутою, просвердлюють у жертви круглі отвори.



3. МОРФОМЕТРИЧНИЙ ОПИС РАПАНИ

3.1. Методика збору та попередньої обробки матеріалу

Вивчення різноманітних груп гідробіонтів пов'язано, у першу чергу, з різноманітними труднощами при зборі матеріалу, особливо коли однією з задач стоїть вивчення чисельності та розподілу досліджуваної тварини у природньому середовищі. У багатьох випадках буває дуже складно відловити чи зібрати розріджені на великій площі дна об'єкти дослідження. Збір матеріалу з плавзасобів майже ніколи не є достатньо достовірним, а можливості у дослідника наочно спостерігати і збирати під водою тварин не є, **на жаль**, загальноприйнятими.

При вивченні підводного світу все найчастіше використовують водолазне обладнання. Дуже важливо те, що за допомогою водолазного спорядження гідробіолог має можливість проводити підводні спостереження за тваринами та збір матеріалу в природній обстановці, подібно до того, як зоологи ведуть спостереження за тваринами на суші.

Рапани, що відносяться до рухомої частини бентосу, розподіляються на морському дні дуже нерівномірно. Більшу частину року у Чорному морі вони з різним ступенем активності переміщуються по субстратах дна, найчастіше по камінню з мідіями, але при різкій зміні гідрологічних умов швидко зариваються у мул чи пісок. У зимні місяці рапана глибоко закопується і проводить весь час у майже нерухомому стані. Пошук і збір рапан у зимовий період дуже складний, тому відомості про рапан у зимовий період у літературі відсутні.

Під час підводних занурень візуально фіксується чисельність і розподіл рапан на дні. Досліджується підводний ландшафт і характер ґрунту, якому віддавали перевагу рапани. Збір рапан проводиться безвибірково, тобто з зазначеної частини дна збирають усіх знайдених тварин, в тому числі і дрібних. Ураховуючи, що найдрібніших рапан побачити на дні дуже складно, при подальшому розрахуванні чисельності необхідно робити поправки чи досліджувати молодих особин окремо.

Для подальшої обробки та вивчення розмірно-масових характеристик молюсків їх треба видалити з мушлі. Для цього

використовують метод глибокої заморозки. Усіх без винятку тварин поміщають до морозильної камери та охолоджують до температури 17°C на протязі декількох діб. У подальшому, після відтавання, м'яке тіло молюска легко витягується з мушлі і використовується для визначення розмірних і масових характеристик, визначення статі, а раковина – для визначення віку. За одержаними даними проводиться аналіз віково-статевої та фенотипової структури популяції.

Необхідною умовою успішного вивчення молюска є обов'язковий попередній перегляд зібраного матеріалу та пошук молюсків з відхиленнями від нормального розвитку.

Кожна зібрана проба обов'язково повинна мати робочу етикетку. На етикетках, що заповнюються простим олівцем чи водостійкою пастою, вказують дату, місце збору, тип водойми, номер проби, прізвище того, хто збирав матеріал, та іншу необхідну інформацію (див. приклад). Етикетки бажано робити на пергаменті або на якісному папері, який не розмокає у воді.

Ці ж відомості фіксуються у польовому щоденнику, до якого заносять також результати гідрохімічних вимірювань, температуру води та повітря, за необхідності – рисунки, опис водойми та місця збору, його фонові рослинності та інших особливостей.

3.2. Основні показники морфометричного дослідження рапани

При вивченні морфологічних та масових ознак рапани використовують показники, які вимірюють за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм, та лабораторних чи електронних вагів з точністю до 0,1 г. Найчастіше у науковій літературі використовують наступні скорочення показників (рис. 7):

H – висота мушлі (Height of shell);

W – ширина (діаметр) мушлі (Width of shell);

Ha – висота устя (Height of aperture);

Wa – ширина устя (Width of aperture);

Hw – висота останнього обороту (Height of last (body) whorl);

Hs – висота завітка (Height of spire);

a – апікальний угол (apical angle);

M_{1-4} – відповідно, загальна маса молюска (включаючи мушлю), маса мушлі, сира маса м'якого тіла, маса білого тіла молюска.

W/H – відношення ширини мушлі до її висоти;

Ha/H – відношення висоти устя до висоти мушлі;

Wa/Ha – відношення ширини устя до його висоти;

M_2/H – відношення маси мушлі до її висоти.

Відношення ширини мушлі до її висоти (W/H) характеризує габітус молюска, відношення загальної маси до висоти мушлі (M_2/H) відображає масивність мушлі. У деяких випадках вимірюється товщина мушлі у середній частині губи на відстані 5 мм від її края.

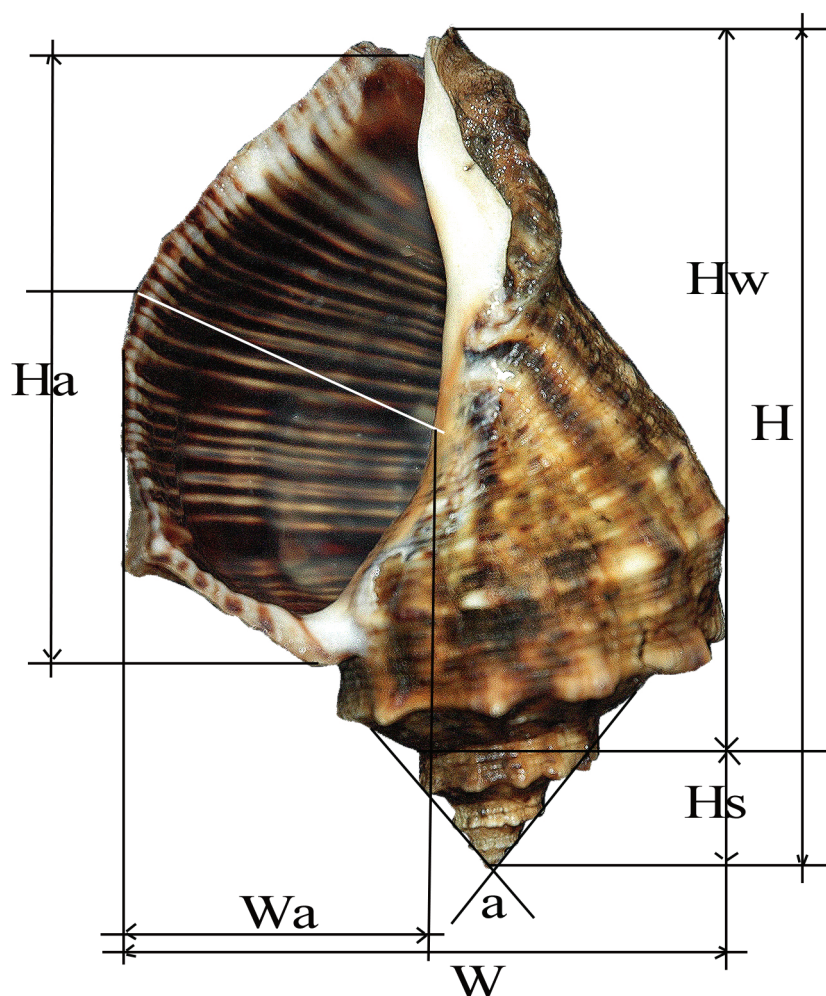


Рис. 7. Основні показники мушлі рапани, що вимірюються

Також розраховують коефіцієнт угодованості ($K_{\text{угод.}}$) молюска ($K_{\text{угод.}} = 100 \times M_{\text{р-мт}} / H^3$, де маса м'якого тіла в г, висота мушлі – в см) і масивність мушлі по відношенню маси мушлі до її висоти ($M_{\text{р-р}} / H$, де маса раковини в г, висота – в см).

Вік молюсків визначають по річним віковим міткам на поверхні мушлі (чи на розпилах мушлі) (рис. 8).

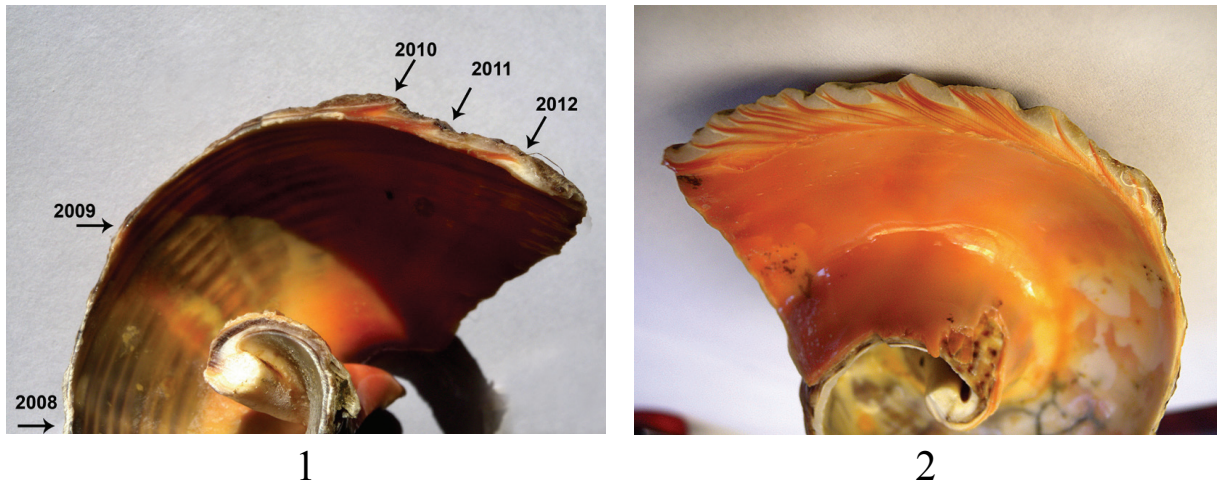


Рис. 8. Вікові нерестові мітки на поперечному розпилі мушлі *Raparana venosa* з Одеської затоки (1) і острова Змийний (2)

Метод оснований на підрахунку річних нерестових міток, що визначаються по зупинкам зростання мушлі та потовщення її края зі зміною кольору за рахунок переривання пігментації. Оскільки перша нерестова мітка закладається у віці 2+ років, то загальний вік особини визначають по формулі $n+2+$ (для літнього, зимового періодів та на весні), де n – кількість нерестових міток.



4. МАТЕМАТИЧНА ОБРОБКА ДАНИХ

Як відомо, проведення біологічного дослідження повинно провадитися у наступні етапи:

1. Планування експерименту;
2. Первинна цифрова обробка матеріалів – проведення вимірювань, формування масиву даних;
3. Статистична обробка результатів дослідження.

Перші два етапи зазвичай не викликають особливих труднощів та різночитань, у той час як вибір адекватних і потужних методів статистичних розрахунків не завжди є очевидним. Незважаючи на значну кількість підручників та посібників, присвячених застосуванню математичних методів у біологічних дослідженнях, навіть первинні обов'язкові етапи упорядкування експериментальних даних можуть викликати певні труднощі у початківців і студентів.

4.1. Упорядкування даних. Формування варіаційних рядів

Як відомо, статистичний аналіз застосовують при аналізі груп, починаючи з двох об'єктів. Об'єкти можуть бути охарактеризовані певними особливостями, які роблять їх відмінними від інших об'єктів – ознаками. Для статистичного аналізу ознаки виражають за допомогою чисел, які називаються датами, або спостереженнями. Дати об'єднують у сукупність. Розрізняють генеральні та вибіркові сукупності. Важливо розуміти, що вибірка сукупність є частиною генеральної сукупності, яка взята для дослідження за певними правилами.

Впорядкований розподіл одиниць сукупності на групи за якоюсь однією ознакою називається рядом розподілу. При цьому ознака може бути як кількісною, тоді ряд називається варіаційним, так і якісною, тоді ряд називають атрибутивним.

Будь-який ряд розподілу характеризується двома елементами:

- Варіанта (x_i) - це окремі значення ознаки одиниці вибіркової сукупності. Для варіаційного ряду варіанта приймає числові значення, для атрибутивного – якісні.

- Частота (n_i) - число, яке показує, скільки разів зустрічається те чи інше значення ознаки.

Варіаційний ряд може бути:

- Дискретним, коли досліджувана ознака характеризується певним числом (як правило, цілим).

- Інтервальним, коли визначені межі «від» і «до» для ознаки, що безперервно варіює. Кількість інтервалів у варіаційному ряді визначають за формулою Старджеса:

$$k = 1 + 3,322 \lg(n) \text{ або } k = 5 \lg(n), \text{ якщо } n > 100.$$

де k – число інтервалів, n – обсяг вибірки.

