

**ОЦЕНКА МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
РАКОВИН *SINANODONTA* (BIVALVIA, UNIONIDAE, ANODONTINAE)**

**Е.М. Саенко<sup>1</sup>, С.К. Холин<sup>1</sup>, И.В. Балан<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока, 159,  
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

<sup>2</sup>Государственный природный заповедник «Хинганский», п. Архара, Амурская обл.,  
676741, Россия. E-mail: irich\_balan@mail.ru

Проведен анализ морфометрической изменчивости раковин пяти видов пресноводных двустворчатых моллюсков рода *Sinanodonta* из бассейнов р. Амур, оз. Ханка, р. Раздольная. Используются 4 стандартных мерных признака (длина раковины, высота максимальная и у макушки, выпуклость раковины) и 4 дополнительных, а также 14 индексов на их основе. Установлено, что индексы на основе стандартных промеров работают с достаточной долей точности, при этом наиболее определяющим фактором для разделения видов являются соотношение выпуклости раковины с другими параметрами. Индексы, основанные на дополнительных мерных признаках (кроме величины расстояния между макушкой и максимально выступающей точкой на боковой поверхности створки), не работают.

**ESTIMATION OF SHELLS MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *SINANODONTA*  
(BIVALVIA, UNIONIDAE, ANODONTINAE)**

**E.M. Sayenko<sup>1</sup>, S.K. Kholin<sup>1</sup>, I.V. Balan<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Ave.,  
Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

<sup>2</sup>Khingansky Nature Reserve, Arkhara Village, Amurskaya District, 676741, Russia.  
E-mail: irich\_balan@mail.ru

Analysis of conchological features of shells of 5 species from the genus *Sinanodonta* inhabiting water-basins of the Amur River, Khanka Lake and Razdolnaya River has been conducted. Two groups of features (4 standard measurements such as shell length, shell width, maximal shell height, and height at umbo, and 4 additional measurements) with 14 indexes were used. It is shown that indexes of standard measurements allow discrimination of the investigated species with high level of confidence; furthermore relations of shell width to the other characters are the most definite factors for species determination. Indexes based on additional features, except a measurement of the length between umbo and maximal protruded point of valve, don't work.

В основе всех таксономических ревизий двустворчатых моллюсков лежат конхологические признаки. У представителей рода *Sinanodonta* овально-треугольные крупные раковины с высоким крылом. Из-за очень крупных размеров взрослых раковин (до 20 см в длину) возникают проблемы при их идентификации, т.к. современная методика определения беззубок подразумевает сравнение как мерных признаков, так и построенных под бинокляром с помощью рисовального аппарата кривых фронтального сечения створок, а чем крупнее створка, тем сложнее с нее нарисовать достоверную кривую. Поэтому для представителей рода *Sinanodonta* не только была модифицирована методика составления кривых фронтального сечения, но также введены дополнительные мерные харак-

теристики, чтобы оценить степень вздутости максимально выпуклого сечения раковины (Богатов, 2007).

Целью нашей работы стал анализ мерных признаков раковин 5-ти видов *Sinanodonta* из бассейнов Амура, Ханки и Раздольной.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы сборы 1986–2012 гг., хранящиеся в коллекциях БПИ ДВО РАН (г. Владивосток) и ГПЗ «Хинганский» (п. Архара, Амурская область). Измерены раковины пяти видов *Sinanodonta*:

- *S. amurensis*: 37 экз. из басс. р. Амур (3 места сбора из рек Архара и Сита), 13 экз. из басс. оз. Ханка (3 точки сбора из р. Мельгуновка и оз. Ханка);
- *S. primorjensis*: 15 экз. из басс. р. Раздольная (6 мест сбора из рек Раздольная, Кипарисовка, Славянка, Раковка);
- *S. likharevi*: 23 экз. из басс. оз. Ханка (4 точки сбора в оз. Ханка и реках Мельгуновка и Нестеровка), 1 экз. из р. Амур;
- *S. crassitesta*: 12 экз. из басс. р. Раздольная (2 точки сбора из рек Раздольная и Кипарисовка);
- *S. schrencki*: 4 экз. из оз. Ханка (3 точки сбора), 3 экз. из р. Бикин, 1 экз. из р. Раздольная.

