

# Новые данные о морфологической изменчивости раковины *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) в Чёрном море

И.П. БОНДАРЕВ

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, 299011, Проспект Нахимова, 2, Севастополь, РОССИЯ. E-mail: [igor.p.bondarev@gmail.com](mailto:igor.p.bondarev@gmail.com)

**РЕЗЮМЕ** Морфологическая изменчивость раковины двустворчатого моллюска *Flexopecten glaber* изучена на основе анализа 306 экземпляров из бухты Казачья (Севастополь, Крым) Чёрного моря. Сбор моллюсков проведен с помощью легководолазного оборудования в июне–сентябре 2017–2018 гг. Для *F. glaber* даны размерные характеристики раковины, и рассмотрены основные тенденции изменения их соотношений по мере роста. Впервые приведены и обсуждены количественные показатели толщины створок раковины, их массы и высоты радиальных ребер. Показан широкий внутривидовой полиморфизм раковины в относительно узком диапазоне условий среды обитания. Полученные данные расширяют представление о морфологической изменчивости *F. glaber* в Чёрном море и дают новую информацию о функциональной морфологии вида.

New data on the morphological variability of the shell of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea

I.P. BONDAREV

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, 299011, Nakhimov Avenue 2, Sevastopol, RUSSIA. E-mail: [igor.p.bondarev@gmail.com](mailto:igor.p.bondarev@gmail.com)

**ABSTRACT.** The morphological variability of the bivalve mollusc *Flexopecten glaber* was studied based on the analysis of 306 specimens from the Kazach'ya Bay (Sevastopol, Crimea) of the Black Sea. The sampling of molluscs was carried out with the help of skuba equipment in June–September of 2017–2018. For *F. glaber*, the age and size characteristics are given and the main trends in their ratios with the shell growth are considered. For the first time, quantitative indicators of thickness of the shell valves, their weight and height of the radial ribs are presented and discussed. A wide intraspecific polymorphism of the shell is shown in a relatively narrow range of habitat conditions. The obtained data expand the understanding of the morphological variability of *F. glaber* in the Black Sea and provide new information on the functional morphology of the species.

## Введение

Гладкий гребешок – *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) – наиболее широко распространённый представитель семейства Pectinidae в Средиземном море [Marèta *et al.*, 2016], где он обитает на илистых и песчаных грунтах с обломками рако-

вин на глубинах от 5 до 900 м, иногда до 1600 м [Poppe, Goto, 1993]. Несмотря на распространённость вида, данные о его морфологии ограничены, преимущественно, краткими диагнозами с указанием наиболее характерных морфологических черт для номинативного таксона и его многочисленных форм [Milashevich, 1916; Scarlato, Starobogatov, 1972; Rombouts, 1991; Poppe, Goto, 1993]. Наиболее полной сводкой по морфологии *F. glaber* является раздел в классическом труде по позднечетвертичным двустворчатым моллюскам [Nevevskaya, 1965]. Наши исследования, проведенные в 2017 г., позволили получить дополнительные данные о морфологической изменчивости раковины *F. glaber* в Чёрном море [Bondarev, 2018].

Вариабельность *F. glaber* является причиной обширной синонимии, включающей более 20 таксонов по данным международной базы World Register of Marine Species [WoRMS]. Основой для описания этих таксонов служили, как правило, экстремальные формы. Уплощенная правая створка и несколько более выраженная неравносторонность раковины, отмеченные в оригинальном описании *Pecten glaber* var. *pontica* Vucquoy, Dautzenberg et Dollfus [1887-1898], послужили основанием для признания черноморского гребешка самостоятельным видом – *Pecten ponticus* [Arkhangelsky, Strakhov, 1938; Milashevich, 1916] или под названием *Flexopecten ponticus* [Scarlato, Starobogatov, 1972; Pereladov, 2016]. В современной литературе за черноморским гребешком чаще признавался статус подвида *Chlamys (Flexopecten) glabra pontica* [Nevevskaya, 1965],

*Flexopecten glaber ponticus* [Bondarev, 2015; Bondarev *et al.*, 2015; Revkov, 2015; WoRMS]. Сравнительный анализ морфологических характеристик раковины показал отсутствие у черноморского гребешка специфических черт для выделения отдельного таксона. Следовательно, вышеупомянутые названия являются синонимами *Flexopecten glaber* и это название является валидным для обозначения гладкого гребешка черноморского региона [Bondarev, 2018].

Первое появление *F. glaber* в Чёрноморском регионе относится к карагатскому времени неоплейстоцена, а затем вновь он появляется только в голоцене [Arkhangelsky, Strakhov, 1938; Nevevskaya, 1965]. Появление *F. glaber* в Черном море в голоцене относится к каламитскому времени, в соответствующих слоях он представлен редкими и, чаще, мелкими экземплярами. В джеметинских отложениях это более часто встречающаяся форма, но массовые находки редки [Nevevskaya, 1965].

В начале 20-го века в Чёрном море и Севастопольской бухте *F. glaber* был массовым видом и объектом промысла, представленным на рынке вместе с устрицами [Milashevich, 1916]. До середины 20-го века гребешок был ведущей формой биоценоза *Chlamys-Ostrea*, а также характерной формой для ряда биоценозов двустворчатых моллюсков Черного моря на глубинах от 3 до 40 м [Nevevskaya, 1965]. К 1990-м гг. гребешки практически исчезли из биоценозов Чёрного моря. В настоящее время как эндемичный подвид (*F. glaber ponticus*), сокращающийся в численности, приведен в Красной книге Крыма [Revkov, 2015] и как вид (*F. glaber*) с таким же охранным статусом – в Красной книге Севастополя [Revkov, 2018].

В последние годы появились сведения об обнаружении живых гребешков в биоценозах Чёрного моря, где он не отмечался уже более 20 лет [Pereladov, 2016]. Во время проведения гидробиологических исследований бухт Севастопольского региона в 2017 г. было обнаружено поселение гребешка в Казачьей бухте [Bondarev, 2018]. В 2018 году изучение гребешка в этом районе было продолжено и дало новые результаты, позволяющие расширить представления о вариабельности *F. glaber* и получить информацию о функциональной морфологии вида.

Функциональная морфология раковин моллюсков является одной из наиболее обсуждаемых тем на протяжении десятилетий [Klompaker, Kelley, 2015]. Степень скульптурированности, выпуклости и толщины створок пектинид принято считать информативными параметрами для интерпретации условий среды обитания ископаемых видов [Aguirre *et al.*, 1996; Kauffman, 1969; Waller, 1969].