Довжину інтервалу визначають за формулою:

$$\lambda = \frac{R}{k}, \text{ де } R - \text{розмах мінливості } R = x_{\max} - x_{\min}$$

Графічно варіаційні ряди можна представити як у вигляді гістограми (над кожним інтервалом інтервального ряду вибудовується «стовпчик» висоти, що відповідає частоті в цьому інтервалі), полігону розподілу (ламана лінія, що з'єднує точки $(x_i; n_i)$ або кумуляти (будується за накопиченими частотами, тобто для кожного значення ознаки береться частота появи у сукупності об'єктів зі значенням ознаки меншим даного).

У табл. 1 наведено первинні дані – результати вимірювання загальної маси самиць і самців рапани. На їх прикладі розглянемо процедуру математичної обробки біологічних даних.

Таблиця 1

Показники загальної маси (г) тіла рапани (*R. venosa*)

Самиці				Самці			
88,30	89,66	97,06	96,80	106,12	105,22	81,60	80,49
80,70	95,09	95,72	98,29	91,53	81,88	76,99	105,63
63,76	70,19	91,17	82,32	103,07	129,99	83,59	73,78
56,47	77,16	72,31	83,88	91,80	87,16	76,47	64,22
75,97	72,93	88,72	91,30	90,68	84,03	68,59	77,21
71,80	82,86	48,24	71,03	99,40	60,53	73,47	63,35
58,60	92,19	80,42	75,89	87,57	77,02	68,08	109,06
75,06	92,22	79,66	72,74	98,12	70,25	95,53	93,42
82,43	74,08	79,37	58,57	95,78	71,69	84,49	77,47
81,99	84,21	90,45	57,28	91,87	74,66	92,49	91,24

Приклад:

Побудувати варіаційний рівноінтервальний ряд для наступних масивів даних про загальну масу тіла рапан взагалі (усі дані) та самиць (I масив) і самців (II масив) окремо.

Для побудови інтервального варіаційного ряду перш за все потрібно визначити розмах мінливості за формулою $R = x_{\max} - x_{\min}$.

Для загальної вибірки молюсків – $R = 129,99 - 48,24 = 81,45$.

Для самиць розмах мінливості $R_{\text{♀}} = 98,29 - 48,24 = 50,05$.

Для самців розмах мінливості $R_{\text{♂}} = 129,99 - 60,53 = 69,46$.

За формулою Старджеса визначити приблизне число класів, на які можуть бути розбиті дані сукупності. Так як в обох масивах вибірка складає 40 дат, разом 80, то можна скористатися першим варіантом формули Старджеса $k = 5 \lg(n) = 1 + 3,322 \cdot 1,6 = 6,32 \approx 7$.

Останній етап – розрахувати значення класового інтервалу за формулою $\lambda = \frac{R}{k}$;

$$\lambda = \frac{81,45}{8} = 11,64.$$

$$\lambda_{\text{♀}} = \frac{50,05}{8} = 7,15 \text{ та } \lambda_{\text{♂}} = \frac{69,46}{8} = 9,92.$$

Зрозуміло, що у даному випадку логічною є побудова інтервалів розподілів з однаковою кількістю класів. З досвіду відомо, що найкраще, якщо класовий інтервал дорівнює одиниці, або числу, що кратне 2, 5, 10. У наведеному прикладі для обох масивів даних найбільш виправданим буде значення класового інтервалу, що дорівнює 10.

Наступним етапом є визначення меж класів. Нижня межа першого класу має бути меншою за мінімальну дату, верхня межа останнього класу – більшою за максимальну. Повинно пам'ятати, що усі інтервали повинні бути рівновеликими і не повинні перекриватися. При виборі меж класових інтервалів також треба керуватися міркуваннями зручності.

Для двох досліджуваних масивів, узятих з однієї вибірки даних, найнижчим значенням ознаки є 48,24 г (для самиць), найвищим – 129,99 г. (для самців). Таким чином, за нижню межу зручно взяти число 40, а за верхню – 130. Після розмічення меж класів потрібно

розставити дані – усі дані розглядаються по черзі, і кожна вноситься у відповідний класовий інтервал. Також можна скористатися комп'ютерними програмами, зокрема *Excel*, в якому передбачена досить зручна надбудова «Пакет аналізу». Для обчислення окремих та кумулятивних частот даних використовують засіб аналізу «Гістограма» (рис. 9).

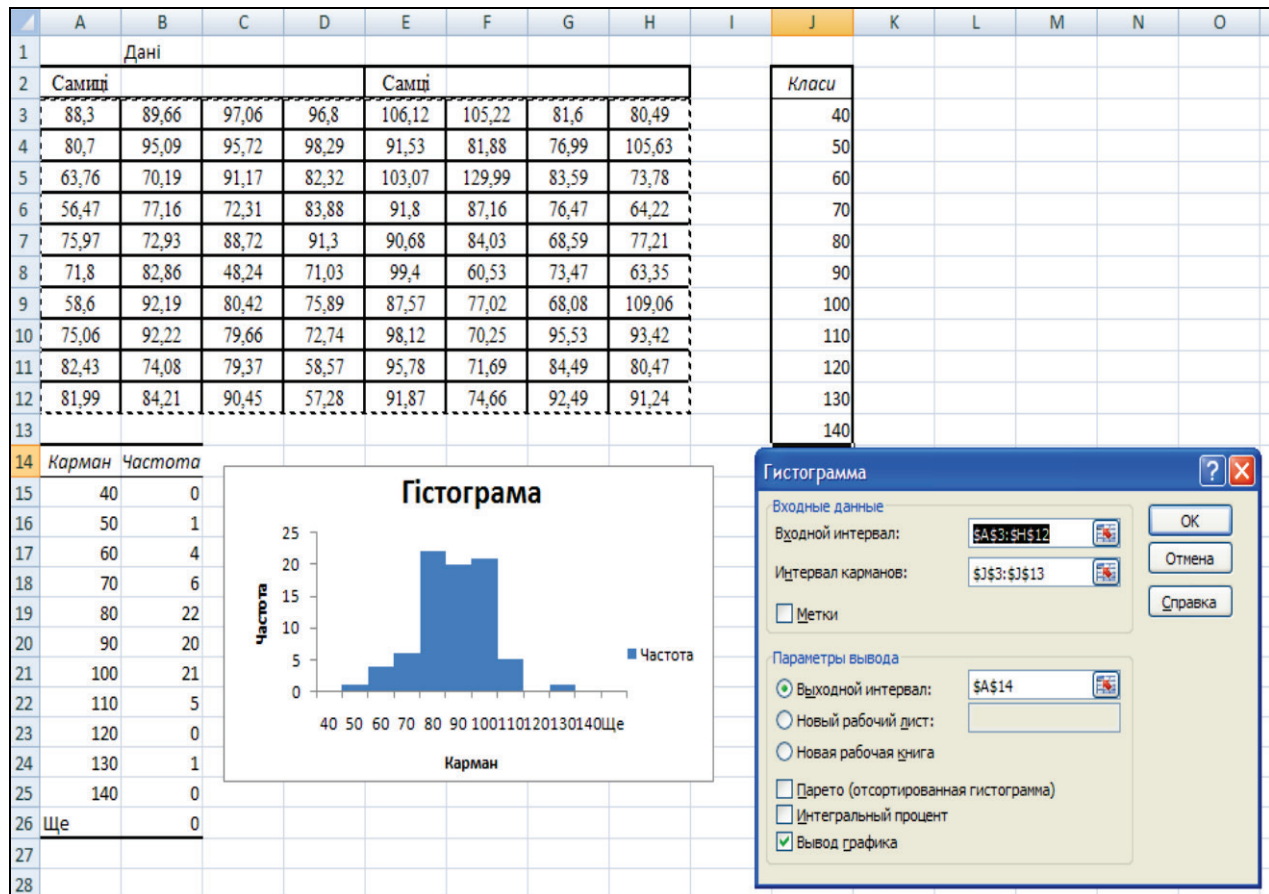


Рис. 9. Скріншот *Excel*, зроблений під час побудови інтервального варіаційного ряду розподілу за ознакою «загальна маса тіла» рапани

На рис. 10 наведена гістограма розподілу ознаки «загальна маса тіла рапани» взагалі та стовпчаста діаграма розподілів цієї ознаки серед самиць та самців окремо. Гістограма складається із серії стовпців, кожен з яких представляє частоту спостережень в одному із класів розподілу. Вона відображає розподіл об'єктів однієї категорії з різним ступенем розвитку кількісної ознаки.

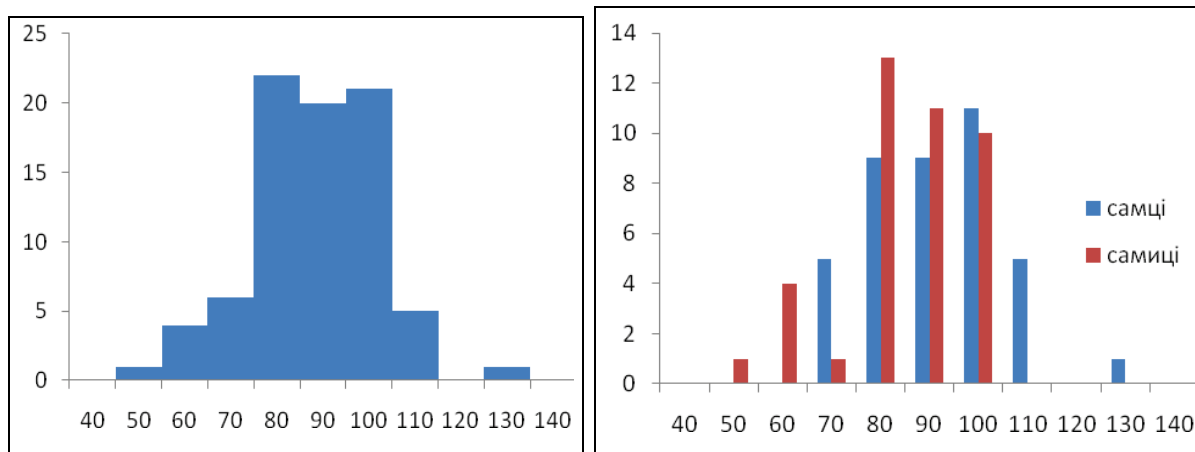


Рис. 10. Гістограма (а) та стовпчаста діаграма (б) розподілів ознаки «загальна маса тіла» у рапани

Стовпці одного тону або кольору розташовують без інтервалів, що відрізняє гістограму від стовпчастої діаграми. За побудови стовпчастої діаграми по одній осі відкладають частоти (частки, відсотки – в інших випадках), а по іншій – категорії об'єктів. Висота стовпця відповідає частоті об'єктів з певною ознакою.

4.2. Статистичні показники сукупності

Варіаційні ряди та їх графіки дають наочне уявлення про варіювання ознак, але вони не є достатніми для повного опису об'єктів. Побудова варіаційного ряду є лише першим етапом проведення статистичного аналізу для будь-якого біологічного дослідження. Для більш детального вивчення матеріалу потрібні особливі логічно та теоретично обґрунтовані числові показники, що носять назву «статистичні характеристики» і відображають загальні властивості даної сукупності. Ці показники покликані представити загальну картину, продемонструвати тенденцію розвитку процесу чи явища, нівелюючи при цьому випадкові індивідуальні відхилення. Також вони дозволяють порівнювати варіаційні ряди і є підґрунтям для впровадження більш складного та повного математичного аналізу статистичної сукупності. Для докладного ознайомлення з математичним підґрунтям необхідно звернутися до підручників, що присвячені питанням біологічної статистики, наприклад «Біометрія» Г. Ф. Лакина чи «Статистичні методи в біології» Л. О. Атраментової та О. М. Утєвської.

Розподіли різних сукупностей розрізняються положенням на шкалі значень ознаки та ступенем відхилення дат від центру. Відповідно до цього виділяють дві групи статистичних показників – характеристики положення та показники варіації.

4.2.1. Характеристики положення

Характеристики положення відображають рівень розвитку ознаки у певній сукупності, або центральні тенденції. До цих характеристик належать середні величини – середня арифметична, мода, медіана.

Середні величини є центром розподілу, навколо якого групуються усі дати статистичної сукупності. Вони описують групу в цілому, характеризуючи рівень ознаки одним числом. Правильно обрана середня величина адекватно відображає групу. Найбільш часто використовують середню арифметичну. Ще дві характеристики розподілу – це мода і медіана, які зручно використовувати, якщо дані представлені в умовних балах або рангах.

Середня арифметична. Формула середньої арифметичної – сума всіх дат, що поділена на їх кількість

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n},$$

де x – окремі дати, а n – кількість дат. Похибка середньої

арифметичної $s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$, де s – стандартне відхилення.