Определение проведено д.б.н. В.В. Богатовым традиционным компараторным методом на основе разности кривизны фронтального сечения створок (Логвиненко, Старобогатов, 1971) с модификациями для представителей рода *Sinanodonta* (Богатов, 2007).

Основными характеристиками раковины являются ее длина, высота и выпуклость. Данные признаки используются во всех определителях; мы остановились на латинских обозначениях: **L** – длина раковины; **Hmax** – максимальная высота раковины; **Hu** – высота раковины у макушки; **B** – выпуклость раковины (при отсутствии одной из створок бралась двойная величина выпуклости имеющейся створки). При проведении ревизии беззубок бассейна Амура (включая *Sinanodonta*) Москвичева (1973) ввела еще один признак, который использовался отечественными малакологами в последующих работах без какого-либо буквенного обозначения; мы называем данный признак **Ua** – расстояние от переднего края раковины до макушки по линии, параллельной брюшному краю (Саенко, Холин, 2007). Для оценки степени вздутости максимально выпуклого сечения раковины *Sinanodonta* были введены дополнительные мерные характеристики: **vmvc** – расстояние от макушки по линии максимально выпуклого сечения (так называемая *косая высота*); **mt** – расстояние между макушкой и максимально выступающей точкой на боковой поверхности створки, т.е. наиболее удаленной от комиссуральной плоскости створки (Старобогатов и др., 2004; Богатов, 2007). Чтобы оценить темп роста раковины введен еще один признак: **мон** – расстояние от макушки до конца нимфы (Богатов, 2007). Кроме указанных 8 мерных признаков мы дополнительно анализировали 14 индексов.

Статистический анализ данных проводился с помощью программы Statistica (ver. 8). Были использованы ординарная описательная статистика, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA и тест Тьюки при неравных объемах выборок), а также канонический и дискриминантный анализ. В анализе использованы только промеры целых раковин.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе нами анализировались мерные признаки (табл. 1). Хотя выборка *S. crassitesta* имела самый большой возрастной разброс раковин от очень мелких ювенильных (поэтому средние значения мерных параметров у данного вида оказались наименьшими), значительная изменчивость признаков, связанная с возрастной гетерогенностью выборок, обнаружена у всех пяти видов. Дисперсионный анализ выявил два признака (**Hmax** и **мон**), по которым наблюдаются статистически значимые отличия между выборками (табл. 1). Однако статистически значимы эти различия только по признаку **Hmax** для