Цель данной работы – на примере *F. glaber* показать возможные пределы морфологической изменчивости вида в одной локальной популяции, обитающей в узком диапазоне параметров среды. В работе показаны основные тренды возрастных изменений морфологии раковины, впервые приводятся и обсуждаются количественные данные по рельефу радиальных ребер, а также по толщине и весу створок раковины *F. glaber*.

## Материал и методы

Материал (306 образцов: 150 экземпляров живых особей *F. glaber* и 156 пустых раковин с парными створками, скрепленными лигаментом) собран летом 2017–2018 гг. на глубинах 1,0–6,0 м в Казачьей бухте (Севастополь, Крым) Чёрного моря с помощью легководолазного оборудования. Во время сборов фиксировались сведения о биотопе и биоценозе обитания *F. glaber*.

Основные морфологические характеристики (Рис. 1 А–В): высота (H), длина (L), выпуклость (Wv) каждой створки раковины (Wrv – правой, Wlv – левой) измерялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Толщина створок (Т) и высота рёбер (hR) раковины измерялась крумциркулем с точностью до 0.05 мм. Вентральный край раковины в летний период, когда был проведен сбор образцов, тонкий, поскольку находится в стадии роста. Поэтому высота ребер и толщина створок измерялась на участке предпоследнего ростового цикла, где раковина полностью сформирована, в центре ребра первого порядка (TR) и межреберного промежутка (TI). Прижизненный биологический возраст особей оценивался по годовым меткам (Рис. 1А) – концентрическим линиям, образующимся при сезонном замедлении роста в зимний период [Gosling, 2004]. Вес створок (Wg) измерен на электронных весах с точностью до 0,1 г. Вычисление средних значений (M) и стандартного отклонения (σ), а также построение графиков выполнено с помощью программы Excel.

Полученные собственные результаты сопоставлены с ранее опубликованными морфологическими данными, основанными на анализе экземпляров *F. glaber* из районов Черного моря (BS) и Средиземноморского региона (MS) [Milashevich, 1916; Nevevskaya, 1965; Rombouts, 1991; Imsiridou *et al.*, 2012].

### Сокращения:

Районы: BS – Чёрное море, KB – Казачья бухта, MS – Средиземное и Мраморное моря.

Относительный возраст моллюсков: Rc – рецентные, Q4 – голоценовые, Q3krg – карагатские.

Характеристики раковин: H – высота, L – длина, T – толщина створок, TR – толщина створки на ребре, TI – толщина на межреберном промежутке, hR – высота рёбра,

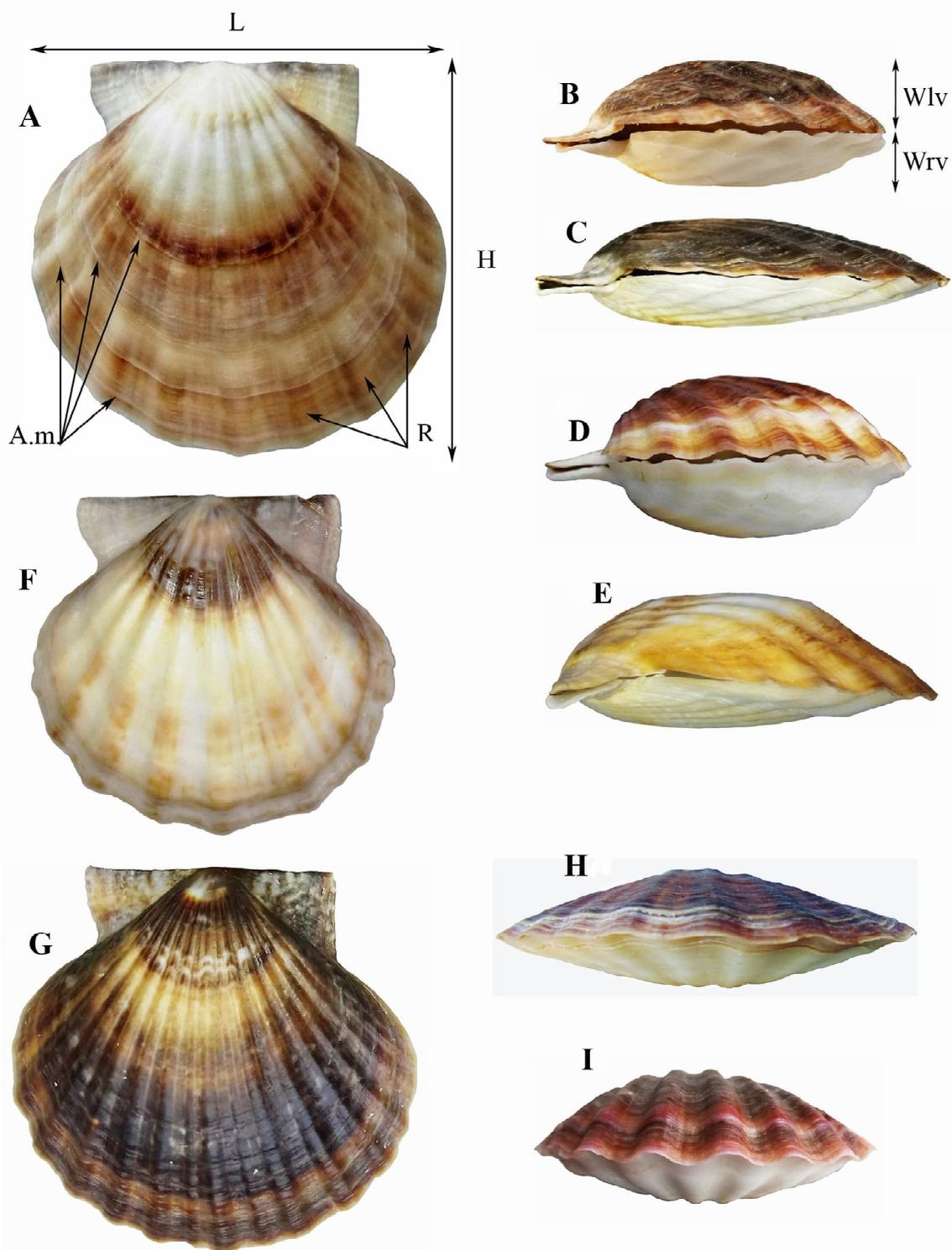


РИС. 1. Раковины *Flexopecten glaber* из Казачьей бухты. А. Наружная сторона левой створки: H – высота (52,2 мм), L – длина створки (48,0 мм), A.m. – годовые метки, R – рёбра первого порядка. В–Е. Морфы по выпуклости створок (вид спереди): В – типичная, H – 39,9 мм, Wrv – выпуклость правой, Wlv – выпуклость левой створки; С – «узкая», H – 47 мм; D – экстремально выпуклая (“*distans*”), H – 39,2 мм; E – неравностворчатая (“*ponticus*”), H – 45,1 мм. F–G. Наружная сторона левой створки с различным количеством R: F – 8 рёбер, H – 42,5 мм, L – 45,2 мм; G – 16 рёбер, H – 43,8 мм, L – 46,8 мм. H–I. Морфы, различные по рельефу радиальных ребер (вид снизу): H – с низким, L – 50,5 мм; I – с высоким рельефом, L – 41,3 мм.