Розрахунок середніх арифметичних для нашого прикладу дав наступні результати:

Середня арифметична досліджуваної ознаки «загальна маса тіла» у рапани $\bar{x} = 82,66 \pm 1,55$. Середні арифметичні цієї ознаки для самиць і самців відповідно дорівнюють $\bar{x}_{\text{♀}} = 79,42 \pm 1,98$ та $\bar{x}_{\text{♂}} = 85,96 \pm 2,30$.

Середню арифметичну можна розрахувати автоматично за допомогою програми *Excel* СРЗНАЧ (массив данных).

Мода – це дата, яка найчастіше зустрічається у сукупності. На графіку модальне значення відповідає найвищому пункту розподілу. Найбільш чисельний клас називають модальним. У розподілі може

бути більше, ніж одна мода. Такий розподіл називають полімодальним. Багатовершинність графіка свідчить про гетерогенність сукупності. Мода може характеризувати як якісні, так і кількісні дані. У безінтервальних рядах моду визначають за найбільшою частотою, в інтервальних моду розраховують за формулою:

$$Mo = x_{\text{нижч}} + \lambda \left(\frac{f_2 - f_1}{2f_2 - f_1 + f_3} \right), \text{ де } x_{\text{нижч}} - \text{нижча межа модального}$$

класу, f_1 – частота попереднього перед модальним класом, f_2 - частота модального класу, f_3 - частота наступного за модальним класу, λ - ширина класового інтервалу.

Інтервальні ряди розподілу досліджуваної ознаки у рапан згідно статевої належності наведено у табл. 2.

Таблиця 2

Частота стривальності ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани

Величина ознаки, г	Частота стривальності ознаки	
	Самиці	Самці
40	0	0
50	1	0
60	4	0
70	1	5
80	13	9
90	11	9
100	10	11
110	0	5
120	0	0
130	0	1

Для даних про загальну масу тіла самиць і самців рапани моди відповідно складають:

$$Mo_{\text{♀}} = 80 + 10 \left(\frac{13 - 1}{2 \cdot 13 - 1 + 11} \right) = 83,33$$

$$Mo_{\text{♂}} = 100 + 10 \left(\frac{11 - 8}{2 \cdot 11 - 8 + 5} \right) = 105,56$$

Моду можна розрахувати автоматично за допомогою програми *Excel* МОДА (массив даних).

Медіана – це дата, яка поділяє розподіл навпіл. До медіани знаходяться перші 50 % даних, другі 50 знаходяться за нею. На значення медіани слабше, ніж на середню арифметичну, впливають дати, що випадають. Також її зручно використовувати для характеристики дуже асиметричних розподілів. Медіану для інтервального ряду знаходять за наступною формулою:

$$Mn = x_{\text{нижч}} + \lambda \left(\frac{\frac{n}{2} - \sum f_{\text{поперед}}}{f_{\text{медіан}}} \right), \text{ де } x_{\text{нижч}} - \text{нижча межа модального}$$

класу, $\sum f_{\text{поперед}}$ – сума частот усіх класів, що розташовані перед медіанним класом, $f_{\text{медіан}}$ – частота медіанного класу.

Для зручності визначення медіан ознаки «загальна маса тіла» у самців і самиць рапани таблицю 2 перероблюють наступним чином (табл. 3):

Таблиця 3

Робоча таблиця для розрахунку медіани

Класи	39-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110	111-120	121-130
Самиці	0	1	4	1	13	11	10	0	0	0
Самці	0	0	0	5	9	9	11	5	0	1

Перш за все, визначають інтервал, у якому повинна бути медіана (медіана належить до того класу, після якого сума частот починає перевищувати $\frac{n}{2}$). У наведених прикладах $n=40$ як у випадку самиць, так і самців. Таким чином, сумуючі дані по класам, отримуємо для самиць:

$$1+4=5$$

$$1+4+1=6$$

$$1+4+1+13=19$$

$$1+4+1+13+11=30 - \text{медіана належить до класу «81-90»}.$$

Нижня межа класу, до якого належить медіана $x_{\text{нижч}}=81$, сума частот усіх класів, що знаходяться перед медіанним $\sum f_{\text{поперед}} = 19$, $f_{\text{медіан}} = 11$. Ширина класового інтервалу 10.

$$Mn_{\text{♀}} = 81 + 10\left(\frac{20-19}{11}\right) = 81,91$$

Проведення аналогічних розрахунків для самців дають наступне значення медіани:

$$Mn_{\text{♂}} = 81 + 10\left(\frac{20-14}{9}\right) = 87,67$$

Медіану можна розрахувати автоматично за допомогою програми *Excel* МЕДИАНА (массив даних).

4.2.2. Показники варіювання

Потрібно пам'ятати, що при обчисленні середніх величин інформація про різноманіття об'єктів у групі втрачається. Середні величини не дають уявлення про мінливість тієї чи іншої ознаки, тобто про розсіювання дат навколо центру розподілу. До цих важливих показників відносяться розмах варіації, дисперсія, стандартне відхилення та коефіцієнт варіації.

Межі та розмах варіації R_{Lim} . Максимальне і мінімальне значення ознаки в групі називаються межами варіації. Різницю між максимальною і мінімальною датами виражає розмах $R = x_{\max} - x_{\min}$. Межі і розмах варіації ознаки «загальна маса тіла» для досліджуваних масивів даних наступний:

$$R_{Lim_{\text{♀}}} = 98,29 - 48,24 = 50,05$$

$$R_{Lim_{\text{♂}}} = 129,99 - 60,53 = 69,46$$

Стандартне (середньоквадратичне) відхилення (у різних посібниках позначається як « s » чи « σ ») є найбільш зручною мірою різноманітності. Розраховується за формулою:

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1}},$$

де x – окрема дата, $\bar{x}$ – середнє арифметичне, n – кількість дат.

Статистична похибка стандартного відхилення $s_s = \frac{s}{\sqrt{2n}}$, где s – стандартне відхилення, n - обсяг вибірки.

Для розрахунків за допомогою калькулятора зручно використовувати робочу формулу $s(\sigma) = \sqrt{\frac{\sum x_i - \frac{(\sum x_i)^2}{n}}{n-1}}$ [Рокицкий, 1973].

Для автоматичного розрахунку середньоквадратичного відхилення у *Excel* існує функція СТАНДОТКЛОН (*массив данных*).

Стандартне відхилення виражається у тих же одиницях, що й сама ознака. У нашому випадку стандартне відхилення для ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани дорівнює відповідно:

$$s_{\text{♀}} = 12,50$$

$$s_{\text{♂}} = 14,56$$

Дисперсія – один з найважливіших показників різноманітності, використовується для порівняльної оцінки однойменних величин

$$s^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1}.$$

Статистична похибка дисперсії

$$s_{s^2} = \frac{s^2}{\sqrt{2n}},$$

де s^2 – дисперсія, n - обсяг вибірки.

В *Excel* дисперсія вибірки розраховується за допомогою функції ДИСПР (*массив данных*).

Цей показник використовують для порівняльної оцінки однойменних величин. Значення дисперсії для ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани у нашому випадку складає:

$$s_{\text{♀}}^2 = 211,97$$

$$s_{\text{♂}}^2 = 156,16$$

Коефіцієнт мінливості (коефіцієнт варіації) – зручний показник, значення якого вимірюють у відсотках, що дає додаткову можливість порівнювати мінливість ознак, які мають різні одиниці виміру.

$Cv = \frac{s}{\bar{x}} 100\%$, де s – стандартне відхилення, $\bar{x}$ - середнє арифметичне.

Статистична похибка коефіцієнту мінливості $s_{Cv} = \sqrt{\frac{Cv^2}{2n}},$

де C_v – коефіцієнт варіації, n - обсяг вибірки.

Мінливість прийнято вважати незначною, якщо коефіцієнт мінливості не перевищує 10%, середньою, якщо вона в межах від 10 до 20%, і значною, якщо коефіцієнт вищий ніж 20%. Застосовуючи коефіцієнт мінливості у якості характеристики варіювання ознаки, необхідно враховувати одиниці розмірності досліджуваної ознаки: лінійні чи вагові (об'ємні). Показано, що при лінійному виміренні ознаки коефіцієнт мінливості буде приблизно у три рази менший, ніж за кубічного виміру тієї ж ознаки [Лакин, 1990].

Розрахунок коефіцієнту мінливості для ознаки «загальна маса тіла» для самиць і самців рапани наведено нижче:

$$C_{v_{\text{♀}}} = \frac{12,50}{79,42} 100\% = 15,73.$$

$$C_{v_{\text{♂}}} = \frac{14,56}{85,96} 100\% = 16,94.$$

4.3. Перевірка сукупності на нормальність розподілу дат

Таким чином, побудовою варіаційного ряду розподілу та отриманням статистичних характеристик мінливості починається етап статистичної обробки наслідків дослідження. Для вибору подальших потужних математичних методів потрібно визначити, яким чином дана досліджувана ознака розподіляється у вибірковій, а отже і у генеральній сукупності.

Візуальне уявлення про розподіл частот становиться досить наглядним при графічному розподілі даних – побудові варіаційної кривої (кривої розподілу). У біології розрізняють емпіричні і теоретичні розподіли частот сукупності результатів спостережень.

Емпіричний розподіл – розподіл результатів спостережень, що отримані при дослідженні вибірки. Теоретичні розподіли – це розподіли, на основі яких побудовані статистичні критерії, які використовують для перевірки вірності гіпотез. В основі їх лежать математичні закономірності, вірні для генеральної сукупності. Переважна більшість біологічних ознак розподіляється згідно з нормальним законом – так званим розподілом Гауса. В інших випадках розподіли ознак можуть бути описані спеціальними розподілами, отриманими із нормального при обмеженому числі

ступенів свободи (біноміальний розподіл, розподіл Пуасона тощо). Питання теоретичних розподілів і використання їх при вирішенні певних задач детально розібрані у значній кількості підручників, присвячених використанню статистичних методів у біології [Рокицкий, 1973; Доспехов, 1979; Лакін, 1990; Атраментова, Утєвська, 2008] та інші.

Як вже зазначалося, результати різних спостережень, польових та вегетаційних дослідів найчастіше розташовуються у відповідності з симетричною кривою нормального розподілу. Але трапляються випадки, коли деякі ознаки живих об'єктів дають розподіли, що значно відрізняються від нормального, так звані асиметричні розподіли. Причиною асиметричності розподілу може бути як невірно взята вибірка, так і дія певних факторів, що зсуває частоту ознаки, яка варіює, у ту чи іншу сторону від середнього значення. Якщо при побудові варіаційного ряду досліджуваної ознаки отримана крива не має симетричної форми, то необхідно провести перевірку даного розподілу на нормальність. Це можливо зробити за допомогою вирахування показників асиметрії та ексцесу (для великих вибірок, більш ніж 50 дат). У випадку нечисленної вибірки (до 30 дат) – використовують критерій Шапіро-Уїлка.

Розрахунок показників асиметрії та ексцесу. Для визначення нормальності даного розподілу необхідно розрахувати показники асиметрії та ексцесу за наступними формулами:

$$As = \frac{\sum (x - \bar{x})^3}{ns^3} \quad \text{й} \quad Ex = \frac{\sum (x - \bar{x})^4}{ns^4} - 3,$$

де x – дати, $\bar{x}$ – середня арифметична, n – об'єм вибірки, s – стандартне відхилення.

Наближені формули для статистичних помилок асиметрії й

ексцесу: $s_{As} = \sqrt{\frac{6}{n}}$, $s_{Ex} = 2\sqrt{\frac{6}{n}}$

Отримана нами і наведена на рис. 10 гістограма розподілу ознаки «загальна маса тіла рапани» демонструє, що характер розподілу має загальні особливості – випадкові величини групуються навколо центра розподілу, по мірі віддалення від центру їх частоти зменшуються. Тим не менш, форма кривої не є суворо симетричною. У даному прикладі ми маємо справу з досить великою вибіркою $n=80$,

тому перевірку розподілу на нормальність можна провести вирахуванням показників асиметрії і ексцесу, використовуючи наведені вище формули.