Таблица 1

**Значения морфометрических признаков раковин видов рода *Sinanodonta*  
и результаты дисперсионного анализа (ANOVA)**

Показатель	Вид					ANOVA	
	<i>amurensis</i>	<i>primorjensis</i>	<i>likharevi</i>	<i>crassitesta</i>	<i>schrencki</i>	F, df = 72	p
<b>Мерные признаки</b>							
<i>Hmax</i>	<u>5,0–11,8</u> 8,34±0,35	<u>6,0–9,4</u> 7,73±0,34	<u>5,0–11,0</u> 8,05±0,30	<u>3,3–10,7</u> 6,30±0,65	<u>5,2–8,4</u> 7,02±0,50	3,372	<b>0,014</b>
<i>Hu</i>	<u>4,0–9,8</u> 6,72±0,30	<u>4,7–8,2</u> 6,51±0,30	<u>4,1–9,7</u> 6,67±0,29	<u>2,8–10,0</u> 5,23±0,63	<u>4,3–7,3</u> 5,83±0,45	2,372	0,060
<i>L</i>	<u>6,6–18,2</u> 11,68±0,58	<u>8,2–15,1</u> 11,48±0,57	<u>6,8–17,1</u> 11,56±0,52	<u>4,6–17,0</u> 9,36±1,05	<u>7,2–11,4</u> 9,78±0,66	1,957	0,110
<i>B</i>	<u>2,5–6,6</u> 4,30±0,20	<u>2,8–5,5</u> 4,14±0,23	<u>2,5–5,9</u> 4,51±0,19	<u>1,6–6,5</u> 3,46±0,44	<u>3,2–5,1</u> 4,37±0,31	1,975	0,107
<i>Ua</i>	<u>1,6–4,5</u> 2,80±0,14	<u>1,7–4,2</u> 3,07±0,20	<u>2,2–4,4</u> 3,06±0,11	<u>1,2–5,0</u> 2,53±0,33	<u>2,0–3,5</u> 2,68±0,26	1,397	0,244
<i>мон</i>	<u>2,1–6,5</u> 3,99±0,22	<u>3,0–5,2</u> 3,93±0,18	<u>2,3–5,2</u> 3,75±0,16	<u>1,2–5,4</u> 2,88±0,35	<u>2,3–4,0</u> 3,25±0,25	3,137	<b>0,020</b>
<i>вмвс</i>	<u>5,0–15,0</u> 8,85±0,44	<u>6,5–10,8</u> 8,42±0,35	<u>5,3–12,0</u> 8,72±0,35	<u>3,7–13,4</u> 7,16±0,83	<u>5,9–8,9</u> 7,77±0,51	1,634	0,175
<i>mt</i>	<u>2,0–5,8</u> 3,74±0,18	<u>2,4–4,9</u> 3,34±0,21	<u>1,8–4,6</u> 3,37±0,12	<u>1,5–4,4</u> 2,98±0,26	<u>2,8–3,5</u> 3,08±0,11	2,448	0,054
<b>Индексы</b>							
<i>мон/Hmax</i>	<u>0,372–0,591</u> 0,468±0,011	<u>0,407–0,567</u> 0,510±0,013	<u>0,389–0,780</u> 0,482±0,018	<u>0,364–0,486</u> 0,445±0,011	<u>0,464–0,465</u> 0,464±0,0002	1,879	0,123
<i>mt/Hmax</i>	<u>0,316–0,574</u> 0,482±0,011	<u>0,346–0,538</u> 0,431±0,014	<u>0,310–0,500</u> 0,420±0,009	<u>0,452–0,554</u> 0,482±0,011	<u>0,452–0,512</u> 0,462±0,010	7,014	<b>&lt;0,0001</b>
<i>Hmax/вмвс</i>	<u>0,779–1,019</u> 0,923±0,012	<u>0,847–0,976</u> 0,917±0,012	<u>0,868–1,038</u> 0,928±0,009	<u>0,824–0,946</u> 0,897±0,011	<u>0,852–0,903</u> 0,895±0,009	1,121	0,353