FIG. 1. Shells of *Flexopecten glaber* from the Kazachya Bay. A. Outer side of the left valve: H – height (52.2 mm), L – valve length (48.0 mm), A.m. – annual marks, R – main radial ribs. B–E. Morphs with different convexity of the valves (anterior view): B – typical, H – 39.9 mm, Wrv – convexity of the right, Wlv – convexity of the left valve; C – “narrow”, H – 47 mm; D – extremely convex (“*distans*”), H – 39.2 mm, E – unequal (“*ponticus*”), H – 45.1 mm. F–G. Outer side of the left valve with a different number of R: F – 8 ribs, H – 42.5 mm, L – 45.2 mm, G – 16 ribs, H – 43.8 mm, L – 46.8 mm. H–I. Morphs with different radial ribs relief (ventral view): H – with low, L – 50.5 mm, I – with high relief, L – 41.3 mm.

Табл. 1. Размерные характеристики раковин современных и ископаемых *F. glaber* из различных районов.Table 1. Size characteristics of recent and fossil shells of *Flelopecten glaber* from various areas.

Район, геологический возраст	Max. H, мм		Max. L, мм		H/Llv			H/Lrv		
	Hlv	Hrv	Llv	Lrv	Min-max	M	$\sigma$	Min-max	M	$\sigma$
BS, KB, Rc	53,4	51,5	56,2	54,7	0,88-1,06	0,97	0,032	0,87-1,04	0,96	0,035
BS, Rc*	50,0	–	55,0	–	0,91	–	–	–	–	–
BS, Rc**	43	41	43	42	0,94-1,0	0,98	0,04	0,90-0,98	0,94	0,036
BS, Q4**	47,5	44,5	50	46	0,92-1,06	0,99	0,036	0,93-1,07	0,98	0,044
BS, Q3krg**	56	50,5	56,5	55	0,9-1,06	1,0	0,043	0,91-1,08	0,99	0,039
MS, Rc**	54,6	52,9	53,3	52,8	0,98-1,02	0,99	–	0,96-1,02	0,99	–

Примечания: \* – [Milashevich, 1916], \*\* – [Nevevskaya, 1965]

Wv – выпуклость створки, lv – левая створка, rv – правая створка.

M – среднее значение,  $\sigma$  – стандартное отклонение.

## Результаты

В Казачьей бухте г. Севастополя, где солёность воды составляет 17,8–18,0‰, локальная популяция *F. glaber* обитает в диапазоне глубин от менее чем 1 м до 6 м на песчано-ракушечном грунте с зарослями водорослей, среди которых доминирует *Zostera (Zosterella) noltei* Hornemann, 1832. Ядро популяции с плотностью 3–5, до 10 экз./м<sup>2</sup> расположено на глубине 3,5–4,5 м.

**Размерные характеристики.** Длина левой створки (Llv) раковины *F. glaber* в нашей выборке варьировали в диапазоне от 14,0 мм до 56,2 мм. Длина раковины самого крупного экземпляра из Казачьей бухты превышает ранее установленные максимальные показатели у рецентных и голоценовых представителей вида из Чёрного моря и близка максимальным значениям длины раковин *F. glaber* карангатского возраста (Табл. 1). В других бухтах Севастополя, где *F. glaber* обнаружен единично, его максимальные размеры значительно меньше и не превышают 40 мм. Основные размерные характеристики раковин гребешка из Казачьей бухты (KB) в сравнении с опубликованными другими исследователями представлены в Табл. 1.

Диск створок раковины *F. glaber* округлый, но как следует из Табл. 1, чаще несколько более длинный, чем высокий. В большинстве исследованных выборок для соотношения H/L средние значения  $M < 1$ . Анализ нашей выборки (KB) показывает, что к группе образцов с высокими раковинами (H/L больше или равно 1) относятся экземпляры с L от 14,0 до 41,3 мм (M = 29,2 мм), возраст которых составлял преимущественно 1–2 года, редко до 4 лет. В группе с удлинен-

ными раковинами (H/L < 1) D = 19,2–56,2 мм (M = 37,4 мм), преобладают 3 – 5-летние особи, а возраст варьирует от 1 до 7 лет. Соотношение H/L самого молодого экземпляра (1 год) в этой группе – 0,99, а возраст экземпляра с минимальным значением H/L = 0,87 (максимальной удлиненностью) для правой створки, составляет 6 лет. Соотношение H/L = 0,92 и 0,90 для левой и правой створок, соответственно, самого крупного экземпляра (Llv – 56,2 мм, 7 лет) нашей выборки близко к H/L = 0,91 у самого крупного экземпляра по [Milashevich, 1916] (Табл. 1). Это свидетельствует о том, что у *F. glaber* в пропорциях раковины существуют индивидуальные особенности, но тенденция относительного удлинения диска створок преимущественно связана с увеличением возраста и размера, увеличение которого происходит по мере роста особи (Рис. 2 А–В).

**Выпуклость (изогнутость) створок.** У раковин *F. glaber* популяции Казачьей бухты показатели выпуклости для каждой из створок варьируют в более широком диапазоне, чем было известно для вида ранее (Табл. 2). При этом средние значения выпуклости правой створки соответствуют, а для левой створки наиболее близки таковым для Средиземноморских образцов (Табл. 2, строка 5 – MS, Rc).