Показник асиметрії $As = 0,24$, статистична похибка асиметрії $S_{As} = 0,27$. Нульова гіпотеза звучить як «відхилення показника асиметрії від нуля є невірогідним». Для перевірки нульової гіпотези використовують критерій Ст'юдента t . Для цього розраховують фактичний показник критерію Ст'юдента за формулою: $t_{факт} = \frac{As}{S_{As}}$. У

нашому випадку $t_{факт} = 0,86$, а $t_{табл}$, згідно зі статистичною таблицею критичних точок t -критерію Ст'юдента (можна подивитися у будь-якому посібнику зі статистики, також наведена у табл. 1, Додаток 2) при рівні значущості $p=0,05$ дорівнює 2,00. Якщо $t_{факт} < t_{табл}$, то нульова гіпотеза залишається чинною, відхилення показника асиметрії від нуля є невірогідним і розподіл вважається нормальним.

За тією ж схемою визначають показник ексцесу. Розрахунки показують, що значення показника ексцесу $Es = 0,64$, статистичної похибки ексцесу $S_{Es} = 0,55$. Нульова гіпотеза звучить як «відхилення показника ексцесу від нуля є невірогідним». Розрахунок фактичного показника критерію Ст'юдента $t_{факт} = 1,17$, а $t_{табл} = 2,00$. Таким чином, табличне значення критерію більше, ніж фактично, відповідно нульова гіпотеза залишається чинною і розподіл ознаки «загальна маса тіла» у рапани визнається нормальним.

Автоматичний розрахунок показника асиметрії в *Excel* відбувається за допомогою функції СКОС (масив даних), а показника ексцесу, відповідно, ЕКСЦЕСС (масив даних).

4.4. Порівняння різних сукупностей

Більшість біологічних досліджень зводиться до порівнянь показників, що характеризують вибірки – порівнювати можна середні величини, частки, ряди, показники різноманіття та ін. з використанням статистичних критеріїв.

Для обрання адекватних статистичних критеріїв визначальним є характер розподілу. Окрім характеру розподілу досліджуваної ознаки у сукупності, важливими є природа аналізованої ознаки, обсяг

і співвідношення порівнюваних вибірок. Зрозуміло, що під час аналізу якісних, кількісних і рангових ознак використовують принципово різні підходи, які детально викладені у великій кількості підручників і посібників з біологічної статистики. Переважна більшість ознак, з якими має справу дослідник-біолог є кількісними – для таких ознак використовуються параметричні і непараметричні методи.

Для сукупностей, що розподіляються нормально, можна використовувати так звані параметричні критерії (критерій t Ст'юдента і критерій F Фішера). За допомогою цих критеріїв порівнюються вибіркові середні, показники різноманітності і частки, встановлюються довірчі інтервали генерального параметра; робота з ними вимагає великого обсягу обчислень.

Для сукупностей, у яких характер розподілу ознаки не відповідає нормальному закону, чи є невідомим, застосовують непараметричні критерії. Вони використовуються для тих же завдань, що і параметричні, але є більш легкими та швидкими в обчисленні. Непараметричні критерії можна використовувати для аналізу будь-яких сукупностей, у тому числі і таких, де ознака розподіляється нормально, однак в цьому випадку вони є менш потужними, чим параметричні.

Треба розуміти, що критерії, які призначені для рішення однієї і тієї ж задачі, можуть мати різну чутливість, тобто потужність. Як правило, збільшення потужності досягається ускладненням методу. Варто починати аналіз із менш потужного і простішого критерію. Якщо він не виявив розходжень, можна скористатися потужнішим, але трудомістким критерієм.

4.4.1. Параметричні критерії

При обранні статистичного критерію для оцінки вірогідності розходжень, які можуть бути виявлені під час порівняння потрібно врахувати умови застосування того чи іншого критерію.

Потрібно пам'ятати, що порівнювані групи бувають залежними і незалежними. У залежних групах дати попарно зв'язані між собою, кожній даті з однієї вибірки відповідає певна дата з іншої вибірки. У незалежних вибірках дати між собою не зв'язані. Залежні і незалежні групи порівнюють з використанням різних критеріїв.

Вибірки можуть бути рівно- і різновеликими. Усі тести для залежних груп передбачають, що вибірки є різновеликими. Тести для незалежних груп можуть використовувати вибірки обох типів (у кожного з таких тестів є власні обмеження). Вибір критерію також може залежати від обсягу вибірки.

Як вже зазначалося, статистичний аналіз даних, що розподіляються нормально, проводять з використанням параметричних критеріїв t Ст'юдента і F Фішера. Якщо розходження середніми арифметичними чи між вибірковими дисперсіями є статистично вірогідними, то можна зробити висновок про належність вибірок до різних генеральних сукупностей.

Порівняння дисперсій за допомогою критерію F Фішера. Від співвідношення дисперсій у порівнюваних вибірках залежить обрання методики подальших розрахунків. Дисперсії порівнюють за допомогою t критерію F Фішера, який являє собою відношення більшої дисперсії до меншої; розберемо цю методику на нашому прикладі. Нульова гіпотеза у цьому випадку повинна звучати так: дисперсії генеральних сукупностей, з яких узяті вибірки, є рівними.

Дисперсії ознаки «загальна маса тіла» у самців і самок рапани вираховують за наведеною раніше формулою: $s^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}$.

Розрахунок показав, що дисперсія ознаки у самців $s^2_{\sigma}=156,16$, відповідний показник самиць дорівнює $s^2_{\varphi}=211,93$. Оскільки критерій Фішера визначають за формулою: $F = \frac{s_1^2}{s_2^2}$, $s_1^2 > s_2^2$, де s_1^2 і s_2^2 є дисперсіями порівнюваних груп, то його значення є більшим чи дорівнює одиниці. Таким чином, $F_{\text{факт}} = \frac{211,93}{156,16} = 1,36$.

Для того, щоб порівняти розрахований F -критерій із критичними значеннями (які можна подивитися у табл. 2, Додаток 2), необхідно знайти два числа ступенів свободи df за формулами:

$df_1 = n_1 - 1$, $df_2 = n_2 - 1$, df_1 – число ступенів свободи для більшої дисперсії (його значення розташовані у верхньому рядку таблиці), df_2 – число ступенів свободи для меншої дисперсії (його значення розташовані у лівому стовпці таблиці), n_1 й n_2 – обсяги вибірок. У нашому випадку $df_1 = df_2 = 40 - 1 = 39$.

Згідно з таблицею F -критерію при $p=0,05$ $F_{\text{табл}} = 3,1$. При порівнянні отриманого та табличного значень критерію Фішера очевидно, що $F_{\text{факт}} < F_{\text{табл}}$, нульова гіпотеза про рівність генеральних дисперсій залишається чинною і дисперсії ознаки «загальна маса тіла» в досліджуваних вибірках рапани вважаються рівними.

Порівняння середніх арифметичних за допомогою критерію t Ст'юдента. Обрання формули для обчислення критерію Ст'юдента залежить від того, залежні чи незалежні вибірки, а також від того, рівні чи ні дисперсії порівнюваних вибірок. Усі варіанти формул наведено у підручниках зі статистики; у нашому випадку скористаємося формулою для незалежних груп з рівними дисперсіями. Нульова гіпотеза формулюється наступним чином: середні арифметичні генеральних сукупностей, з яких узяті вибірки, не розрізняються.

У цьому випадку t -критерій розраховують за формулою $t = \frac{d}{s_d}$,

де $d = \bar{x}_1 - \bar{x}_2$, $\bar{x}_1$ і $\bar{x}_2$ - середні арифметичні порівнюваних вибірок, s_d - статистична похибка різниці. Вибір формули статистичної похибки різниці залежить від рівності досліджуваних вибірок. У нашому випадку кількість дат у вибірках однакова, тому формула s_d має наступний вигляд: $s_d = \sqrt{s_{\bar{x}_1}^2 + s_{\bar{x}_2}^2}$, де $s_{\bar{x}_1}$ й $s_{\bar{x}_2}$ - статистичні похибки середніх арифметичних першої і другої вибірки.

Значення середніх арифметичних і їх похибок для ознаки «загальна маса тіла» у досліджуваних вибірок рапани були отримані раніше.

$$\bar{x}_{\text{♀}} = 79,42 \pm 1,98$$

$$\bar{x}_{\text{♂}} = 85,96 \pm 2,30$$

Розрахунок t -критерію:

$$t = \frac{85,96 - 79,42}{\sqrt{2,30^2 - 1,98^2}} = 2,15$$

Число ступенів свободи при рівності дисперсій порівнюваних груп $df=n_1+n_2-2$, у нашому випадку дорівнює $(40+40)-2=78$. У цьому випадку згідно з таблицею t -критерію Ст'юдента (Додаток 2, табл. 1) при $p=0,05$ $t_{\text{табл}} = 1,98$.

Порівняння отриманого та табличного значень критерію Ст'юдента показало, що $t_{\text{факт}} > t_{\text{табл}}$. Таким чином, нульова гіпотеза про рівність генеральних дисперсій є помилковою, а різниця між вибірковими середніми ознаки «загальна маса тіла» у самців і самиць рапани є вірогідною.

4.4.2. Непараметричні критерії

Для аналізу дат, характер розподілу яких невідомий, або не відповідає нормальному закону, використовують методи непараметричної статистики. Непараметричні критерії можуть бути використані як до кількісних, так і порядкових даних, до вибірок невеликого обсягу.

Серед непараметричних критеріїв виділяють критерії центральних тенденцій та критерії характеру розподілів.

Критерії центральних тенденцій виявляють розходження між двома сукупностями тоді, коли вони стосуються таких характеристик як середнє, медіана тощо, у той час як розходження у будь-яких особливостях форми розподілів ігнорується.

Критерії характеру розподілів досліджують відмінності між середніми величинами, варіацією, показниками асиметрії і ексцесу. Порівняння розподілів фактично зводиться до розв'язання двох головних завдань – порівняння двох фактичних рядів і порівняння фактичного ряду з теоретичним розподілом.

Фактичні розподіли порівнюються з теоретичними для перевірки гіпотези про закони розподілу, наприклад, при розгляді генетичних гіпотез. Порівняння двох фактичних розподілів необхідно при порівнянні вибірок і розходжень між групами. При цьому перевіряють гіпотезу про належність вибірок до однієї генеральної сукупності або до різних генеральних сукупностей з однаковими параметрами. Задля цього використовують критерій Пірсона χ^2 .

Критерій Пірсона χ^2 . Цей критерій порівнює частоти різних значень ознаки в порівнюваних розподілах - окремо за кожним класом, частоти повинні бути абсолютними (відсотки не порівнюються). Вибірки можуть бути однаковими і різними за обсягом, число дат у кожному класі має бути не менше п'яти. Якщо у класі менше п'яти дат, його поєднують із суміжним класом, самі

класи не повинні перекриватися. Значення критерію χ^2 завжди позитивне, від 0 до $+\infty$. Чим значніша розбіжність між розподілами, тим більше значення χ^2 . Цей критерій має високу точність при великих вибірках, >30 .

Для обчислення критерію χ^2 створюють два паралельних варіаційних ряди й знаходять емпіричне значення критерію за формулою: $\chi^2 = 4\left(\sum_{i=1}^k \frac{f_1^2}{f_1 + f_2}\right) - N$, де n_1 і n_2 – обсяги першої і другої вибірок, $N=n_1+n_2$, f_1 і f_2 – частоти класів першої і другої вибірки, k – число класів розподілу.

Для перевірки нульової гіпотези про рівність розподілів даних у генеральних сукупностях, звідки взяті вибірки, фактичне значення χ^2 порівнюють із критичним значенням для числа ступенів свободи $df=k-1$ за таблицею 3 Додатка 2. Нульова гіпотеза відхиляється, якщо $\chi^2_{\text{факт}} \geq \chi^2_{\text{табл}}$ і залишається чинною, якщо $\chi^2_{\text{факт}} < \chi^2_{\text{табл}}$.

У нашому випадку ми будемо порівнювати фактичні розподіли ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани (табл. 4).

Таблиця 4

Розрахунок критерію χ^2 при порівнянні розподілів ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани

Загальна маса тіла	Кількість у відповідному класі		$\frac{f_1^2}{f_1 + f_2}$
	Самиці	Самці	
50	0	0	0
60	5	0	0
70	1	5	4,17
80	13	9	3,68
90	11	9	4,05
100	10	11	5,76
110	0	6	6
120	0	0	0
Усього	40	40	23,66

Проводимо подальші розрахунки за формулою

$$\chi^2 = 4 \left(\sum_{i=1}^k \frac{f_1^2}{f_1 + f_2} \right) - N, \text{ знаходимо } \chi^2_{\text{факт}} \text{ і ступені свободи:}$$

$$\chi^2_{\text{факт}} = 4 \cdot 23,66 - 80 = 14,64$$

$$df = 6 - 1 = 5.$$

Згідно з таблицею критичних значень, при рівні значущості $p=0,05$ критерій $\chi^2_{\text{табл}}$ дорівнює 11,07. Таким чином, $\chi^2_{\text{табл}} < \chi^2_{\text{факт}}$ і нульова гіпотеза відхиляється на рівні значущості $p < 0,05$. Можна зробити наступний висновок: розподіли ознаки «загальна маса тіла» у самиць і самців рапани вірогідно розрізняються.