<i>B/вмвс</i>	<u>0,438–0,578</u> 0,499±0,007	<u>0,431–0,543</u> 0,489±0,010	<u>0,448–0,667</u> 0,517±0,009	<u>0,432–0,543</u> 0,481±0,011	<u>0,475–0,516</u> 0,509±0,007	2,113	0,088
<i>mt/B</i>	<u>0,625–1,143</u> 0,901±0,024	<u>0,636–0,964</u> 0,810±0,028	<u>0,589–1,000</u> 0,756±0,019	<u>0,790–1,000</u> 0,902±0,025	<u>0,790–0,920</u> 0,812±0,022	7,418	<b>&lt;0,0001</b>
<i>Hmax/L</i>	<u>0,644–0,821</u> 0,722±0,009	<u>0,623–0,740</u> 0,676±0,011	<u>0,643–0,863</u> 0,703±0,010	<u>0,629–0,717</u> 0,678±0,008	<u>0,695–0,757</u> 0,717±0,009	3,643	<b>0,009</b>
<i>Hu/L</i>	<u>0,512–0,657</u> 0,581±0,006	<u>0,527–0,618</u> 0,569±0,009	<u>0,531–0,624</u> 0,578±0,005	<u>0,517–0,609</u> 0,558±0,008	<u>0,552–0,640</u> 0,595±0,012	2,065	0,094
<i>Hmax/Hu</i>	<u>1,122–1,402</u> 1,244±0,013	<u>1,109–1,286</u> 1,189±0,018	<u>1,128–1,491</u> 1,216±0,017	<u>1,070–1,273</u> 1,217±0,018	<u>1,110–1,259</u> 1,206±0,021	1,483	0,216
<i>B/L</i>	<u>0,333–0,417</u> 0,370±0,004	<u>0,341–0,415</u> 0,360±0,006	<u>0,329–0,514</u> 0,392±0,009	<u>0,333–0,403</u> 0,366±0,007	<u>0,430–0,467</u> 0,446±0,006	12,487	<b>&lt;0,00001</b>
<i>B/Hmax</i>	<u>0,417–0,583</u> 0,514±0,007	<u>0,467–0,585</u> 0,533±0,009	<u>0,448–0,691</u> 0,558±0,009	<u>0,485–0,607</u> 0,540±0,013	<u>0,605–0,671</u> 0,623±0,011	11,236	<b>&lt;0,00001</b>
<i>B/Hu</i>	<u>0,565–0,754</u> 0,639±0,009	<u>0,564–0,671</u> 0,633±0,010	<u>0,578–0,875</u> 0,679±0,015	<u>0,571–0,714</u> 0,656±0,015	<u>0,671–0,845</u> 0,752±0,023	7,083	<b>&lt;0,0001</b>
<i>Ua/L</i>	<u>0,189–0,311</u> 0,242±0,006	<u>0,207–0,308</u> 0,265±0,008	<u>0,201–0,326</u> 0,269±0,007	<u>0,250–0,294</u> 0,267±0,005	<u>0,235–0,315</u> 0,273±0,013	3,542	<b>0,011</b>
<i>Ua/Hmax</i>	<u>0,264–0,427</u> 0,337±0,009	<u>0,283–0,481</u> 0,394±0,015	<u>0,297–0,457</u> 0,383±0,009	<u>0,364–0,467</u> 0,395±0,010	<u>0,333–0,417</u> 0,380±0,014	6,405	<b>&lt;0,0002</b>
<i>Ua/Hu</i>	<u>0,333–0,535</u> 0,417±0,009	<u>0,362–0,536</u> 0,467±0,014	<u>0,346–0,577</u> 0,465±0,012	<u>0,429–0,525</u> 0,480±0,009	<u>0,400–0,515</u> 0,458±0,016	5,226	<b>&lt;0,001</b>
<b>N</b>	<b>27</b>	<b>12</b>	<b>22</b>	<b>10</b>	<b>6</b>		

