

О МЕТОДИКЕ СОПОСТАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ГОЛОТУРИИ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

В. С. ЛЕВИН

Лаборатория хорологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток 690022

Для исследования связи между распределением голотурий по участкам обитания (структурно-фациальные зоны коралловых рифов) и морфологическими признаками отдельных видов использовали метод сравнения долей вариант. Результаты анализа позволяют оценить значимость связи морфологических признаков с распределением голотурий и выделить набор признаков-индикаторов, наиболее характерных для отдельных видов голотурий, обитающих в разных условиях.

On technique of comparison of morphological characters with distribution of holothurians from coral reefs. V. S. Levin (Laboratory of Chorology, Institute of Marine Biology, Far East Science Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022)

A method of comparison of proportions was used to investigate the connection between morphological characters of the species of Holothuriidae and distribution of them in the habitats. The results of the analysis permit to estimate the significance of connection between morphological characters and distribution of holothurians and distinguish a set of signs-indicators which are most typical of taxons and separate species of holothurians living in different conditions.

В последние годы в работах по различным группам животных обсуждается проблема преодоления разрыва, образовавшегося между морфологией и экологией, и доказываются необоснованность деления структур организмов на «экологические» и «филогенетические» (Бродский, 1972). К сожалению, вопросы оценки морфологических признаков голотурий с точки зрения их функционального и приспособительного значения совершенно не разработаны. Это затрудняет выполнение исследований популяционной структуры хозяйственно ценных видов голотурий.

Нами предпринята попытка выяснить связь между некоторыми морфологическими признаками и распределением по участкам обитания, а также экологическими особенностями голотурий. В качестве группы, наиболее удобной для выполнения подобного исследования, выбрано сем. Holothuriidae, богатое видами и очень широко распространенное на мелководье в тропических и субтропических районах Мирового океана.

Материал для работы был собран в VI рейсе НИС «Дмитрий Менделеев» (1971 г., юго-западная часть Тихого океана), IV рейсе НИС «Изумруд» (1974 г., Индийский океан) и в период командировки автора на Кубу в 1972—1973 гг. Районы проведения работ в Индоветспацифике, методика сбора и учета голотурий и принятая схема структурно-фациальных зон индотихоокеанских коралловых рифов описаны ранее (Левин, 1979). На рифах Кубы выделяли следующие зоны: 0 — полножье, I — склон, IV — риффлет и V — зарифовая лагуна. Всего было выполнено 89 водозлазных гидробиологических станций. В условиях стационара уточняли видовую принадлежность голотурий, изучали их внешнюю морфологию, строение известковых элементов скелета и кьюберовых органов.

Методика анализа. Была поставлена задача исследовать связь между морфологическими признаками голотурий и их распределением по участкам обитания. Для установления такой связи необходимо определить, есть ли преобладание на определенном участке особей с данным признаком, или же они равномерно встречаются на всех участках. В связи с отсутствием в литературе простых методов подобного анализа была предпринята попытка применить для установления такой связи метод сравнения долей вариант (Урбах, 1964). Решался вопрос о значимости различия между численными значениями некоторого параметра (количеством на данном участке

особей, действительно обладающих заданным признаком, и количеством на том же участке особей, которые должны обладать этим признаком при отсутствии связи его с участком).

Ход решения задачи. Пусть имеется n видов, обладающих набором из m качественных морфологических признаков. Сведем данные о наличии определенных признаков у определенных организмов в матрицу a_{jw} (j — номер вида, w — номер признака), причем по строкам расположим виды, по столбцам — признаки. Наличие признака будем кодировать цифрой 1, отсутствие — 0.

Организмы распределены на q участках. Количество особей j -го вида на i -м участке обозначим через b_{ij} и эти данные сведем в матрицу.

Подсчитаем количество особей разных видов, обладающих w -м признаком, встречающихся на i -м участке (c_{iw}):

$$c_{iw} = \sum_{j=1}^n b_{ij} \cdot a_{jw}. \quad (1)$$

Общее количество подсчитанных особей (B) определится суммированием матрицы b_{ij} по строкам и столбцам:

$$B = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^q b_{ij}. \quad (2)$$

Количество на участке i особей всех видов (s_i) определится суммированием b_{ij} по строкам:

$$s_i = \sum_{j=1}^n b_{ij}. \quad (3)$$

Количество особей вида j на всех участках (r_j) определится суммированием b_{ij} по столбцам:

$$r_j = \sum_{i=1}^q b_{ij}. \quad (4)$$

При равновероятном распределении видов по участкам (отсутствие связи) количество особей вида j на участке i должно быть пропорционально общему количеству особей на этом участке (s_i) и средней доле особей этого вида от общего числа (r_j/B). Таким образом, на участке i особей вида j должно быть:

$$f_{ij} = s_i \cdot \frac{r_j}{B} = \frac{\sum_{i=1}^n b_{ij} \sum_{i=1}^q b_{ij}}{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^q b_{ij}}. \quad (5)$$

Отсюда можно составить матрицу значений f_{ij} .

Количество на участке i особей, которые при равновероятном распределении видов по участкам обладали бы признаком w , определим по аналогии с (1):

$$h_{iw} = \sum_{j=1}^n f_{ij} a_{jw}. \quad (6)$$

Получим матрицу h_{iw} .

Для выяснения значимости различия необходимо сравнить каждый элемент матрицы c_{iw} с соответствующим элементом матрицы h_{iw} . Предварительно определим долю особей, обладающих признаком w среди всех особей на данном участке. Поскольку количество всех особей на участке i равно s_i , указанная доля составит:

$$P_{iw} = \frac{c_{iw}}{s_i}. \quad (7)$$

При равновероятном распределении эта доля равна:

$$P^{(0)}_{iw} = \frac{h_{iw}}{s_i}. \quad (8)$$

Таким образом, получаем матрицы P_{iw} и $P^{(0)}_{iw}$.

Затем находим значения вспомогательных величин φ для долей (7) и (8) (Урбах, 1964, табл. VII):

$$\varphi_{iw} = 2 \arcsin \sqrt{P_{iw}} \quad \text{и} \quad (9)$$

$$\varphi^{(0)}_{iw} = 2 \arcsin \sqrt{P^{(0)}_{iw}}.$$

Параметр U_{iw} , определяющий значимость различия, выразится формулой:

$$U_{iw} = |\varphi_{iw} - \varphi^{(0)}_{iw}| / \sqrt{S_i} \quad (10)$$

Если $U_{iw} > 2,58$, то считали, что w -й признак действительно (с вероятностью 0,99) связан с i -м участком; если $U_{iw} < 1,96$, принимали, что связь отсутствует.

Первый этап в подготовке матрицы исходных данных a_{jw} состоит в выделении и кодировании морфологических признаков видов. При разработке системы признаков был использован политомический принцип, позволяющий проводить сравнение объектов по целому ряду признаков, взятых раздельно или в любой комбинации друг с другом. При разработке матрицы морфологических признаков видов сем. *Holothuriidae* была проведена обычная при использовании политомического принципа группировка признаков по «рядам» и «состояниям» (Кискин, 1971). В связи с целевым назначением матрицы и для уменьшения ее объема в число признаков включены только такие, которые представляются нам связанными с экологическими особенностями видов.

Выделенные для кодирования морфологические признаки и их коды приведены в списке, помещенном в приложении. В матрицы a_{jm} («вид — признак») были включены признаки исследованных нами 46 видов голотурий, относящихся к родам *Acinopyga*, *Bohadschia*, *Labidodemas* и под родам рода *Holothuria*: *Acanthotrapeza*, *Cystipus*, *Halodeima*, *Lessonothuria*, *Mertensiothuria*, *Meiriatala*, *Microthele*, *Platyperona*, *Selenkothuria*, *Semperothuria*, *Stauropora* и *Thymiosyca*.

Так как в наших сборах отсутствовали представители трех подродов рода *Holothuria* — *Irenothuria*, *Vaneyothuria* и *Theelothuria*, — характеристики признаков *H. (I.) macculochi*, *H. (V.) zaeae* и *H. (T.) paraprinceps*, включенных в эту матрицу, заимствованы из литературных источников (Deichmann, 1963; Rowe, 1969). На основании матриц a_{jw} составляли объединенную матрицу «группа видов — признак» для надвидовых таксонов семейства (табл. 1).

Таблица 1

Модифицированная объединенная матрица «группа видов — признак» сем. *Holothuriidae*

Род, подрод	Кодовый номер признака
<i>Acinopyga</i>	1, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15, 19, 22, 23, 53
<i>Bohadschia</i>	1, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 15, 18, 22, 23, 53
<i>Labidodemas</i>	2, 4, 6, 8, 10, 13, 14, 16, 20, 22, 24, 25, 27, 35, 36, 38, 42, 44, 45, 46, 55
<i>Holothuria</i>	1, 2, 4, 6, 9, 11, 12, 13, 16, 22, 24, 25, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 51
(<i>Acanthotrapeza</i>)	
<i>H. (Cystipus)</i>	2, 3, 4, 7, 9, 11, 13, 16, 17, 21, 24, 26, 31, 33, 35, 38, 49
<i>H. (Halodeima)</i>	1, 2, 4, 6, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 22, 24, 28, 33, 36, 37, 41, 51
<i>H. (Irenothuria)</i>	1, 4, 8, 11, 14, 19, 22, 24, 29, 34, 37, 38, 46
<i>H. (Lessonothuria)</i>	3, 4, 6, 8, 11, 13, 14, 16, 19, 22, 24, 25, 17, 32, 34, 35, 36, 39, 40, 52
<i>H. (Mertensiothuria)</i>	1, 2, 4, 6, 8, 10, 11, 13, 15, 18, 22, 24, 25, 27, 34, 35, 39, 40, 43, 44
<i>H. (Meiriatala)</i>	2, 3, 7, 12, 19, 22, 24, 25, 33, 36, 37, 40, 43, 48
<i>H. (Microthele)</i>	1, 5, 7, 9, 11, 13, 16, 20, 22, 24, 25, 33, 36, 40, 48, 50
<i>H. (Platyperona)</i>	2, 3, 5, 6, 9, 10, 12, 13, 15, 18, 22, 24, 25, 33, 36, 40, 43, 47
<i>H. (Selenkothuria)</i>	2, 4, 6, 8, 10, 13, 15, 18, 22, 23, 25, 54
<i>H. (Semperothuria)</i>	2, 4, 6, 8, 11, 13, 14, 16, 18, 22, 24, 27, 28, 33, 36, 41, 54
<i>H. (Stauropora)</i>	2, 3, 4, 6, 8, 10, 13, 15, 19, 22, 24, 25, 29, 30, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 43, 44, 45, 46
<i>H. (Theelothuria)</i>	1, 2, 4, 7, 8, 11, 12, 13, 17, 21, 24, 25, 29, 34, 36, 37, 40, 44, 48, 50, 56
<i>H. (Thymiosyca)</i>	2, 3, 4, 6, 7, 8, 11, 12, 14, 16, 18, 21, 22, 24, 25, 34, 37, 41, 44
<i>H. (Vaneyothuria)</i>	1, 2, 4, 6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 22, 24, 25, 35, 37, 38, 42, 44, 46

Примечание. Приведены кодовые номера присутствующих признаков. Значения кодовых номеров признаков см. в приложении.

Матрицы b_{ij} («участок — вид») составляли на основании результатов количественного учета голотурий раздельно по каждой биологической станции. За «участок» принимали часть зоны или подзоны рифа, на котором выполнялся учет. Для сравнения были также использованы данные Дейхман (Deichmann, 1958, 1963) по распределению голотурий в Панамском районе и в Вест-Индии.

Основные закономерности, выявленные в результате обработки собственных сбо-

ров и количественных данных, приводимых Дейхман (I. с.), довольно близки. Величины оценки значимости связи разных групп признаков с характером распределения голотурий сильно варьируют. Наиболее достоверна связь с пространственным распределением таких признаков, как «размер тела», «наружные покровы», «величина щупалец», «число амбулакральных ножек», типы строения спикул «усложненная башенка», «вздутый диск башенки», «вершина с тупыми зубцами» и «в виде мальтийского креста», «пряжки с крупными вздутыми», «розетки».

Очень важной представляется незначительная связь с распределением голотурий такой группы морфологических признаков, как «строение пряжек» (исключение представляет состояние признака «крупные вздутия»). Это, по-видимому, связано с расположением пряжек во внутренних слоях кожи тела, что уменьшает фрикционную роль спикул этого типа. Из других признаков, показавших невысокую степень связи с распределением голотурий, можно отметить «степень удлинения тела», «положение рта», «величина папилл» и типы строения спикул «башенка с редуцированным выростом», «вершина в виде кольца» и «вершина с крупными шипами», «псевдопряжки», «веточки», «пластинки».

Были выделены основные признаки, наиболее характерные для видов голотурий, обитающих в отдельных зонах рифов (табл. 2). Из таблицы следует, что, на-

Таблица 2

Характерные морфологические признаки Holothuriidae, обитающих в отдельных структурно-фациальных зонах коралловых рифов

Ряд признака	Зона, подзона					
	0, Vb	II, VI, VII, VIII	I, II, III	IVб	Va	Vб
Размер тела	1 или 2	1 или 2	1	2	2	3
Наружные покровы	6	6	6	6	6	7
Положение рта	—	9	—	—	8	9
Величина щупалец	10	10	10	10	11	11
Величина папилл	—	13	—	12	12	13
Амбулакральные ножки	15	15	15	15	14	16 и 17
Кювьеровы органы	19	19	—	18	18	20
Общая характеристика спикул	22	22	22 и 23	22	22	21, 23 и 24
Башенки	28	28	—	25	25 31	26
Диск	Кроме 31	Кроме 31	—	—	Кроме 31	31 и 33
Вырост	36 или 37	36 или 37	—	36	36	35
Вершина	38 или 41	41	—	40	40	38
Пряжки	Кроме 49	Кроме 49	Кроме 49	43	43	49
Иные виды спикул	54	51	53	Кроме 51	—	Кроме 51

Примечание. Обозначения зон по: Левин, 1979.

Значения кодовых номеров признаков см. в приложении.

пример, для голотурий, обитающих на песчаном грунте подножия рифов и пляжак зарифовой лагуны, характерно крупное или средних размеров тело с крупными щупальцами и многочисленными амбулакральными ножками; кювьеровы органы могут отсутствовать; спикулы кожи тела развиты нормально, представлены башенками с редуцированным диском, высоким или средней высоты выростом и вершиной с тупыми выступами или с шипами в виде мальтийского креста и пряжками без крупных вздутий или пластинок. Из существующих групп голотурий наиболее полно таким сочетанием признаков обладают представители двух подродов рода *Holothuria*: *Semperothuria* и *Selenkothuria*.

Можно указать «морфологически характерные» группы голотурий и для ряда других зон рифов. В зонах рифового склона, края рифа и рампарта — это роды *Actinopurga* и *Bohadschia*, в периферийной подзоне зарифовой лагуны — род *Labidodermis*, в срединной подзоне той же зоны — подрод рода *Holothuria*: *Cystipus*, на плато, склоне и дне внутренней лагуны — подрод того же рода *Holothuria*. Для зоны риффлета подбор «морфологически характерной» систематической группы голотурий вызывает затруднение, что, по-видимому, связано с меньшей степенью специализации условий в этой зоне.

Указанные группы видов, обладающие сочетанием морфологических признаков, наиболее достоверно связанных с различающимися по условиям участками обитания, нельзя, по-видимому, рассматривать как жизненные формы в том объеме, который в

настоящее время вкладывается в это понятие гидробиологами; в то же время несомненно, что рассмотренные морфологические особенности видов носят адаптивный характер.

Таким образом, результаты морфо-экологического анализа позволяют оценить значимость связи морфологических признаков с распределением голотурий и выделить набор признаков-индикаторов, наиболее характерных для систематических групп голотурий, обитающих в разных условиях.

Автор глубоко признателен доктору физико-математических наук Е. Л. Шендерову за большую помощь, оказанную при выполнении работы.

Приложение МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ HOLOTHURIIDAE И ИХ КODOVЫЕ НОМЕРА

Внешняя морфология

Размер тела:		
большой (длина >20 см)		1
средний (длина 10—20 см)		2
небольшой (длина <10 см)		3
Форма тела:		
вытянутая (удлинение $>3,5$)		4
вальковатая (удлинение $\leq 3,5$)		5
Наружные покровы:		
мягкие		6
плотные		7
Положение рта:		
терминальное		8
вентральное		9
Величина щупалец:		
крупные (относительная масса $>1\%$)		10
мелкие (относительная масса $\leq 1\%$)		11
Величина папилл:		
крупные		12
мелкие		13
Амбулакральные ножки:		
невтяжные		
расположены пятью рядами		14
густо расположены		15
разбросаны		16
втяжные		17
Кювьеровы органы		
имеются у всех видов таксона		18
имеются у ряда видов		19
отсутствуют		20

Скелетные элементы

Общая характеристика		
сильно развиты (относительная масса $>30\%$)		21
нормально развиты (относительная масса $\leq 30\%$)		22
имеются только плоские спикулы		23
имеются плоские и объемные спикулы		24
Башенки:		
правильной формы		25
усложненные		26
с редуцированным выростом		27
с редуцированным диском		28
увеличенные		29
Диск:		
с центральным отверстием		30
со вздутиями		31
вогнутый		32
с гладким краем		33
с шиповатым краем		34
Вырост:		
низкий (высота меньше диаметра диска)		35
средний (высота равна диаметру)		36
высокий (высота больше диаметра)		37
Вершина башенки:		
с тупыми выступами		38
в виде кольца		39
в виде пучка игл		40

в виде мальтийского креста	41
с крупными шипами	42
Пряжки:	
плоские	43
деформированные	44
редуцированные	45
отсутствуют	46
имеют гребень	47
имеют небольшие вздутя	48
имеют крупные вздутя	49
видоизменены в эллипсоиды	50
Иные типы спикул:	
розетки	51
псевдопряжки	52
веточки, палочки	53
пластинки	54
Пластинки глоточного кольца:	
лентообразные	55
с отростками на заднем крае	56

Л и т е р а т у р а

- Бродский К. А.** 1972. Филогения семейства Calanidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков. В сб.: Геогр. и сезонная изменчивость морского планктона, Л., «Наука»: 1—110.
- Кискин П. X.** 1971. Политомический принцип создания многоаспектных диагностических и справочных понсковых систем в биологии. В сб.: Понсковые системы в биол. и медицине, Кишинев, «Штиница»: 3—9.
- Левин В. С.** 1979. Видовой состав и распределение щитовидношупальцевых голотурий верхней сублиторали Индоветпацифики. Биол. моря, 5: 17—23.
- Урбах В. Ю.** 1964. Биометрические методы. М., «Наука»: 1—415.
- Deichmann E.** 1958. The Holothurioidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. 2. Aspidochirota. Allan Hancock Pacif. Exped., 11, 2: 249—349.
- Deichmann E.** 1963. Shallow water holothurians known from the Caribbean waters. Stud. Fauna Curacao, 14: 100—118.
- Rowe F. W. E.** 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothurioidea Aspidochirota). Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Zool., 18, 4: 119—170.