ДОДАТОК 1

Підписи до рисунків додатка 1

1 - нога; 2 – підошва ноги; 3 – кришечка (оперкулюм); 4 - передня педальна борозна; 5 – зовнішній отвір вентральної педальної залози; 6 – щупальця; 7 - очі; 8 – сифон; 9 – ктенідій (зябри); 10 – зяброва вена; 11 – осфрадій; 12 – нефрідій (нирка); 13 – нефрідіальна залоза; 14 - гіпобранхіальна залоза; 15 – пурпурний відділ гіпобранхіальної залози; 16 – слизовий відділ гіпобранхіальної залози; 17 – вісцеральний мішок; 18 – колюмелярний мускул; 19 – хобот; 20 – внутрішня поверхня глотки; 21 – радула; 22 – верхня частина стравоходу; 23 – орган Лейблейна (грушовидний орган); 24 – слинні (глоточні) залози; 25 – додаткові слинні залози; 26 – «малинова» залоза; 27 – середня частина стравоходу; 28 – Лейблейнівська (стравохідна) залоза; 29 – протока Лейблейнівської залози; 30 – задній відділ стравоходу; 31 – шлунок; 32 – кишка; 33 – гепатопанкреас (травна залоза); 34 – головне нерве кільце; 35 – вісцеральні ганглії; 36 – жіночі гонади (яєчник); 37 – капсулярна залоза; 38 – задня слизова частина капсулярної залози; 39 – білкове тіло; 40 – залоза, «що заковтує»; 41 – чоловічі гонади (сім'яник); 42 – простата; 43 – передній відділ сім'япроводу; 44 – фрагменти заднього відділу сім'япроводу; 45 – копулятивний орган; 46 – шлуночок серця; 47 – місце відходження аорти від шлуночку; 48 – аорта.

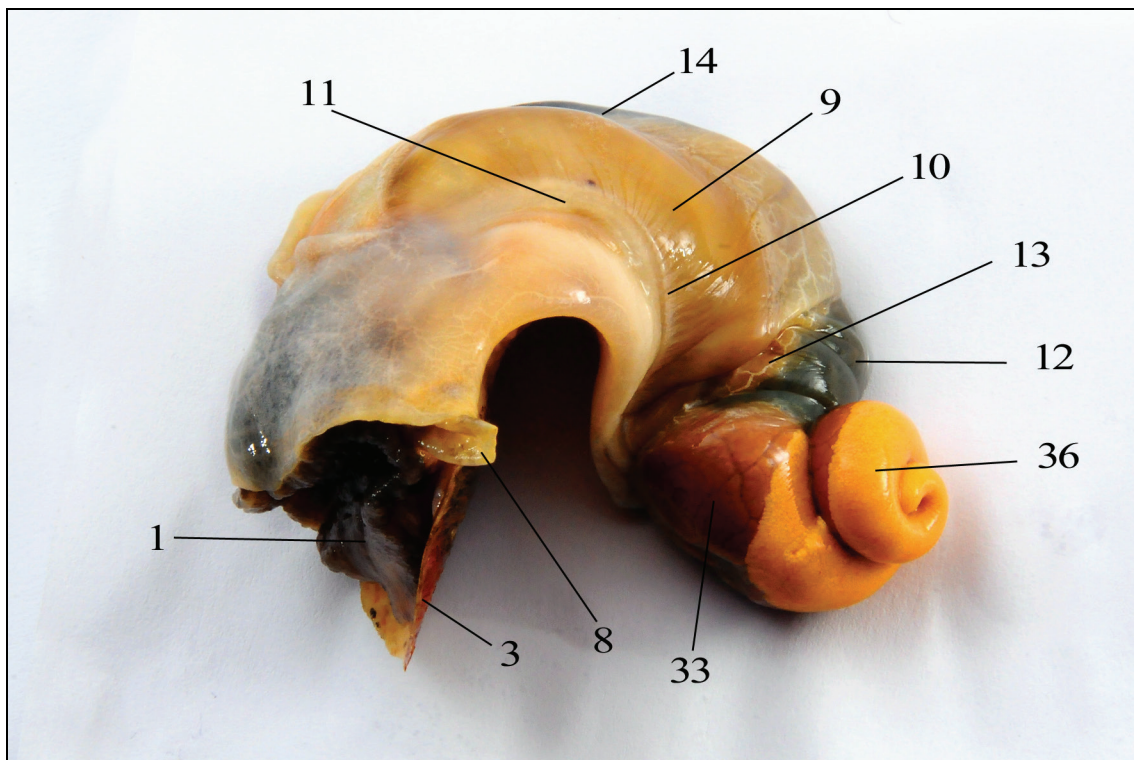


Рис. 1. Загальний вигляд рапани з вилученою раковиною (вид з лівого боку, самка)

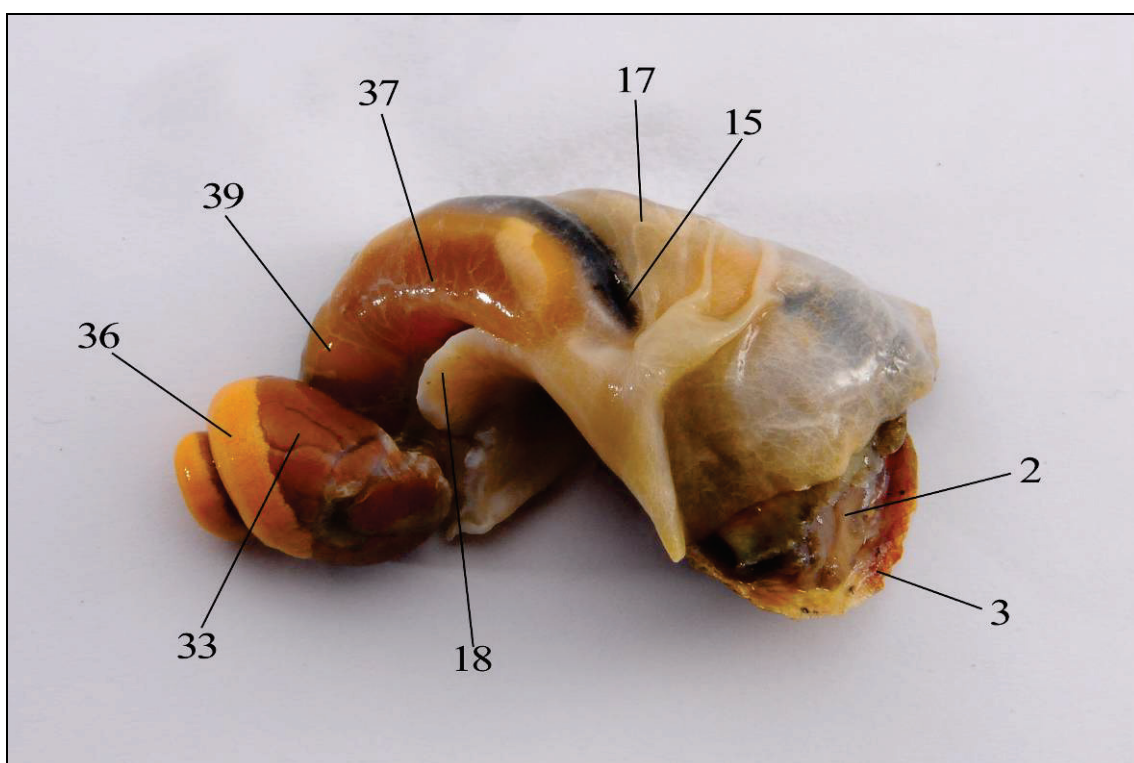


Рис. 2. Загальний вигляд рапани з вилученою раковиною (вид з правого боку, самка)

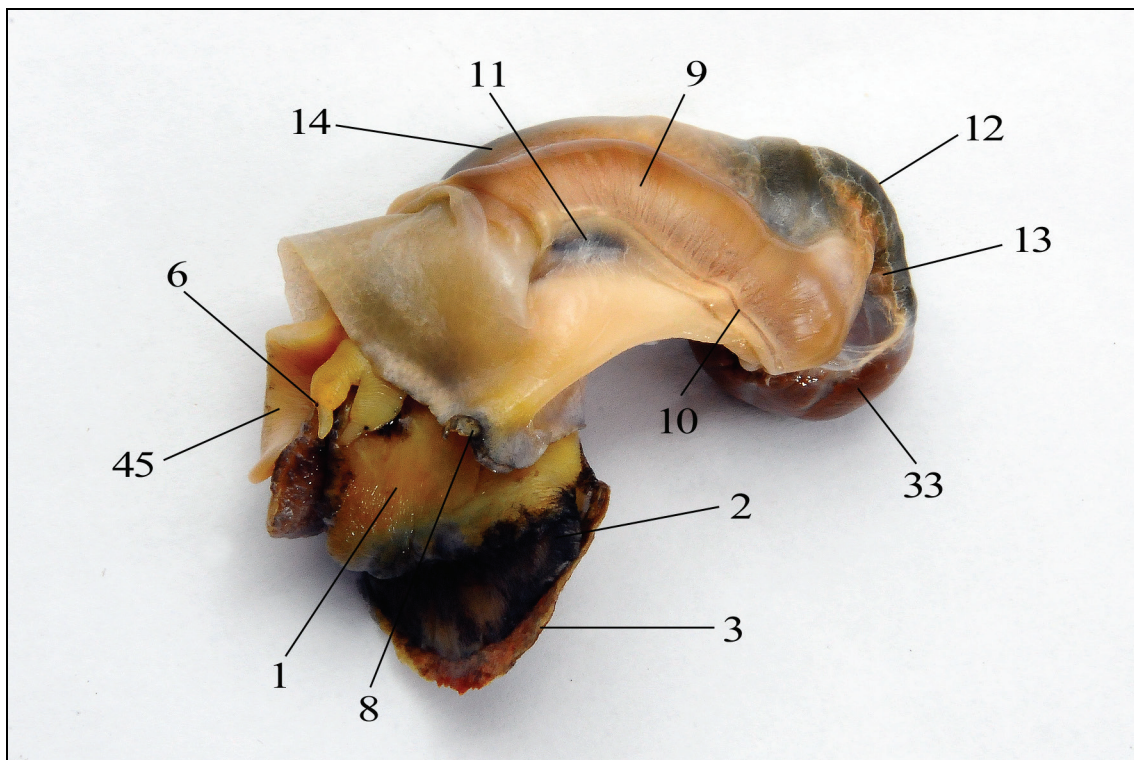


Рис. 3. Загальний вигляд рапани з вилученою раковиною (вид з лівого боку, самець)

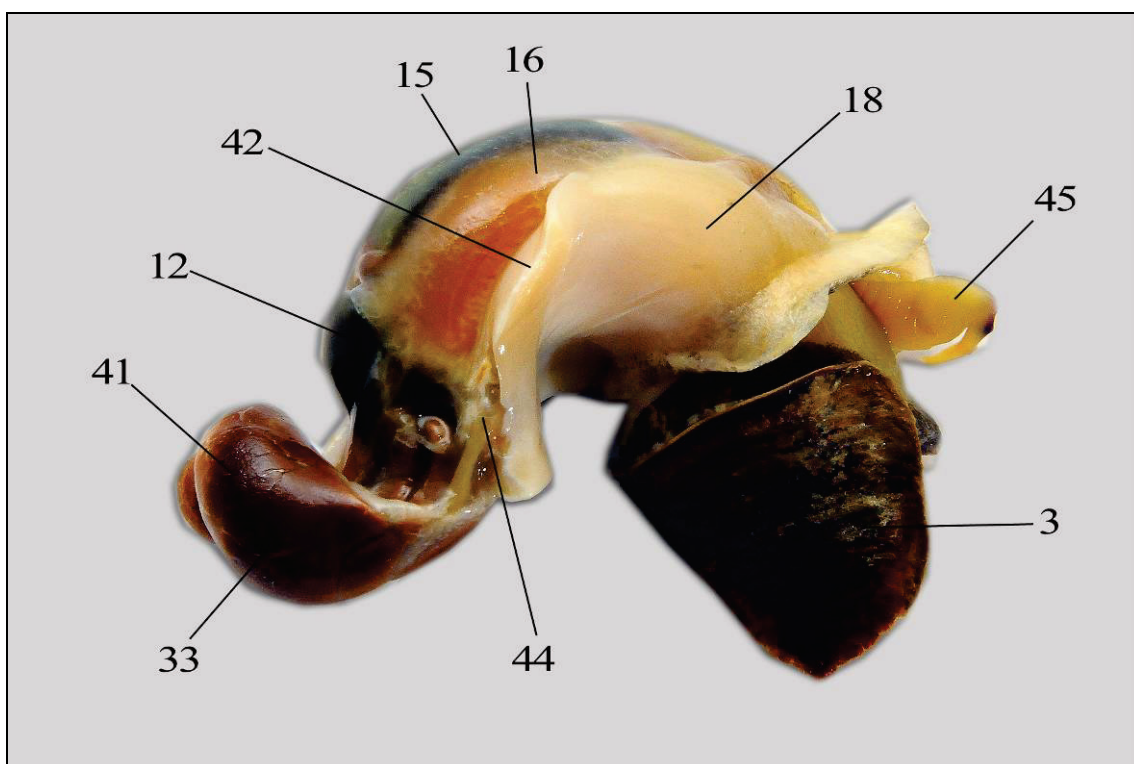


Рис. 4. Загальний вигляд рапани з вилученою раковиною (вид з правого боку, самець)