Примечание. Обозначения признаков приведены в разделе «Материал и методика».

Над чертой – min–max каждого признака; под чертой – среднее и ошибка среднего. N – количество использованных в анализе раковин. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия между выборками.

*S. crassitesta* от *S. amurensis* (тест Тьюки,  $p < 0,05$ ). Кроме того, у всех анализируемых видов пределы изменчивости признаков сильно перекрываются, поэтому использовать мерные признаки для видовой диагностики отдельных раковин оказалось невозможно. Ранее для популяции инвазийных синанодонт из дельты Дуная (Украина) также было показано, что для оценки морфологической изменчивости раковин можно применять только морфометрические индексы (Павлюченко и др., 2007).

На следующем этапе анализировались 14 индексов (табл. 1). Результаты дисперсионного анализа выявили статистически значимые различия между видами по девяти признакам, наибольший вклад в различия между видами вносят шесть индексов: *mm/Hmax*, *mm/B*, *B/L*, *B/Hmax*, *B/Hu* и *Ua/Hmax* (тест Тьюки,  $p < 0,05$ ). При этом первые два индекса статистически значимо меньше у *S. likharevi*, чем у *S. crassitesta*; следующие три индекса выше у *S. schrencki*, а у *S. amurensis* индекс *Ua/Hmax* меньше, чем у остальных видов (тест Тьюки,  $p < 0,05$  во всех трех случаях).

Таблица 2

**Факторная структура изменчивости индексов мерных признаков при каноническом анализе видов рода *Sinanodonta***

Индексы	Каноническая переменная	
	1-я	2-я
<i>мон/Hmax</i>	-0,028	0,270
<i>mm/Hmax</i>	-0,125	<b>-0,588</b>
<i>Hmax/ммвс</i>	-0,090	0,089
<i>B/ммвс</i>	0,090	0,074
<i>mm/B</i>	-0,216	<b>-0,521</b>
<i>Hmax/L</i>	-0,015	-0,306
<i>Hu/L</i>	0,086	-0,119
<i>Hmax/Hu</i>	-0,089	-0,223
<i>B/L</i>	<b>0,524</b>	-0,127
<i>B/Hmax</i>	<b>0,536</b>	0,110
<i>B/Hu</i>	<b>0,419</b>	-0,051
<i>Ua/L</i>	0,216	0,278
<i>Ua/Hmax</i>	0,201	<b>0,424</b>
<i>Ua/Hu</i>	0,185	0,355
Доля объяснимой факторной дисперсии, %	54,56	20,81

Примечание. Обозначения признаков приведены в разделе «Материал и методика». Вклады признаков в канонические переменные даны в виде объединенных внутригрупповых коэффициентов корреляций; полужирным шрифтом выделены наиболее высокие коэффициенты.

Анализ факторной структуры изменчивости при каноническом анализе показал, что с первой канонической переменной наиболее сильно связаны индексы *B/L*, *B/Hmax*, *B/Hu*, а со второй – индексы *mm/Hmax*, *mm/B*, *Ua/Hmax* (табл. 2). Эти результаты совпадают с результатами простого однофакторного анализа.

Ранее для *Sinanodonta* отмечено наличие высокой изменчивости формы раковин от условий обитания: особи одного вида имеют более вытянутую раковину в биотопах с сильным течением и более высокую в стоячих водоемах (Богатов, 2007). Аллометрический рост (когда пропорции раковины изменяются с возрастом моллюска, это изменение не связано с условиями обитания) у *Sinanodonta* не отмечен. Действительно, дискриминантный анализ не выявил признаков аллометрического роста: в пространстве первых двух канонических переменных по результатам анализа индексов каждый вид формирует единое поле, без деления на отдельные группы внутри вида (рисунок). Более того, большинство раковин, за исключением экземпляров, принадлежащих *S. schrencki*, образует слабо дифференцированную совокупность. Точность классификации для *S. schrencki* составила 100%, для остальных видов менее 80%.

Кратко резюмируя полученные данные, можно сказать, что наиболее определяющим фактором для разделения видов является соотношение степени выпуклости створок к другим параметрам раковины. Действительно, выделение обсуждаемых видов было построено в первую очередь на разной степени выпуклости одномерных раковин (Старобогатов, 2004; Богатов, Саенко, 2003; Богатов, 2007; и др.). Так, указывалось, что самими