Новые данные позволяют выделить ряд морф у *F. glaber* исследованной популяции по признаку выпуклости створок (Рис. 1 В–Е). У большинства особей возрастом до 3х лет (L до 30 мм) разностворчатость выражена слабо (Рис. 1В), что соответствует габитусу раковины типичной морфы *F. glaber* [Milashevich, 1916, Nevevskaya, 1965]. Эта морфа наиболее широко распространена в Средиземном море. Диапазон изменчивости выпуклости створок этой морфы приведен в Табл. 2, строка 5 (MS, Rc). Показатели выпуклости створок близки средним значениям для вида, относительная выпуклость правой (нижней) створ-

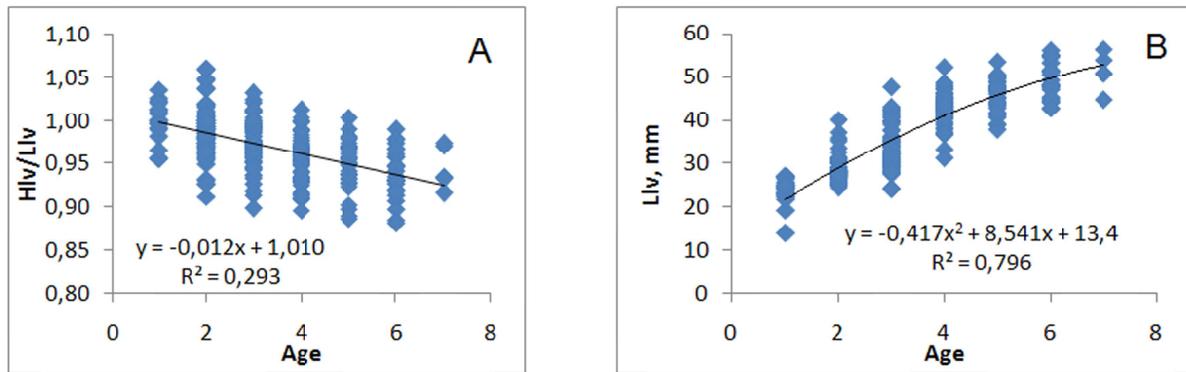


РИС. 2. Зависимость соотношения высоты левой створки (Hlv) раковины *Flexopecten glaber* к её длине (Llv) (А) и длины (Llv) (В) от возраста особи.

FIG. 2 Correlation between the ratio of the height of the left valve (Hlv) of the shell of *Flexopecten glaber* to its length (Llv) (А) and the length (Llv) (В) and the age.

ки составляет не менее 75% от таковой для левой (верхней) створки.

У части особей раковина сравнительно более узкая с большим радиусом кривизны створок (Рис. 1С), показатели выпуклости створок ниже средних значений, приведенных в Табл. 2, до минимальных. Соотношение показателей выпуклости нижней и верхней створок соответствует типичной морфе, «узкая» морфа фактически является её разновидностью. Обособление этой морфы целесообразно, поскольку для неё характерен набор связанных признаков: тонкостенные створки и низкий рельеф ребер (рассмотрены ниже).

Среди особей, у которых обе створки мало отличаются по выпуклости, можно выделить крайнюю морфу (Рис. 1D), соответствующую габитусу *Pecten distans* Lamarck, 1819, который отнесен к синонимам *F. glaber* [WoRMS]. Для этой морфы отмечено наибольшее значение относительной выпуклости правой створки  $Wrv/Hrv =$

0,24 (Табл. 2), характерны показатели выпуклости створок выше средних значений, приведенных в Табл. 2, до максимальных. Соотношение показателей выпуклости нижней и верхней створок аналогично таковым у предыдущих двух морф (не менее 75%). Для морфы «*distans*» также характерен набор связанных признаков: толстостенные створки и рельеф ребер от среднего до высокого (рассмотрены ниже).

С возрастом у многих особей из Черного моря правая (нижняя) створка уплощается, иногда с прогибом, а левая (верхняя) наоборот становится более выпуклой, и раковина приобретает экстремальный габитус характерный для морфы «*ponticus*» (Рис. 1E). Самая большая относительная выпуклость левой створки ( $Wlv/Hlv = 0,34$ ) в нашей выборке отмечена у экземпляра, который относится к морфе «*ponticus*». Для этой морфы зарегистрирована и минимальная относительная выпуклость правой створки  $Wrv/Hrv = 0,09$  (Табл. 2). Относительная выпуклость правой

Табл. 2. Относительная выпуклость створок (Wlv, Wrv) и число радиальных ребер (NR) на поверхности диска современных и ископаемых раковин *Flexopecten glaber* из различных районов.

Table 2. The relative convexity of the valves (Wlv, Wrv) and the number of radial edges (NR) on the disk surface of recent and fossil shells of *Flexopecten glaber* from various regions.

Район, геологический возраст	Wlv /Hlv			Wrv /Hrv			NR
	min – max	M	σ	min – max	M	σ	min – max (M)
BS, KB, Rc	0,15 – 0,34	0,22	0,03	0,09 – 0,24	0,16	0,026	8 – 16 (11)
BS, Rc**	0,22 – 0,29	0,24	0,04	0,10 – 0,18	0,13	0,022	12 – 15 (13)
BS, Q4**	0,18 – 0,34	0,24	0,04	0,09 – 0,15	0,13	0,022	10 – 17 (13)
BS, Q3krq**	0,20 – 0,32	0,24	0,028	0,10 – 0,19	0,15	0,028	11 – 15 (13)
MS, Rc**	0,17 – 0,22	0,20	0,07	0,16 – 0,17	0,16	0,01	(9 – 12)*** (10) **

Примечания: \* – [Nevesskaya, 1965], \*\* – [Rombouts, 1991], \*\*\* – [Imsiridou *et al.*, 2012]

(нижней) створки составляет менее 70% от такой для левой (верхней) створки.

Между крайними морфами по выпуклости створок (Рис. 1 В–Е) существуют переходные, которые и представляют основную часть особей популяции.

**Скульптура поверхности.** По мере развития особи на раковине *F. glaber* формируются тонкие концентрические линии роста, которые становятся более заметными на этапах, отражающих сезонное замедление роста в зимнее время (Рис. 1А). Эти метки у *F. glaber*, как у многих пектинид довольно хорошо выражены, что позволяет достаточно точно оценить возраст особи [Gosling, 2004]. У экземпляров нашей выборки наибольший возраст составил 7 лет.

Наиболее заметным элементом скульптуры внешней поверхности диска раковин *F. glaber* являются радиальные ребра первого порядка (далее – ребра) (Рис. 1А: R). Ребра расширяются от макушки к нижнему краю раковины, их количество не меняется по мере роста особи. Промежутки между этими ребрами и их склоны могут быть покрыты тонкими радиальными ребрышками. Рельефность и количество рёбер и ребрышек на раковине *F. glaber* различаются даже в пределах одной популяции. Наибольший диапазон варибельности по количеству ребер (10–17) ранее отмечался для верхнечетвертичных (Q4) образцов, у карангатских и рецентных – от 11–12, соответственно, до 15 [Nevevskaya, 1965]. В популяции бухты Казачьей количество ребер раковины *F. glaber* варьирует от 8 (Рис. 1F) до 16 (Рис. 1G). Таким образом, по обобщенным собственным и опубликованным данным створки *F. glaber* из Черного моря могут нести от 8 до 17 радиальных ребер. При этом, в популяции бухты Казачьей среднее количество этих ребер (11) близко таковому у типичной морфы *F. glaber* из Средиземного и Мраморного морей (Табл. 2).

Рёбра на внешней стороне верхней (левой) створки чаще более рельефны, чем на нижней (правой) створке *F. glaber*, но иногда могут быть и равными по высоте. В нашей выборке из бухты Казачья высота ребра относительно нижней точки поверхности межреберной впадины (hR) варьировала от 0,2 до 1,5 мм ( $M = 0,88$ ) для левой створки и от 0,2 до 0,9 мм ( $M = 0,54$ ) для правой (Табл. 3). Таким образом, в популяции Казачьей бухты присутствуют особи с низким рельефом поверхности створок (Рис. 1H) и с выпуклыми ребрами (Рис. 1I). Низкий рельеф ребер (ниже средних значений) характерен для морфы с узкой раковиной (Рис. 1C). Высота ребер близкая средним значениям характерна для остальных морф, а высокий рельеф ребер присущ морфе “*distans*” (Рис. 1D), реже встречается у морфы “*ponticus*” (Рис. 1E).

Левая створка раковины *F. glaber* всегда несколько больше по линейным размерам, чем правая (Табл. 1). Большая выпуклость левой створки (Табл. 2) и её рельефность (Табл. 3) дополнительно увеличивают площадь поверхности по сравнению с площадью правой. Но масса правой створки за редким исключением больше, чем левой, что обеспечивается за счет её большей толщины, как на рёбрах, так и межреберных промежутках. При этом различия в толщине правой и левой створок на межреберных промежутках менее значительны, чем на рёбрах (Табл. 3).

**Толщина створок.** Самые тонкие створки раковины в нашей выборке у особей в возрасте 1 год имеют толщину от 0,4 мм (левая) и 0,45 мм (правая) на межреберных промежутках (Табл. 2). А на ребре их толщина составляет 0,55–0,95 мм (левая створка) и 0,65 – 1,1 мм (правая). По мере увеличения возраста и размера створки раковины утолщаются (Рис. 3 А–В). У самого крупного (возраст 7 лет) из нашей выборки экземпляра (L – 56,2 мм) толщина ребра левой створки составляет 1,3 мм, а правой – 1,9 мм. На фоне общего для *F. glaber* онтогенетического тренда увеличения толщины створок раковины по мере роста особи, обращают на себя внимание отклонения, которые присущи определенным морфологическим типам, выделенным выше по выпуклости створок, указанным выше (Рис. 3 В–Е).

Повышенная толщина обеих створок присуща особям с габитусом близким *F. glaber* f. “*distans*” (Рис. 1D). Наибольшая толщина ребра правой створки – 3,0 мм, при толщине ребра левой 2,3 мм, зафиксирована у экземпляра возрастом 6 лет (Hrv = 37,5 мм) с максимальным показателем относительной выпуклости правой створки (Wrv/Hrv) – 0,24 при Wlv/Hlv – 0,29. Наибольшая толщина ребра (TR) левой створки – 2,6 мм, при TR правой – 2,7 мм, зафиксирована у 4х летнего экземпляра с Hlv. – 37,2 мм и Hrv – 36,5 мм. Для толстостенной выпуклой морфы *F. glaber* f. “*distans*” характерны размеры близкие средним для популяции, а рельеф ребер – от среднего до максимального.

Относительно тонкие створки в основном присущи морфе *F. glaber* с «узкой» раковиной (Рис. 1C) и частично морфе “*ponticus*” (Рис. 1E). Тонкостенные особи в 5-летнем возрасте имеют толщину правой створки на ребре 1,0 – 1,25 мм при Hrv до 44,7 мм, для 6-леток этот показатель увеличивается до 1,3 мм, при высоте до 46,4 мм. Среди 7-летних особей обнаружен экземпляр с толщиной ребра правой створки 1,0 мм (Hrv – 42,2 мм, Hlv 43,5 мм), а у самого крупного (Hrv – 51 мм, Hlv – 52,2 мм) 7-летнего экземпляра этой морфы TRrv = 1,3 мм. Для тонкостенных раковин характерен низкий (Рис. 1H) до среднего рельеф радиальных ребер. Тонкостенные ра-

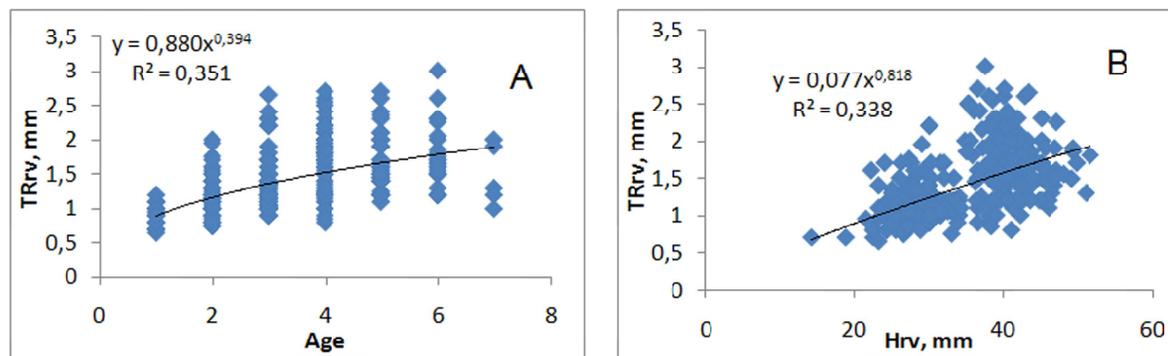


РИС. 3. Графики зависимости толщины правой створки (TRrv) раковины *Flexopecten glaber* от возраста (А) и высоты створки (В).

FIG. 3. Graphs of thickness of the right valve (TRrv) as a function of age (A) and height (B) of the shell of *Flexopecten glaber*.

ковины имеют три из пяти 7-летних экземпляров нашей выборки.

Два других 7-летних экземпляра имели толщину правой створки 1,9 мм (самый крупный экземпляр выборки по длине левой створки – 56,2 мм) и 2,0 мм (Llv – 50,8 мм). Эти образцы показывают возможности роста раковины и ее толщины для условной нормы в исследованной популяции.

Таким образом, по толщине створок раковины *F. glaber* можно разделить на 3 основные группы: тонкостенная – до 1,3 мм, средней толщины – до 2,0 мм, и толстостенная – свыше 2,0 мм.

У особей морф с узкой (Рис. 1С) и наиболее выпуклой раковиной (Рис. 1D), при максимальном для них размере и возрасте, раковины различаются по толщине створок в 2-3 раза.

Толщина правой створки *F. glaber* обычно больше, чем левой, редко одинакова и в единичных случаях - меньше, что влияет напрямую на вес створок.

**Вес** створок является функцией их размера и толщины. У *F. glaber* при меньшем размере пра-

вой (нижней) створки она, как правило, тяжелее верхней левой створки за счет большей толщины (Табл. 3).

## Обсуждение

**Размер.** В Казачьей бухте обнаружены особи *F. glaber* большего размера, чем ранее известные для Чёрного моря современные и голоценовые экземпляры (Табл. 1), что свидетельствует о благоприятных условиях обитания. Несколько меньшие максимальные размеры рецентных и верхнечетвертичных образцов из Черного моря, очевидно, отражают популяционные особенности в местах отбора проб. Современные гребешки из других бухт Севастополя по нашим данным также меньше по размеру (до 40 мм), чем в Казачьей бухте. В сравниваемых выборках раковин *F. glaber* наибольшее значение Llv (56,5 мм) отмечено у образца из карангатского горизонта (Табл. 1), что является следствием более высокой солёности. Солёность морской воды в среднекарангатское время предположительно составляла около 30‰, что существенно выше средней солёно-

Табл. 3. Высота ребер (hR, мм), толщина створки на ребрах (TR) и межреберных промежутках (Tm), мм, и веса (г) створок *Flexopecten glaber* из Казачьей бухты.

Table 3. The height of the ribs (hR, mm), thickness of the valve at the ribs (TR) and interspaces (TI), mm, and weight (W, g) of the valves of *Flexopecten glaber* from Kazachya Bay.

Признак / створки	hR, мм		TR, мм		TI, мм		W, г	
	Min-max	M	Min-max	M	Min-max	M	Min-max	M
Левая	0,2 – 1,5	0,81	0,55 – 2,6	1,23	0,4 – 2,2	0,89	0,1 – 7,9	2,97
Правая	0,2 – 0,9	0,54	0,65 – 3,0	1,45	0,45 – 2,5	1,1	0,1 – 9,9	3,12

сти 18% в Черном море [Neveskaya, 1965]. Условия обитания *F. glaber* в Карангатском бассейне были более близкими современным средиземноморским, где этот вид обычно крупнее, чем в Черном море и может достигать 86,6 мм [Imsiridou *et al.*, 2012].

**Скульптура раковины.** Количество радиальных ребер первого порядка используется в систематике пектинид и рассматривалось как один из значимых признаков для диагноза группы видов, близкородственных *F. glaber*, и внутривидового таксономического деления. Количество радиальных ребер у *F. glaber* остается постоянным от начала их формирования. Ошибочно предполагаемая разница в количестве ребер (12 против 10) использовалась для диагностики *F. glaber ponticus* от *F. glaber glaber* [Rombouts, 1991]. Небольшое (5-6), по сравнению с *F. glaber* количество ребер, было основным признаком для описания вида *F. proteus* (Dillwyn, 1817). Генетическими исследованиями установлено, что “*proteus*” является морфой *F. glaber*, у которого обычно 9–12 основных радиальных ребер [Imsiridou *et al.*, 2012]. Морфа “*proteus*” в Черном море пока не обнаружена. В нашей выборке крайние значения количества ребер (8 и 16) обнаружены у единичных экземпляров, створки несущие 14 и более ребер также встречаются редко. При среднем количестве 11 ребер, большинство створок несет 10–12 радиальных ребер, что соответствует этому признаку для средиземноморских представителей типичной формы *F. glaber* (Табл. 2).

Наличие ребер и их рельефность увеличивают прочность раковины при равной толщине, а также служит защитой от сверлящих хищников по механизму экзаптации [Klompaker, Kelley, 2015]. На основе массового материала нескольких видов пектинид показано, что такие признаки как скульптурированность и толщина связаны напрямую и определяются энергией среды [Mandic, Piller, 2001].

По нашим данным толстостенные раковины также имеют наиболее рельефные радиальные ребра. Однако внутри группы особей с толстостенными раковинами зависимость между рельефностью и толщиной створок не прямая. Образцам с самыми толстостенными створками соответствуют средние для популяции показатели высоты ребер. Вероятно, внутри этой группы можно говорить о компенсационной роли ребер для обеспечения прочности при меньшей толщине раковины. Сочетание нескольких показателей прочности раковины у толстостенных особей с выпуклыми створками и рельефными ребрами не дает им преимущества в мелководной среде обитания, где они должны теоретически доминировать. В нашей

выборке количество таких особей составляет около 10% общей численности.

В противоположность возможности компенсации меньшей толщины створки высотой ребер для сохранения прочности, у самых тонкостенных раковин в нашей выборке радиальные ребра наименее рельефные, а на некоторых участках они сглажены до плоскости поверхности створки. Уменьшение скульптурированности верхней створки пектинид в стратиграфических разрезах указывает на снижение энергии среды по мере увеличения глубины [Kauffman, 1969]. Действительно, глубоководные пектиниды обычно имеют тонкостенную раковину с низким рельефом или гладкой поверхностью. Тонкостенная раковина характерна для большинства видов моллюсков, обитающих в зоне отсутствия значительных колебаний температуры водной толщи [Bondarev, 2013]. Наши данные свидетельствуют о возможном совместном нахождении особей одного вида с различной рельефностью створок (Рис. 1 Н, I) в условиях мелководья (1–6 м) с динамически активной водной средой и значительными сезонными колебаниями температур. С позиций экоморфологии наличие на небольшой глубине особей с тонкостенными раковинами и низким рельефом поверхности является нетипичным, если ни парадоксальным. Низкий рельеф скульптурных элементов поверхности створок у особей с тонкостенной раковиной соответствует общему принципу взаимозависимости этих двух признаков, которая иногда может быть реализована безотносительно условий среды обитания.

**Выпуклость створок.** Раковины *F. glaber* имеют различную степень выпуклости, что усиливает разностворчатость. Различная выпуклость правой и левой створок была использована как основная характеристика для обоснования таксономического статуса подвида и даже отдельного вида для черноморского гребешка [Milashevich, 1916; Neveskaya, 1965]. Современные исследования показали, что даже в пределах одной популяции эта характеристика изменчива и не может служить таксономически значимым признаком [Bondarev, 2018]. Наши новые данные демонстрируют ещё большую изменчивость *F. glaber* по этому признаку (Рис. 1 В–Е, Табл. 2).

Примечательно, что максимальные значения показателя относительной выпуклости правой створки (0,24) намного превосходят этот показатель для современных, голоценовых (Q4) и карангатских (Q3kr) раковин *F. glaber* из других районов Чёрного моря и даже Средиземного и Мраморного морей (Табл. 2). Это объясняется наличием в наших сборах морфы «*distans*», которая ранее не была обнаружена в черноморских сборах, и в Средиземном море встречается не

часто. Разброс показателей выпуклости створок по нашим данным максимальный, по средним значениям выпуклости створок образцы из наших сборов наиболее соответствуют средиземноморским. В исследованной популяции, наряду с характерной для Черного моря морфой “*ponticus*”, присутствуют также раковины соответствующие типичной морфе *F. glaber* широко распространенной в средиземноморье. Очевидно, условия среды обитания в бух. Казачьей способствуют проявлению полиморфизма *F. glaber*.

У большинства видов Pectinoidea с выраженной неравностворчатостью раковины естественное нижнее положение занимает выпуклая (правая) створка, которая прикреплена к субстрату или лежит на поверхности грунта [Gosling, 2004]. Инвертированные формы *F. glaber* (*proteus*, *ponticus*) с уплощенной нижней (правой) створкой являются исключением, что очевидно явилось причиной ошибочного указания Л.А. Невесской [1965] на нижнее расположение на грунте выпуклой левой створки. У *F. glaber*, в соответствии с общим правилом для пектинида, естественным является нижнее положение правой створки, независимо от степени выпуклости.

Считается, что виды с неравностворчатой раковиной лучше адаптированы к семи-сессиальному образу жизни и способны противостоять большему уровню энергии водной среды [Waller, 1969]. Уменьшение выпуклости створок и их скульптурированности указывает на увеличение глубины формирования фации [Aguirre *et al.*, 1996]. В нашей мелководной выборке присутствуют экземпляры, как с минимальными, так и с максимальными для вида значениями выпуклости створок (Табл. 2).

Увеличение изогнутости (выпуклости) раковины увеличивает её механическую прочность. Однако в большей степени прочность раковины зависит от её толщины [Young, Budynas, 1989].

**Толщина створок.** Толщина и прочность связаны прямой квадратичной зависимостью, дополнительную прочность раковина приобретает за счет особенности геометрии (изогнутости). Двукратное утолщение створки раковины позволяет 4-хкратно увеличивать возможность противостоять механическому воздействию [Young, Budynas, 1989]. Прочность раковины является важной характеристикой для защиты моллюска от хищников [Waller, 1969]. Динамика водной массы может влиять непосредственно на моллюсков, вынуждая создавать различные адаптации, одной из которых может быть толстостенная раковина. На мелководье, в условиях активного динамического воздействия преобладают моллюски с толстостенной раковиной. Помимо обеспечения механической защиты утолщенная рако-

вина способствует поддержанию гомеостаза моллюска, что позволяет сглаживать внешнее воздействие [Bondarev, 2013].

Количественные данные по толщине створок пектинида ранее не были представлены. Л.А. Невесская [1965] определяла раковину *F. glaber* как умеренно толстостенную без количественной оценки признака. Нами предложена количественная градация морф по толщине створок раковины для исследуемого вида.

По нашим данным толщина раковины особей *F. glaber* старших возрастов (5–7 лет) при близком размере может отличаться в 3 раза (от 1,0 до 3,0 мм) (Табл. 3). При этом среди особей предельного для популяции возраста (7 лет) половина (3 экземпляра) относится к группе тонкостенных (Т до 1,3 мм), и только один экземпляр относится к группе с толстостенными раковинами с максимальной (3 мм) толщиной на ребре створки. Это говорит о хорошей выживаемости тонкостенных особей в условиях небольших глубин (1–6 м), где достаточно активная гидродинамика и наиболее значительные сезонные колебания температур. Условия бухты, безусловно, ограничивают штормовое и прибойное воздействие волн, характерное для открытых берегов, что позволяет нормально существовать относительно тонкостенным гребешкам. Дополнительным защитным агентом являются заросли *Z. noltei*, которые частично гасят энергию волн [Bondarev, 2019].

Нами впервые показано, что нижняя створка раковины *F. glaber* толще верхней. Очевидно, что за счет большей толщины меньшая по размеру и менее выпуклая нижняя (правая) створка *F. glaber* обладает прочностью эквивалентной верхней створке. У верхней (левой) створки при меньшей толщине прочность обеспечивается большей изогнутостью, а также большей высотой и радиусом кривизны в поперечном сечении радиальных ребер.

**Вес створок.** Количественные данные по весу раковины гребешка приводятся впервые. Точные измерения позволили установить, что при меньшем размере правая (нижняя) створка весит больше чем левая (верхняя) (Табл. 3). Различия в толщине правой и левой створок являются основной причиной различия в их весе, что имеет функциональное значение. Более тяжелая нижняя створка *F. glaber* способствует стабилизации моллюска в естественном положении при динамическом воздействии водной толщи. Кроме того, разница в весе створок способствует возвращению гребешка в исходное положение при всплытии над грунтом во время перемещения или спасения от хищников с помощью гидродинамических толчков.

## Заключение

Гладкий гребешок *F. glaber* в Чёрном море демонстрирует широкий диапазон изменчивости морфологических характеристик раковины. В относительно небольшом диапазоне глубин (1,0–6,0 м), где нет существенных различий по температурному и солёностному режиму, в популяции одной бухты обнаружены особи *F. glaber* значительно отличающиеся по морфологическим характеристикам. Диапазон варибельности морфологических характеристик в исследованной популяции *F. glaber* превосходит все ранее известные данные по Чёрному морю, как для рецентных, так и для голоценовых выборок. Столь широкий диапазон изменчивости раковины *F. glaber*, размер и высокая плотность поселения в популяции свидетельствует о достаточно комфортных условиях обитания вида на мелководье, где водная толща динамически умеренно активна, а сезонные колебания температур максимальны. Ранее отмечалось, что *F. glaber* преимущественно обитает на глубинах 18–40 м, где нет значительных сезонных изменений температуры, что позволяло отнести его к видам плохо переносящим температурные колебания [Невесская 1965]. Наши данные расширяют представления об экологической валентности *F. glaber*.

В пространственном распространении рассмотренных выше морф внутри диапазона глубин обитания популяции Казачьей бухты не обнаружено приоритетных зон. Их распределение скорее можно определить, как случайное. Такое распределение и разнообразие морф в популяции можно объяснить отсутствием выраженного воздействия определенного ведущего внешнего фактора отбора. Очевидно, мы имеем дело с реализацией генетически детерминированного разнообразия, которое обеспечивает возможность получения приоритета одной из морф при необходимости адаптации к конкретным условиям среды в процессе естественного отбора.

При недостатке массового материала, как в ископаемом состоянии, так и при исследовании современных моллюсков, крайние морфы вполне могут восприниматься как разные виды. Проявление широкого полиморфизма вида в узком диапазоне параметров среды необходимо учитывать в систематике пектинид и палеорекострукциях среды их обитания.

## Благодарности.

Автор признателен анонимным рецензентам и главному редактору журнала *Ruthenica* Ю.И. Кантору за конструктивные замечания и рекомендации, следование которыми позволило повысить качество статьи.

Работа подготовлена по теме государственного задания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ «Закономерности формиро-

вания и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», № Государственной регистрации АААА-А18-118020890074-2

## Литература

- Aguirre J., Braga J.C., Jimenez A.P., Rivas P. 1996. Substrate-related changes in pectinid fossil assemblages. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 126: 291–308.
- Arkhangelsky A.D., Strakhov N.M. 1938. *Geological structure and history of the development of the Black Sea*. Izdatelstvo AN SSSR, Moscow–Leningrad, 226 p. [In Russian].
- Bondarev I.P. 2013. Ecomorphological analyses of marine mollusks' shell thickness of *Rapana venosa* (VALENCIENNES, 1846) (Gastropoda: Muricidae). *International Journal of Marine Science*, 3(45): 368–388. <http://dx.doi.org/10.5376/ijms.2013.03.0045>.
- Bondarev I.P. 2015. Holocene molluscan complexes of Sevastopol bay. In: Gilbert A., Yanko-Hombach V., Yanina T. (eds). *Proceedings of IGCP 610 Third Plenary Conference From the Caspian to Mediterranean Environmental Change and Human Response during the Quaternary* (2013–2017). Astrakhan. Russia, 22–30 September: 40–43.
- Bondarev I.P. 2018. Taxonomic status of *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1898) – the Black Sea *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae). *Morskoi Biologicheskij zhurnal*, 3(4): 29–35. <http://dx.doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.03>
- Bondarev I.P. 2019. New data on biology and ecology of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 2(2): 36–44 [In Russian]. [https://celestra.ru/uploads/files/N2\\_2019\\_36\\_44.pdf](https://celestra.ru/uploads/files/N2_2019_36_44.pdf).
- Bondarev I.P., Lomakin I.E., Ivanov V.E. 2015. Features of the formation and development of the Sevastopol Bay. *Geologiya i poleznye iscopaemye Mirovogo okeana*, 4: 19–31 [In Russian].
- Bucquoy E., Dautzenberg P., Dollfus G. 1887–1898. *Les mollusques marins du Roussillon*. T. II. Pélécy-podes. Paris, 884 p.
- Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758): *World Register of Marine Species*. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=236720>. [Accessed on 18.04.2019].
- Gosling E.M. 2004. *Bivalve mollusks: biology, ecology and culture*. Fishing News Books, Cornwall, 443 p.
- Imsiridou A., Karaiskou N., Aggelidou E., Katsares V., Galinou-Mitsoudi S. 2012. Mitochondrial DNA variation as a tool for systematic status clarification of commercial species – the case of two high commercial *Flexopecten* forms in the Aegean Sea. In: Dr. Zainal Muchlisin (Ed.). *INTECH Open Access Publisher. Aquaculture*, Chapter 7: 109–126. <http://dx.doi.org/10.5772/29426>.
- Kauffman E.G. 1969. Form, function and evolution. In: Moore R.C. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6*, Vol. 1. Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence: 129–205.
- Klompmaker A.A., Kelley P.H. 2015. Shell ornamentation as a likely exaptation: evidence from predatory

- drilling on Cenozoic bivalves. *Paleobiology*, 41(1): 87–201. <http://dx.doi.org/10.1017/pab.2014.12>.
- Mandic O., Piller W.E. 2001. Pectinid coquinas and their palaeoenvironmental implications – examples from the early Miocene of northeastern Egypt. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 173(3): 171–191.
- Marèeta T., Da Ros L., Marin M. G. 2016. Overview of the biology of *Flexopecten glaber* in the North Western Adriatic Sea (Italy): A good candidate for future shellfish farming aims? *Aquaculture*, 462: 80–91. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.04.036.
- Milashevich K.O. 1916. *Molluscs of the Black and Azov Seas. Fauna of Russia and neighboring countries: Mollusks of the Russian seas*. Vol. I. Petrograd, 312 p. [In Russian].
- Neveeskaya L.A. 1965. *Late Quaternary bivalve mollusks of the Black Sea, their systematic and ecology*. Nauka, Moscow, 391 p. [In Russian].
- Pereladov M.V. 2016. Biotope structure and modern status of oyster (*Ostrea edulis*) settlement in Donuzlav Lake, Crimea peninsula, the Black Sea. *Trudy VNIRO*, 163: 36–47 [In Russian].
- Poppe G.T., Goto Y. 1993. *European seashells. Vol. II. Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda*. ConchBooks, Germany, Hachenheim, 221 p.
- Revkov N.K. 2015. The Black Sea scallop *Flexopecten glaber ponticus* Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889. In: S. P. Ivanov, A.V. Fateryga. (Eds). *The Red Book of the Crimea Republic. Animals*. LLC «ARIAL», Simferopol: 39 [In Russian].
- Revkov N.K. 2018. The Black Sea scallop *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758). In: *The Red Book of Sevastopol*. Kaliningrad – Sevastopol: Publishing House ROST-DOAFK: 347 [In Russian].
- Rombouts A. 1991. *Guidebook to Pecten shells: Recent Pectinidae and Propeamussidae of the World* (edited and revised by Coomans H.E., Dijkstra H.H., Moolenbeek R.G., van Pel P.L.). Universal Book Services, Oegstgeest, 157 p.
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya. I. 1972. Classis of bivalve mollusks – Bivalvia Linne, 1758. *The identification book of the fauna of the Black and Azov Seas*. Vol. 39. Naukova dumka, Kiev: 178–24 [in Russian].
- Waller T. 1969. The evolution of the *Argopecten gibbus* Stock (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on the Tertiary and Quaternary species of eastern North America. *Journal of Paleontology*, 43: 1–125.
- Young W.C., Budynas R.G. 2002. *Roark's formulas for stress and strain*. McGraw-Hill, New York, 852p.