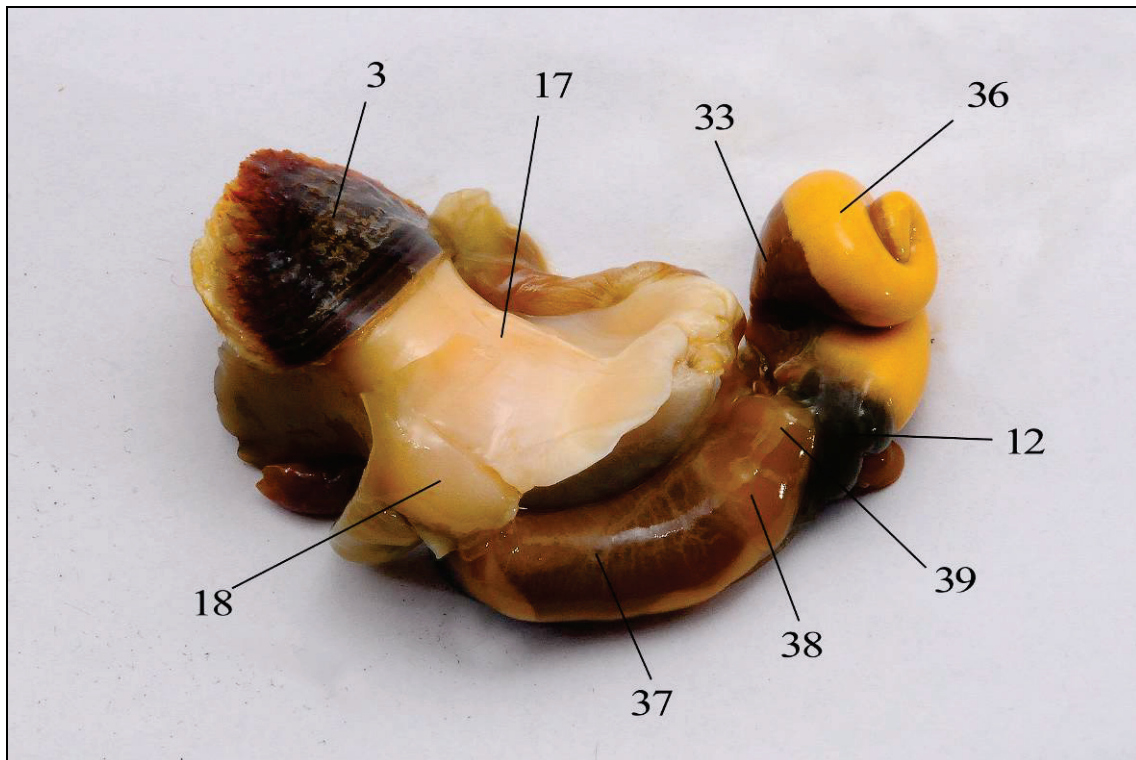


Рис. 5. Загальний вигляд рапани з вилученою раковиною (вид з дорсального боку, білкове тіло і капсульна залоза частково відпрепаровані, самка)

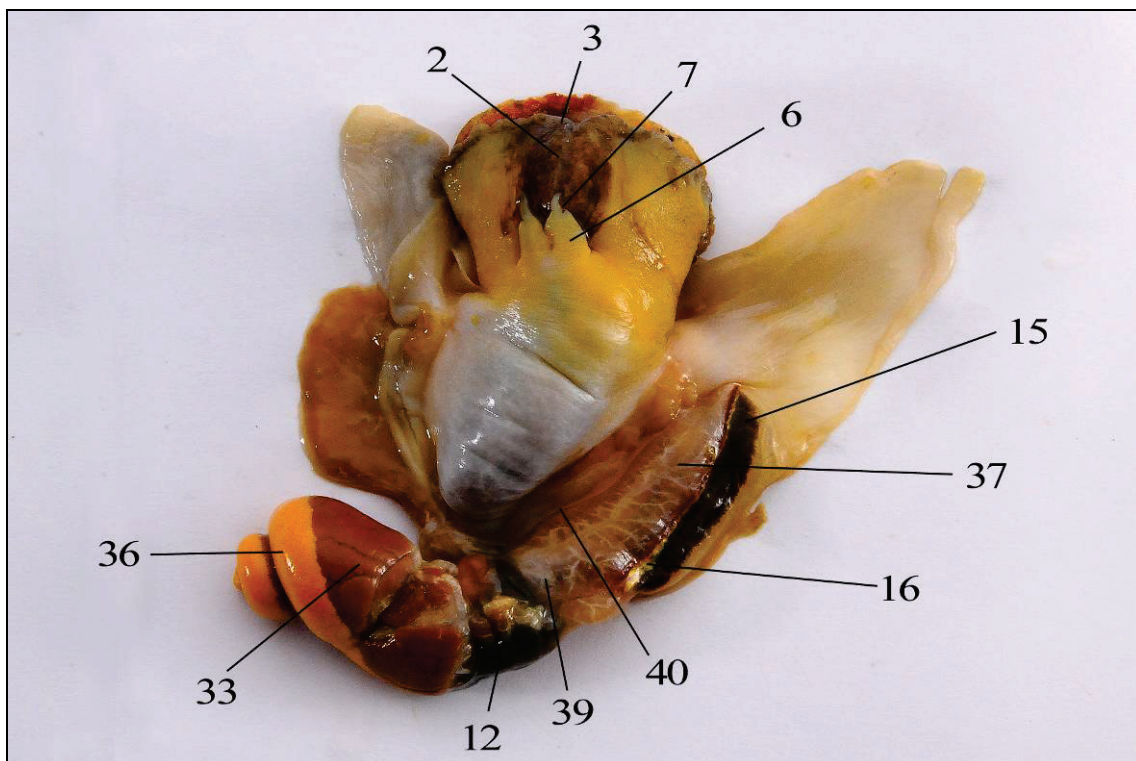


Рис. 6. Вигляд рапани з вентральної сторони (мантийна порожнина розкрита, мантия повернена у бік, білкове тіло і капсульна залоза частково відпрепаровані, самка)

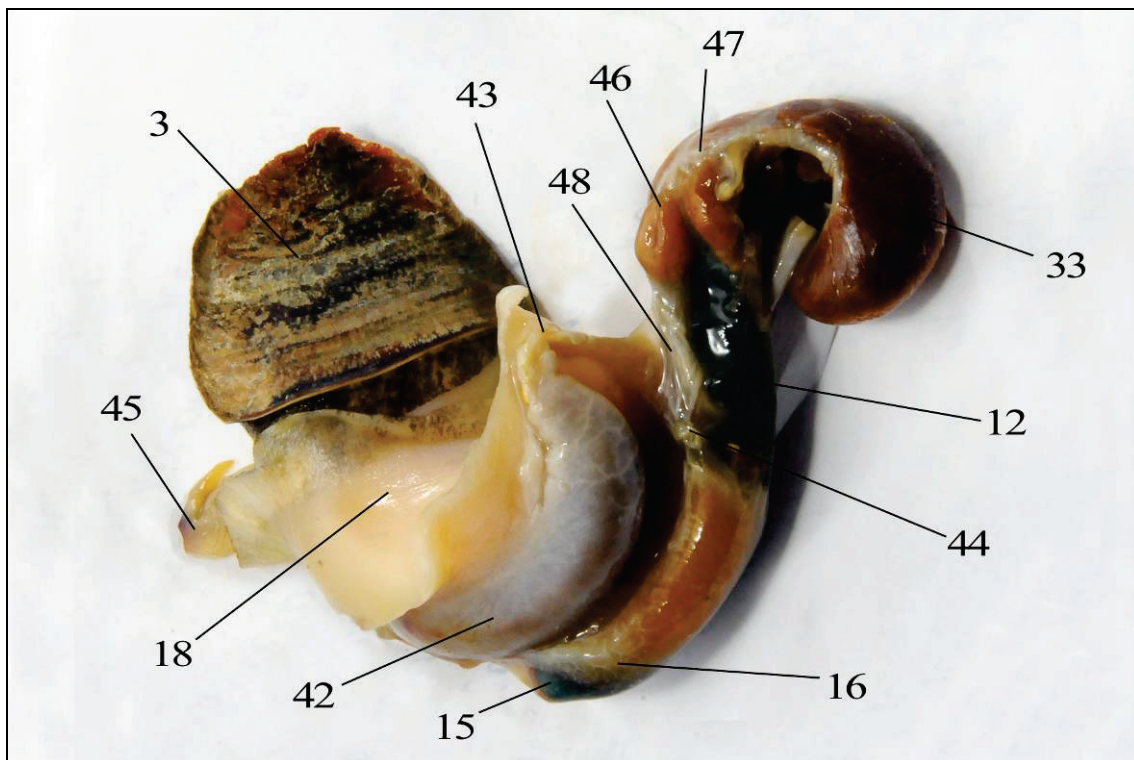


Рис. 7. Вигляд рапани з правого боку з видаленою мантиєю (простата і гіпобранхіальна залоза частково відпрепаровані, самець)

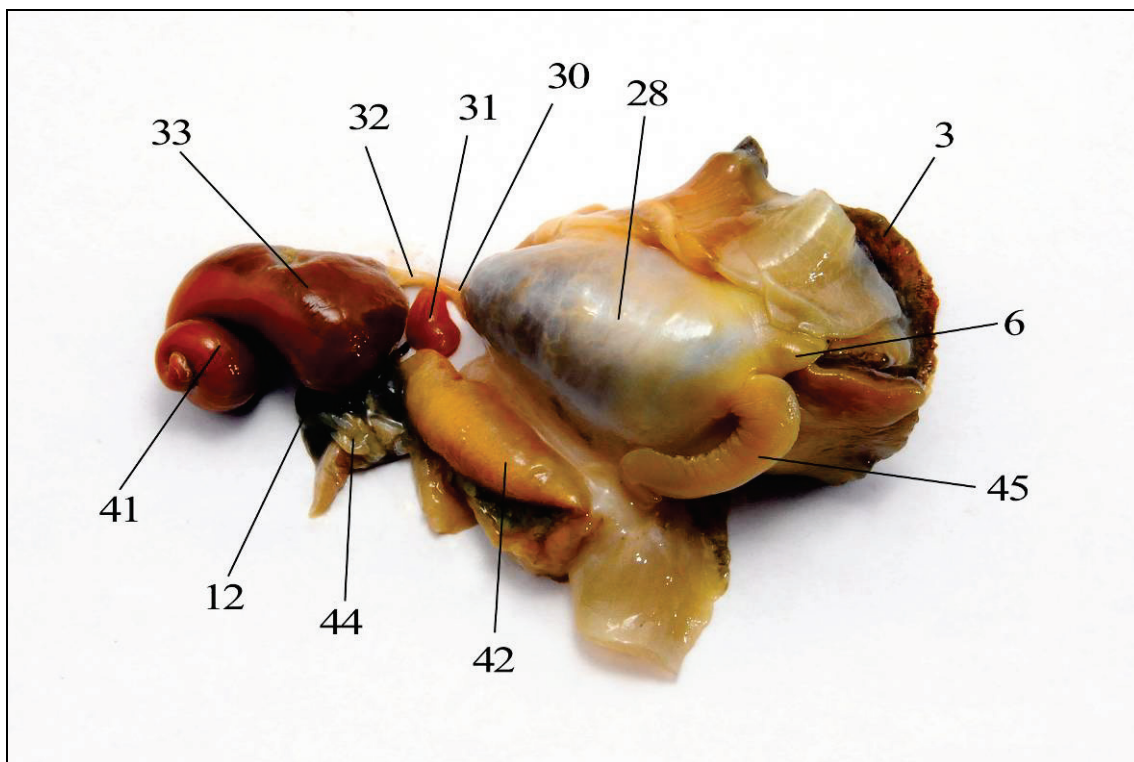


Рис. 8. Вигляд рапани з вентральної сторони з розкритою мантийною порожниною (мантия відвернута у бік), (шлунок і простата відпрепаровані, самець)