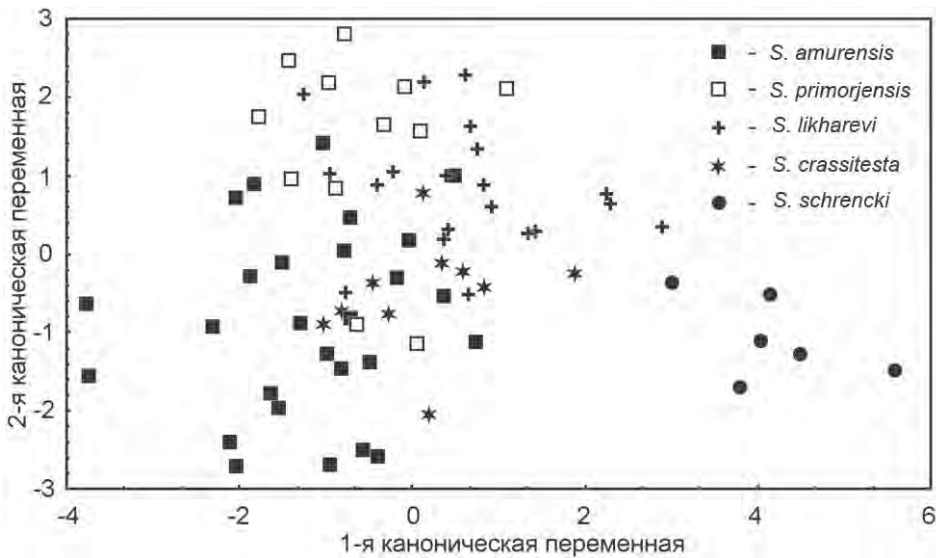


Рисунок. Распределение пяти видов рода *Sinanodonta* в пространстве первых двух канонических переменных.

плоскими среди обсуждаемых видов являются *Sinanodonta primorjensis* и *S. amurensis*, а самые выпуклые раковины у *S. schrencki*. Полученные нами результаты только подтвердили правильность данного подхода при определении синанодонт. Однако возникает вопрос: почему индексы, в которых используется параметр *mt* (расстояние между макушкой и максимально выступающей точкой на боковой поверхности створки) дают достоверные, статистически значимые различия, а индексы с параметром *вмвс* (расстояние от макушки по линии максимально выпуклого сечения, или *косая высота*) не работают? Оба параметра описывают степень выпуклости раковины, при этом *mt* является просто «редуцированным» параметром *вмвс*. Объяснение может быть следующим. Несмотря на попытку стандартизировать промеры, определение максимально выпуклой точки на боковой поверхности створки и, как результат, измерение *вмвс* и *mt* сохраняют элемент субъективности, что, конечно, сказывается на точности измерений. Однако если при измерении *mt* у одной и той же створки разница в показаниях, полученных нами по очереди, составляет не более 1–1,5 мм, то при измерении *вмвс* (*косая высота*) разброс был уже 2–4 мм, что снижает достоверность данного признака.

Кроме параметра *косая высота*, не работают признак *Ua* (расстояние от переднего края раковины до макушки по линии, параллельной брюшному краю) и индексы с параметром *мон* (расстояние от макушки до конца нимфы).

#### Благодарности

Часть работы поддержана грантом № 12-И-П30-01 «Современное состояние и динамика биологического разнообразия пресноводных и солоноватоводных экосистем Дальнего Востока России» (руководитель чл.-корр., д.б.н. Богатов В.В.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богатов В.В. 2007.** Беззубки рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 86, № 2. С. 147–153.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 2003.** О систематическом положении рода *Sinanodonta* // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 7. С. 85–93.

- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971.** Кривизна фронтального сечения как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научные доклады высшей школы, Биологические науки. № 5. С. 7–10.
- Москвичева И.М. 1973.** Моллюски подсемейства Anodontinae (Bivalvia, Unionidae) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 52, вып. 6. С. 822–834.
- Павлюченко О.В., Мельниченко Р.К., Гарбар А.В. 2007.** Морфология раковины, распространение и некоторые особенности экологии моллюска *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae) в водоемах дельты Дуная // Вестник зоологии. Т. 43, № 3. С. 241–250.
- Саенко Е.М., Холин С.К. 2007.** Новые данные о редких перловицах рода *Middendorffinaia* (Bivalvia, Unionidae, Nodulariinae) // VIII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы конференции. Т. II. Благовещенск: БГПУ. С. 32–36.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004.** Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С. 9–491.