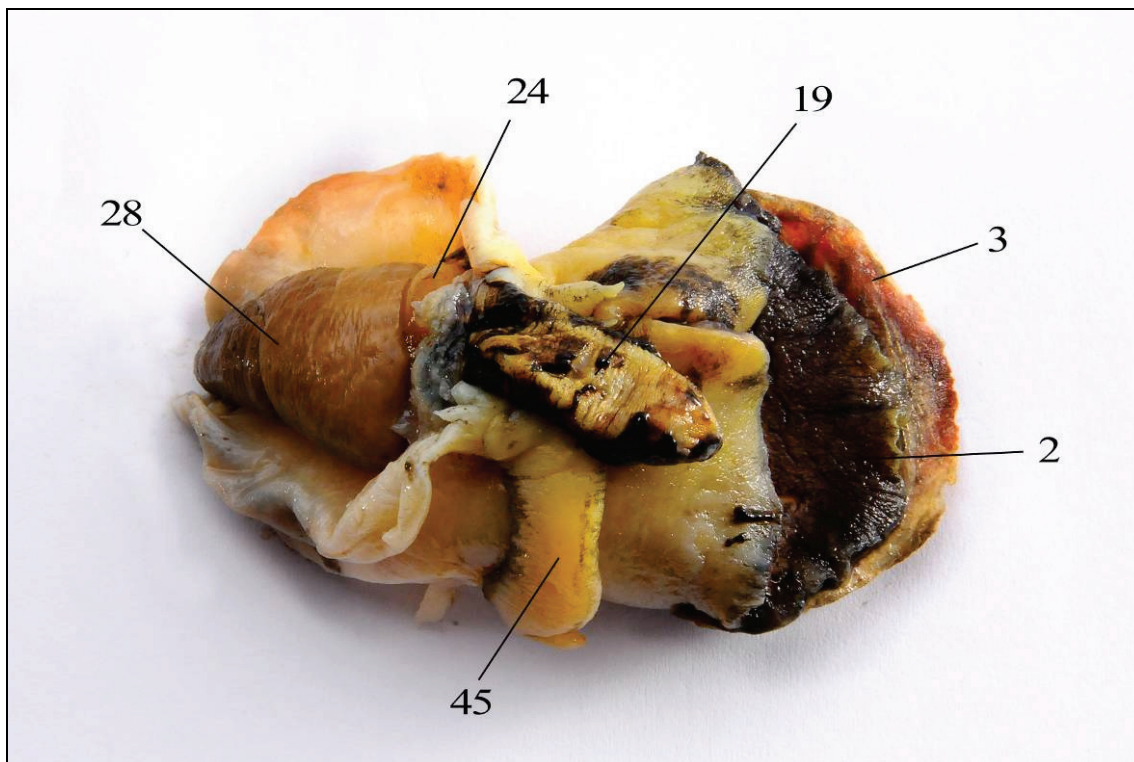


Рис. 9. Вигляд повністю розкритого вісцерального мішка (більшість органів мантийного комплексу та мантия вилучені, самець)

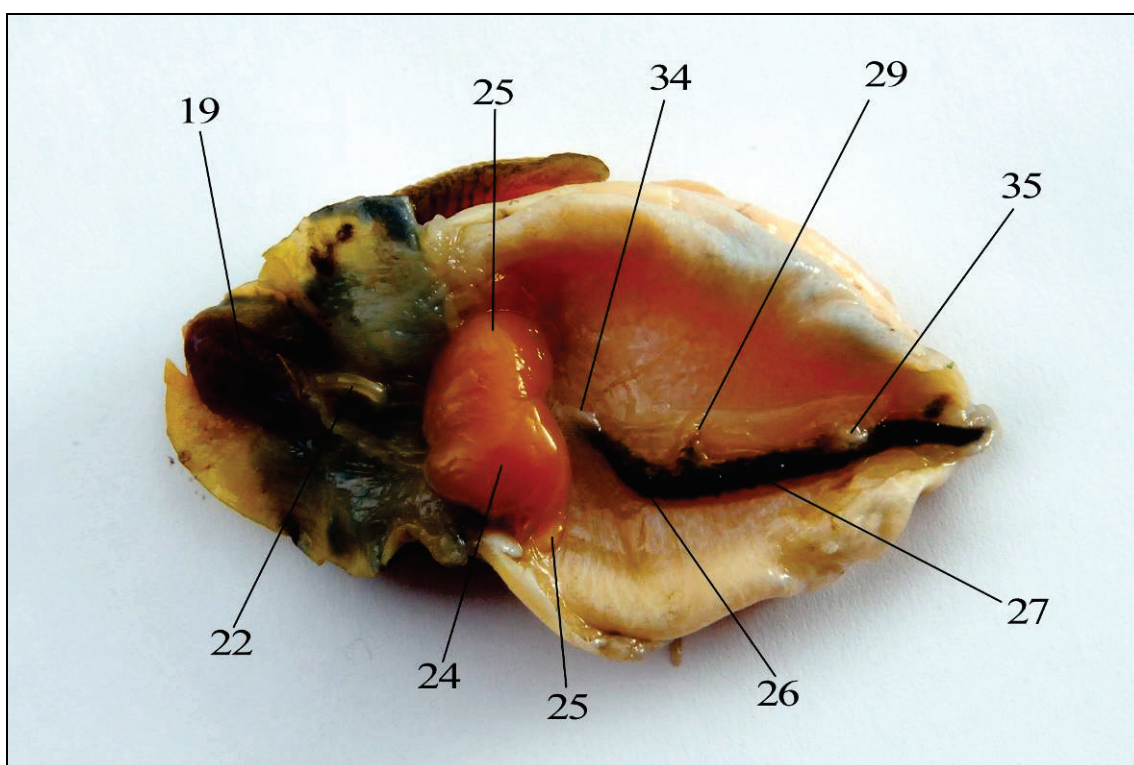


Рис. 10. Вигляд повністю розкритого вісцерального мішка (лейблейнівська залоза і всі органи мантийного комплексу вилучені)

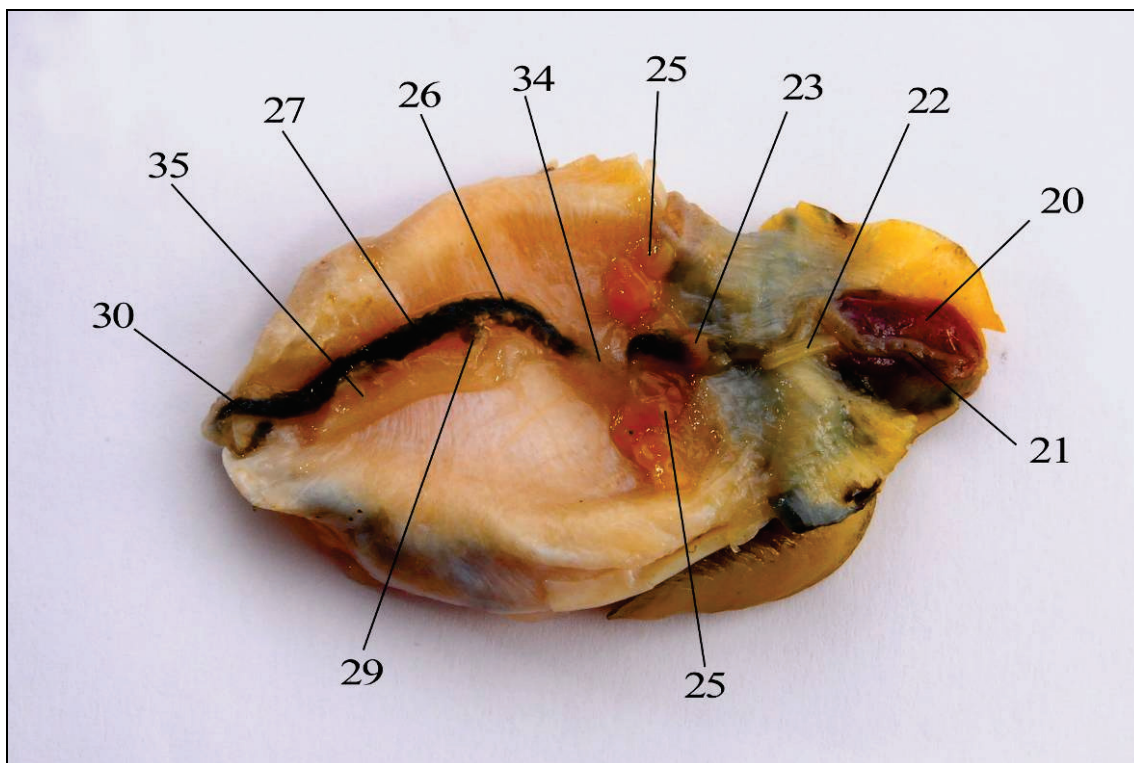


Рис. 11. Вигляд розкритих вісцерального мішка і буккальної маси (лейблейнівська, слинні залози і всі органи мантийного комплексу вилучені)

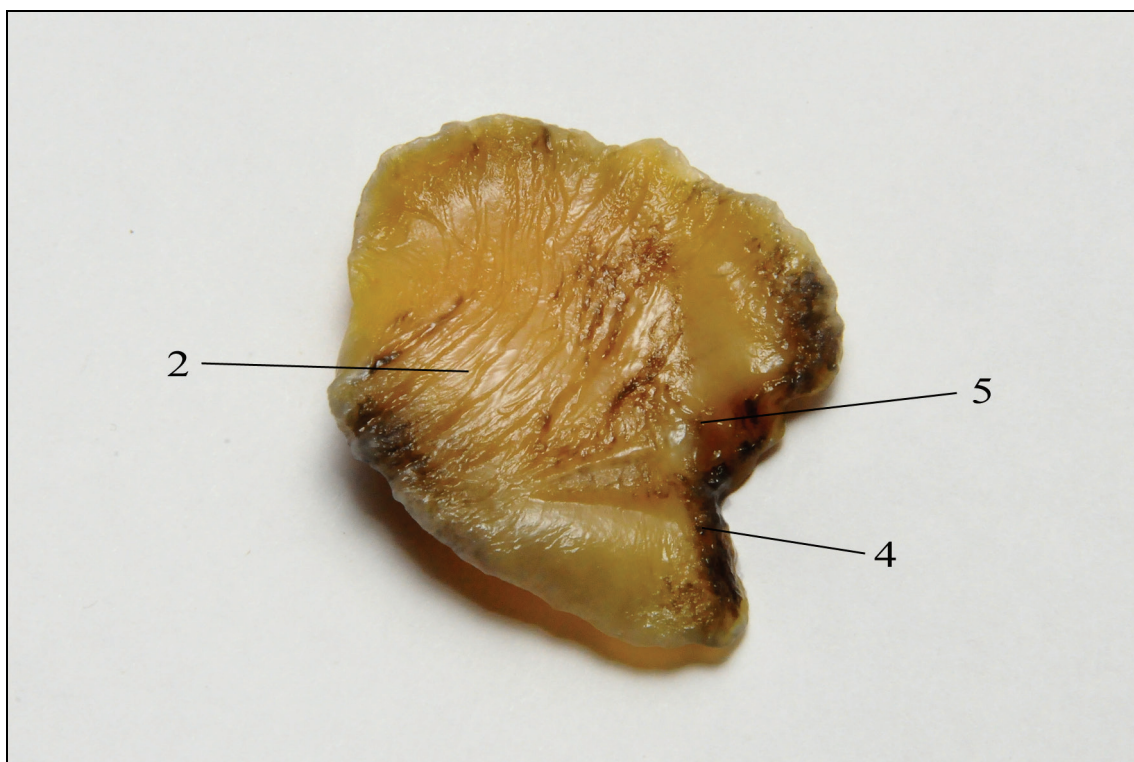


Рис. 12. Підшва ноги рапани (самка)



Рис. 13. Загальний вигляд морського дна з самицями рапан під час відкладання коконів з яйцями

ДОДАТОК 2

Таблиця 1

Значення критерію t при рівнях значущості $p=0,05$, $p=0,01$ та $p=0,001$ *

n	Рівень значущості		
	0,05	0,01	0,001
1	12,71	63,66	-
2	4,30	9,93	31,60
3	3,18	5,84	12,94
4	2,78	4,60	8,61
5	2,57	4,03	6,86
6	2,45	3,71	5,95
7	2,37	3,50	5,41
8	2,31	3,36	5,04
9	2,26	3,25	4,78
10	2,23	3,17	4,59
11	2,20	3,11	4,44
12	2,18	3,06	4,32
13	2,16	3,01	4,22
14	2,15	2,98	4,14
15	2,13	2,95	4,07
16	2,12	2,92	4,02
17	2,11	2,90	3,97
18	2,10	2,88	3,92
19	2,09	2,86	3,88
20	2,09	2,85	3,85
21	2,08	2,83	3,82
22	2,07	2,82	3,79
23	2,07	2,81	3,77
24	2,06	2,80	3,75
25	2,06	2,79	3,76
26	2,06	2,78	3,71
27	2,05	2,77	3,69
28	2,05	2,76	3,67
29	2,05	2,76	3,66
30	2,04	2,75	3,65
50	2,01	2,68	3,50
100	1,98	2,63	3,39
∞	1,96	2,58	3,29

*Доспехов, 1985, табл. 1, стр. 317.

Таблиця 2

Значення F -критерію Фишера на 5%-му рівні значущості (вірогідність 95%, при рівні значущості $p=0,05$)*

Ступені свободи для меншої дисперсії	Ступені свободи для більшої дисперсії											
	1	2	3	4	5	6	8	10	12	24	50	100
1	161	200	216	225	230	234	239	241	244	249	252	253
2	18,5	19,0	19,1	19,2	19,3	19,3	19,3	19,3	19,4	19,4	19,4	19,4
3	10,1	9,55	9,28	9,12	9,01	8,94	8,84	8,78	8,74	8,64	8,58	8,56
4	7,71	6,94	6,59	6,39	6,26	6,16	6,04	5,96	5,91	5,77	5,70	5,66
5	6,61	5,79	5,41	5,19	5,05	4,95	4,82	4,74	4,68	4,53	4,44	4,40
6	5,99	5,14	4,76	4,53	4,39	4,28	4,15	4,06	4,00	3,84	3,75	3,71
7	5,59	4,74	4,35	4,12	3,97	3,87	3,73	3,63	3,57	3,41	3,32	3,28
8	5,32	4,46	4,07	3,84	3,69	3,58	3,44	3,34	3,28	3,12	3,03	2,98
9	5,12	4,26	3,86	3,63	3,48	3,37	3,23	3,13	3,07	2,90	2,80	2,76
10	4,96	4,10	3,71	3,48	3,33	3,22	3,07	2,97	2,91	2,74	2,64	2,59
11	4,84	3,98	3,59	3,36	3,20	3,09	2,95	2,86	2,79	2,61	2,50	2,45
12	4,75	3,88	3,49	3,26	3,11	3,00	2,85	2,76	2,69	2,50	2,40	2,35
13	4,67	3,80	3,41	3,18	3,02	2,92	2,77	2,67	2,60	2,42	2,32	2,26
14	4,60	3,74	3,34	3,11	2,96	2,85	2,70	2,60	2,53	2,35	2,24	2,19
15	4,54	3,68	3,29	3,06	2,90	2,79	2,64	2,55	2,48	2,29	2,18	2,12
16	4,49	3,63	3,24	3,01	2,85	2,74	2,59	2,49	2,42	2,24	2,13	2,07
17	4,45	3,59	3,20	2,96	2,81	2,70	2,55	2,45	2,38	2,19	2,08	2,02
18	4,41	3,55	3,16	2,93	2,77	2,66	2,51	2,41	2,34	2,15	2,04	1,98
19	4,38	3,52	3,13	2,90	2,74	2,63	2,48	2,38	2,31	2,11	2,00	1,94
20	4,35	3,49	3,10	2,87	2,71	2,60	2,45	2,35	2,28	2,08	1,96	1,90
21	4,32	3,47	3,07	2,84	2,68	2,57	2,42	2,32	2,25	2,05	1,93	1,87
22	4,30	3,44	3,05	2,82	2,66	2,55	2,40	2,30	2,23	2,03	1,91	1,84
23	4,28	3,42	3,03	2,80	2,64	2,53	2,38	2,28	2,20	2,00	1,88	1,82
24	4,26	3,40	3,01	2,78	2,62	2,51	2,36	2,26	2,18	1,98	1,86	1,80
25	4,24	3,38	2,99	2,76	2,60	2,49	2,34	2,24	2,16	1,96	1,84	1,77
26	4,22	3,37	2,98	2,74	2,59	2,47	2,32	2,22	2,15	1,95	1,82	1,76
28	4,20	3,34	2,95	2,71	2,56	2,44	2,29	2,19	2,12	1,91	1,78	1,72
30	4,17	3,32	2,92	2,69	2,53	2,42	2,27	2,12	2,09	1,89	1,76	1,69
40	4,08	3,23	2,84	2,61	2,45	2,34	2,18	2,07	2,00	1,79	1,66	1,59
50	4,03	3,18	2,79	2,56	2,40	2,29	2,13	2,02	1,95	1,74	1,60	1,52
100	3,94	3,09	2,70	2,46	2,30	2,19	2,03	1,92	1,85	1,63	1,48	1,39

*Доспехов, 1985, табл. 1, стр. 379 (зі скороченнями).

Таблиця 3

Критичні значення критерію χ^2 при рівнях значущості $p=0,05$, $p=0,01$ та $p=0,001$ *

df	$\chi^2_{0,05}$	$\chi^2_{0,01}$	$\chi^2_{0,001}$
1	3,84	6,64	10,83
2	5,99	9,21	13,82
3	7,82	11,34	16,27
4	9,49	13,28	18,47
5	11,07	15,09	20,52
6	12,59	16,81	22,46
7	14,07	18,48	24,32
8	15,51	20,09	26,12
9	16,92	21,67	27,88
10	18,31	23,21	29,59
11	19,68	24,72	31,26
12	21,03	26,22	32,91
13	22,36	27,69	34,53
14	23,68	29,14	36,12
15	25,00	30,58	37,70
16	26,30	32,00	39,25
17	27,59	33,41	40,79
18	28,87	34,80	42,31
19	30,14	36,19	43,82
20	31,41	37,57	45,32
21	32,67	38,93	46,80
22	33,92	40,29	48,27
23	35,17	41,64	49,73
24	36,42	42,98	51,18
25	37,65	44,31	52,62
30	43,77	50,89	59,70
35	49,80	57,34	66,62
40	55,76	63,69	73,40
45	61,66	69,96	80,08
50	67,51	76,15	86,66
60	79,08	88,38	99,61
70	90,53	100,40	112,32
80	101,88	112,33	124,84
90	112,14	124,12	137,21
100	124,34	135,81	149,45

*Атраментова, Утєвська, 2007, табл. 18, стр. 274 (зі скороченнями).

Список використаної літератури

До розділу 1.

1. Алимов А. В., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И. и др. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.
2. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) // Ruthenica. 2010. – V. 20, № 2. – С. 69–90.
3. Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Моллюски (*Mollusca*). - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 100 с.
4. Драпкин Е. И. Новый моллюск в Черном море. – Природа. – 1953. – № 9. – С. 92 – 95.
5. Дорст Ж. До того как умрет природа. - М.: Прогресс, 1968. – 415 с. (*Dorst J. Before the nature dies. 1965*).
6. Заика В. Е., Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Вселенцы в донной макрофауне Черного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морський екологічний журн. – 2010. – Т. 9, № 1. – С. 5–7.
7. Иванов Д. А., Синегуб И. А. Трансформация донных биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современ. пробл. Азово-Черноморского региона. Материалы III-й Междун. конф. Керчь 10–11 ноября 2007. Керчь: ЮгНИРО. – 2008. – С. 45–51.
8. Косьян А. Р. Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северной части Черного моря // Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер. Біол. – 2010. – № 3 (44). – С. 122–127.
9. Куракин А. П., Говорин И. А. Интенсивность потребления мидий рапаной *Rapana venosa* в северо-западной части Черного моря // Гидробиол. журн. – 2011. – Т. 47, № 4. – С. 15–22.
10. Кучерук Н. В. Макрозообентос кавказского побережья Черного моря: влияние пелагических и донных видов-вселенцев // Материалы X Научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Биологического факультета МГУ, (Москва, 9-10 авг., 2006): Сборник статей. – М., 2006. – С. 68–70.
11. Орлова М. И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. – 2011. – Т. 9, № 3. – С. 33–46.
12. Саенко Е. М., Шевченко В. Н. Внутривидовые изменения рапаны российских прибрежных вод Черного моря // Биологическое разнообразие Кавказа: Материалы XIII Международной конференции,

- Нальчик (12–15 октября 2006). Ч. 3. Экология, валеология, экономика. – Нальчик, 2006. – С. 66–67.
13. Сон М. О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья: Монография. Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
14. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana besoar* L.) в Севастопольской бухте // Тр. Севастопольск. биол. ст. АН УССР. – 1961. – № 14. – С. 169–177.
15. Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. К.: Наукова думка, 1970. – 138 с.
16. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. – К.: Наукова думка, 1984. – 176 с.
17. Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. – 2000. – № 51. – С. 72–78.
18. Шадрин Н. В., Афанасова Т. А. Питание и распределение *Rapana venosa* (Vallenciennes, 1846) в акватории Опукского заповедника (Восточный Крым, Черное море) // Морський екологічний журн. – 2009. – Т. 8, № 2. – С. 24.
19. Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2009. – 56 с.
20. International Council for the Exploration of the Sea. Alien Species Alert: *Rapana Venosa* (veined whelk) / Ed. R. Mann, A. Occhipinti, J.M. Harding. ICES Cooperative Research Report, 2004. – No. 264. – 14 p.
21. Mann R., Harding J. M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // Biol. Bull. – 2003. – N. 204, February. – P. 96–103.
22. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. – 2006. – V. 60. – P. 153–159.
23. Stohlgren T. J., Schnase J. L. Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species // Risk analysis. – 2006. – V. 26, N. 1. – P. 163–173.
24. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // PSZNJ: Mar. Ecology. – 1996. – V. 17 (1 – 3). – P. 227–236.

До розділу 2.

1. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные: Новый обобщенный подход. Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 583 с.
2. Жизнь животных, в 7 т. Т. 2 / Под ред. Р.К. Пастернак. – 2 изд., перераб. М.: Просвещение, 1988. – 447 с.
3. Иванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных: Учеб. пособие для студ. биол. спец. ун-тов. В 3-х ч. Ч. 3. – М.: Высш. шк., 1985. – 390 с.
4. Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. - К.: Наукова думка, 1970. – 138 с.
5. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. – К.: Наукова думка, 1984. – 176 с.
6. International Council for the Exploration of the Sea. Alien Species Alert: *Rapana venosa* (veined whelk) / Ed. R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding. ICES Cooperative Research Report, 2004. – No. 264. – 14 p.

До розділу 3.

1. Дранкин Е. І. Новий молюск в Чорному морі // Природа. – 1953. – № 9. – С. 92 – 95.
2. Ершов В. Чарующий мир раковин. – М.: Дельта Паблишинг, 2005. – 152 с.
3. Gensler A., Mann R., Graves J. E. The Genetics of invasion: a study of the asian viened whelk, *Rapana venosa*. In Abstracts: Second International Conference on Marine Bioinvasions. New Orleans, LA, USA, April 9-11, 2001. – P. 15-29.

До розділу 4.

1. Атраментова Л. О., Утєвська О. М. Статистичні методи в біології. Х: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2007. – 288 с.
2. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). - М.: «Колос», 1985. – 351 с.
3. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
4. Новиков Д. А. Статистические методы в педагогических исследованиях (типовые случаи). М.: МЗ-Пресс, 2004. – 67 с.
5. Орлов А. И. Прикладная статистика. Учебник. - М.: Экзамен, 2004. – 656 с.
6. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Минск: Выш. школа, 1973. – 319 с.

Навчальне видання

Топтіков Валентин Анатолієвич
Ковтун Олег Олексійович
Алексєєва Тетяна Григорівна

МОРФОЛОГІЯ ТА ФІЗІОЛОГІЯ ЧЕРЕВОНОГОГО
МОЛЮСКА *RAPANA VENOSA*

Навчально-методичний посібник

За редакцією авторів

Підп. до друку 11.11.2014. Формат 60x84/16.
Ум.-друк. арк. 3,95. Тираж 25 пр.
Зам. № 1036.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.

Україна, 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12
Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua