

## Выводы

1. В изученных экосистемах отмечено обитание 30 видов моллюсков из 16 семейств.
  2. Различия в структуре фауны моллюсков в отдельных точках обусловлены *T. hispida*, *V. costata*, *V. pulchella*, *V. pellucida* и *C. lubrica*.
  3. Вследствие того, что вдоль железнодорожного полотна расположены разнотипные растительные сообщества, фауна моллюсков этих экосистем неоднородна и включает в себя по крайней мере 5 групп.
  4. На распределение видов моллюсков в изученных экосистемах оказывают влияние тип сообщества и характер почвенного покрова.
1. *Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде.* / Н. В. Сверлова, Л. Н. Хлус, С. С. Крамаренко [и др.]. – Львов : Изд-во ГПМ НАНУ. – 2006. – 226 с.
  2. *Коцур В. М.* Наземные моллюски семейств Pupillidae и Vertiginidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) северо-востока Белорусского Поозерья / В. М. Коцур, И. А. Солодовников // *Охраняемые природные территории и объекты Белорусского Поозерья : современное состояние, перспективы развития : мат. III Междунар. науч. конф., Витебск, 16-17 декабря. 2009 г.* – Витебск : УО ВГУ им. П.М. Машерова, 2009. – С.129–131.
  3. *Hammer O.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontol. electronica.* – 2001 – V. 4, Iss. 1, Art. 4. – 9 p.

*К. В. Земоглядчук*

Барановичський державний університет

### СТРУКТУРА МАЛАКОФАУНИ ЕКОСИСТЕМ, ЩО УТВОРЮЮТЬСЯ ВЗДОВЖ ВІДКОСІВ ЗАЛІЗНИЧНОГО ПОЛОТНА

Дослідження проводилися на суходільних луках, в широколистяних лісопосадках і на ділянках дрібнолистяного і хвойного лісу вздовж залізничного полотна. Виявлені стійкі видові комплекси моллюсків, а також умови, які впливають на формування малакофауни.

*Ключові слова: малакофауна, біотопи, ґрунтовий покрив, тип угруповання*

*K. V. Zemoglyadchuk*

Baranovichy State University

### THE MALACOFUNA STRUCTURE IN ECOSYSTEMS BESIDE RAILROAD

Dry meadows, broad-leaved, small-leaved and coniferous forest along railroad were investigated. Environmental factors influencing malacofauna formation and stable mollusk species complexes are established.

*Key words: malacofauna, biotope, soil cover, community type*

УДК 594.1:591.4

**В. Н. ЗОЛОТАРЕВ**

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины  
ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65125, Украина

## **СООТНОШЕНИЯ РАЗМЕРОВ И МАССЫ МОЛЛЮСКОВ ПО РАЗНЫМ МОДЕЛЯМ АЛЛОМЕТРИИ**

На примере двусторчатого моллюска *Polititapes aurea* из Черного моря рассмотрены различия и особенности интерпретации аллометрических соотношений его массы (общей, створок, сырых и сухих тканей) с его размерами, выявленных методом нелинейной регрессии и тремя вариантами линейных регрессий: обычной регрессии наименьших квадратов (OLS), главной оси (MA) и стандартизированной главной оси (SMA).

*Ключевые слова: линейные регрессии, модели аллометрии, моллюски, характеристики массы*

Анализ масс-размерных соотношений (аллометрии) широко используется как вспомогательное средство для выявления массы животных по легко определяемым их размерам. Это дает основание некоторым исследователям сомневаться в научной ценности масс-размерного анализа, иронично рассматривая его как хорошее средство усвоения корреляции и регрессии [1]. Однако соотношения между показателями массы и размеров выявлены у ограниченного количества видов, что препятствует моделированию экосистем, для которых имеются сведения лишь о размерах животных [2].

Масс-размерные соотношения описывают, как правило, степенной функцией

$$Y = aX^b, \quad (1)$$

в которой  $Y$  – показатель массы,  $X$  – размерная характеристика животного,  $a$  – коэффициент пропорциональности,  $b$  – показатель связи между  $X$  и  $Y$ . Коэффициенты  $a$  и  $b$  чаще всего определяют из уравнения линейной регрессии, получаемого логарифмированием функции (1):

$$\ln Y = \ln a + b \ln X. \quad (2)$$

Для выявления параметров линейной регрессии разработан ряд методов. Условия их применения определяются как источниками и структурой ошибок характеристик, так и задачами исследования [3–6]. Для предсказаний значений одной характеристики по замерам другой эффективен обычный метод наименьших квадратов (OLS) [3–7]. При изучении функциональных связей между изучаемыми показателями или выявлении соответствия их соотношений теоретическим представлениям используются методы главной оси (MA) и редуцированной главной оси (RMA) [5–8], биссектрисы линий регрессии (OLS bisector) [3], взвешенных наименьших квадратов (WLS) [4].

Логарифмическая трансформация исходных данных обеспечивает более простой анализ аллометрии методами линейной регрессии, но приводит к смещенным оценкам параметров степенной функции при обратных преобразованиях логарифмической шкалы в арифметическую [7–9]. Хотя эти смещения уменьшаются введением соответствующих поправок [10, 11], в исследованиях аллометрии все более широкое применение находят нелинейные регрессии [9, 11–13]. Различия коэффициентов аллометрии по линейным и нелинейным уравнениям могут быть значительными, но априорные определения наилучшей модели не всегда возможны [13].

Таким образом, в анализе масс-размерных соотношений моллюсков могут использоваться различные статистические модели, но такие исследования ограничиваются, как правило, лишь обычным методом наименьших квадратов (OLS). В связи с этим актуальной представляется сравнительная оценка коэффициентов аллометрии, полученных разными методами для разных характеристик массы моллюсков (общей, его сырых и сухих тканей, створок), с учетом необходимости расчетов массы моллюсков по их размерам, а также выявления функциональных связей между массой и размерами животных в процессе их роста.

### Материал и методы исследований

Модельным объектом исследований был двустворчатый моллюск *Polittapes aurea*, собранный в сентябре 2007 г. в Егорлыцком заливе Черного моря на глубине 1–6 м. Длину раковины измеряли с точностью до 0,1 мм. Общую массу моллюска ( $W$ ), его створок ( $W_s$ ), сырых ( $W_w$ ) или сухих ( $W_d$ ) тканей определяли с точностью до 0,001 г. Массу сырых тканей выявляли после обсушивания тела моллюска на фильтровальной бумаге, сухих тканей – после высушивания моллюска при температуре 60 °С до постоянного значения массы.

Для анализа масс-размерных соотношений использованы как степенная функция (1), так и уравнение линейной регрессии (2), в которых  $Y$  – одна из характеристик их массы ( $W$ ,  $W_w$ ,  $W_d$ ,  $W_s$ ),  $X$  – длина раковины. Параметры степенной функции определены методом итераций [12]. Уравнения линейных регрессий рассчитаны тремя методами – обычной регрессии наименьших квадратов (OLS), главной оси (MA) и стандартизированной главной оси (SMA) [5], более известной как редуцированной главной оси (RMA) [3, 6–8]. Положение линии регрессии по этим моделям минимизирует сумму квадратов отклонений от нее: для OLS – зависимой переменной  $\ln Y$ , для MA – наименьшего расстояния до линии регрессии, для RMA – произведения отклонений  $\ln X$  и  $\ln Y$ . Это означает, что при анализе одного массива данных разными методами коэффициенты регрессии характеризуют разные аспекты структуры исходных данных, а не являются различными оценками одной и той же характеристики [3, 4].

Корректирующий коэффициент (CF) для преобразований линейной регрессии (2) в степенную функцию (1) находили по зависимости [10]  $CF = \exp(SEE^2/2)$ , где SEE – стандартная ошибка зависимой переменной  $\ln Y$ .

Для расчетов параметров уравнений регрессий использовали статистические программы SMATR 2.0 [14] и STATGRAPHICS Plus 5.0

### Результаты исследований и их обсуждение

Коэффициент детерминации  $R^2$  линейных регрессий оказался наименьшим (0,926) для массы сырых тканей  $W_w$  и наибольшим (0,986) – для массы створок  $W_s$  (таблица). Для всех показателей массы *P. aurea* коэффициент  $b$ , определяющий угол наклона линии регрессии, максимален в уравнениях МА и минимален в уравнениях OLS, что соответствует теоретическим соотношениям этих коэффициентов ( $b_{MA} > b_{SMA} > b_{OLS}$ ) [3]. Соотношения  $b_{SMA}$  и  $b_{OLS}$  в уравнениях для всех характеристик массы соответствуют зависимости [8]:  $b_{SMA} = b_{OLS} / r$ , где  $r$  – коэффициент корреляции.

Линейная регрессия OLS минимизирует сумму квадратов остатков лишь зависимой переменной ( $\ln Y$ ), поэтому она недостаточно эффективна в анализе функциональных связей. Но эта регрессия, традиционно используемая в исследованиях аллометрии, судя по ее свойствам [3, 5–7], наиболее приемлема для предсказания массы моллюска по его размерам.

Таблица

Параметры уравнений регрессии для масс-размерных соотношений у двустворчатого моллюска *Polititapes aurea* из Егорлыцкого залива Черного моря

Уравнение	Модель регрессии	Коэффициенты уравнений			$R^2$	F	p	N
		$a \pm CI$	$\ln a \pm CI$	$b \pm CI$				
$W = a L^b$	NLR	0,000166± 0,000276	-	3,000 ± 0,461	0,919	-	-	43
$\ln W = \ln a + b \ln L$	OLS	-	-8,124 ± 0,417	2,817 ± 0,135	0,977	7,53	0,009	43
	SMA	-	-8,223± 0,417	2,849 ± 0,131	0,977	4,86	0,033	43
	MA	-	-8,301± 0,425	2,875 ± 0,132	0,977	3,14	0,084	43
$W_w = a L^b$	NLR	0,000619± 0,001503	-	1,931 ± 0,705	0,726	-	-	36
$\ln W_w = \ln a + b \ln L$	OLS	-	-8,796± 0,720	2,342 ± 0,231	0,926	33,41	0,001	36
	SMA	-	-9,080± 0,720	2,434 ± 0,220	0,926	20,26	0,001	36
	MA	-	-9,291± 0,769	2,503 ± 0,228	0,926	12,10	0,001	36
$W_d = a L^b$	NLR	0,000292±0,00121 4	-	1,532 ± 1,172	0,666	-	-	21
$\ln W_d = \ln a + b \ln L$	OLS	-	-14,03± 0,88	3,284 ± 0,281	0,969	4,49	0,048	21
	SMA	-	-14,19± 0,88	3,336 ± 0,269	0,969	6,99	0,016	21
	MA	-	-14,32± 0,91	3,379 ± 0,267	0,969	9,38	0,006	21
$W_s = a L^b$	NLR	0,000160± 0,000183	-	2,811 ± 0,326	0,951	-	-	43
$\ln W_s = \ln a + b \ln L$	OLS	-	-8,516± 0,314	2,735 ± 0,102	0,986	27,81	0,001	43
	SMA	-	-8,574± 0,314	2,754 ± 0,100	0,986	22,06	0,001	43
	MA	-	-8,618± 0,319	2,768 ± 0,099	0,986	17,93	0,001	43

Примечание: масса моллюска (г):  $W$  – общая,  $W_w$  – сырых тканей,  $W_d$  – сухих тканей;  $W_s$  – раковины,  $L$  – длина раковины, мм; регрессии: NLR – нелинейная, OLS – обычная регрессия наименьших квадратов, MA – главной оси, SMA – стандартизированной главной оси; CI – доверительный 95%-ный интервал,  $R^2$  – коэффициент детерминации, F – статистика для тестирования отличий коэффициента  $b$  от 3, p – значимость F-теста, N – количество моллюсков

Уравнение SMA менее чувствительно к структуре ошибок в серии исходных данных и, согласно результатам математического моделирования [3], дает более точные оценки коэффициента  $b$ , чем другие виды линейной регрессии, в том числе и при различных уровнях коэффициента корреляции. Поэтому SMA стал одним из стандартных методов в аллометрическом анализе, особенно для изучения взаимоотношений между сравниваемыми характеристиками, выявления изменений пропорций животных в процессе их роста [6]. Исходя из значений  $b_{SMA}$ , установленных по модели SMA, у *P. aurea* возрастные изменения массы сухих тканей соответствуют положительной аллометрии ( $b_{SMA} > 3$ ), а изменения остальных показателей массы – отрицательной аллометрии ( $b_{SMA} < 3$ ). Таким же образом варьирует этот коэффициент в уравнениях, рассчитанных по другим моделям линейной регрессии, за исключением уравнения для общей массы по модели MA,  $b_{MA}$  которого, судя по F-статистике, не отличается от 3, характеризуя изометрию весового роста.

Коэффициент детерминации нелинейной регрессии (NLR) разных показателей массы *P. aurea* более изменчив, чем в соответствующих линейных уравнениях, варьируя от 0,666 до 0,951. Характеристики NLR близки показателям SMA лишь при  $R^2 > 0,90$  в зависимостях для массы всего моллюска и его раковины. В этих уравнениях  $b_{NLR}$  степенной функции выше, чем аналогичный коэффициент линейных регрессий, статистически значимо не отличаясь от 3. В нелинейных регрессиях для массы сырых и сухих тканей коэффициент детерминации уменьшается до 0,726 и 0,666, что характеризует увеличение разброса значений таких показателей массы у одномерных моллюсков. Как результат, коэффициент  $b_{NLR}$  в этих регрессиях значительно меньше, чем в соответствующих линейных уравнениях. Это означает, что нелинейная регрессия становится не эффективной для оценок аллометрических соотношений в анализе функциональных связей между массой и размерами моллюска при увеличении дисперсии характеристик массы.

Корректирующий коэффициент CF, который применяется в преобразованиях линейной регрессии в степенную функцию, для всех показателей массы оказался незначительным – от 1,011 до 1,061, что свидетельствует о возможности пренебречь подобной коррекцией при высоких коэффициентах корреляции линейных уравнений.

## Выводы

Из анализа приведенных данных следует, что для комплексного анализа масс-размерных соотношений моллюсков целесообразны расчеты как степенной функции аллометрии, так и различных вариантов ее линейной формы. Логарифмическая трансформация данных о массе и размерах моллюсков, упрощая расчеты параметров регрессий, приводит к смещенным их оценкам. Но при высоком коэффициенте детерминации линейных уравнений (более 0,90) смещения расчетных значений массы не превышают 10%. Значительно большие различия аллометрических соотношений, выявленных степенной функцией и разными формами линейной регрессии, проявляются по показателю связи характеристик массы и размеров животных (коэффициент  $b$ ), что затрудняет априорное определение наилучшей модели для анализа изменений пропорций моллюсков в процессе их роста.

1. Hilborn E. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty / E. Hilborn, C. J. Walters. – New York : Chapman and Hall, 2001. – 570 p.
2. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations / R. Froese // J. Appl. Ichthyol. – 2006. – Vol. 22. – P. 241–253.
3. Linear regression in astronomy. Part I. / T. Isobe, E. D. Feigelson, M. J. Akritas, G. J. Babu // Astrophysical J. – 1990. – № 364. – P. 104–113.
4. Linear regression for astronomical data with measurement errors and intrinsic scatter / M. G. Akritas, M. A. Bershadsky // Astrophysical J. – 1996. – № 470. – P. 706–714.
5. Warton D. I. Bivariate line fitting methods for allometry / D. I. Warton, I. J. Wright, D. S. Falster, M. Westoby // Biol. Rev. – 2006. – Vol. 81. – P. 259–291.
6. Smith R. J. Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting / R. J. Smith // Amer. J. Phys. Antropol. – 2009. – № 140. – P. 476–486.
7. LaBarbera M. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution / M. LaBarbera // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1989. – № 20. – P. 97–117.

8. Niklas K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? / K. J. Niklas // *Biological Reviews*. – 2004. – P. 871–889.
9. Packard G. C. Traditional allometric analysis fails to provide a valid predictive model for mammalian metabolic rates / G. C. Packard., G. F. Birchard // *J. Exper. Biol.* – 2008. – № 211. – P. 3581–3587.
10. Sprugel D. G. Correcting for bias in log-transformed allometric equations / D. G. Sprugel // *Ecology*. – 1983. – Vol. 64, № 1. – P. 209–210.
11. Hayes D. B. Efficiency and bias of estimators and sampling designs for determining length-weight relationships of fish / D. B. Haye, J. K. Brodziak, J. B. O’Gorman // *Can. J. fish. Aquatic Sci.* – 1995. – Vol. 52. – P. 84–92.
12. Marquardt D. W. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters / D. W. Marquardt // *J. Soc. Indust. Appl. Math.* – 1963. – Vol. 11, № 2. – P. 431–441.
13. Manaster B. J. Techniques for estimating allometric equations / B. J. Manaster, S. Manaster // *J. Morphology*. – 1975. – № 147. – P. 299–307.
14. Falster D. S. SMATR: Standardised major axis tests and routines. Version 2.0 – 2006. / D. S. Falster, D. I. Warton, I. J. Wright // [Электронный ресурс]: Режим доступа: <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>

*В. Н. Золотарьов*

Одеська філія Інституту біології південних морів НАН України ім. О.О. Ковалевського

#### СПІВВІДНОШЕННЯ РОЗМІРІВ І МАС МОЛЮСКІВ ЗА РІЗНИМИ МОДЕЛЯМИ АЛОМЕТРІЇ

На прикладі двостулкового молюска *Polititapes aurea* з Чорного моря розглянуто відмінності і особливості інтерпретації алометричних співвідношень його маси (загальної, ступок, сирих і сухих тканин) з його розмірами, встановлені методом нелінійної регресії і трьома варіантами лінійних регресій: звичайної регресії найменших квадратів (OLS), головної осі (MA) і стандартизованої головної осі (SMA).

*Ключові слова:* лінійні регресії, моделі аллометрії, молюски, характеристики маси

*V. N. Zolotarev*

Odesa Branch O. O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas NAS of Ukraine

#### MASS-LENGTH RELATIONSHIPS IN MOLLUSKS IN VARIOUS ALLOMETRY MODELS

On the example of the Black Sea bivalve *Polititapes aurea* differences and features of interpretation of mass-length relationships for various characteristics of mass (total, shell, wet and dry tissues) are considered. Allometric equations were estimated by the nonlinear regression and three models of linear regressions: ordinary least-squares regression (OLS), major axis (MA) and standardized major axis (SMA).

*Key words:* linear regressions, models of allometry, mollusks, characteristics of mass

УДК 594.1:594.2 (575.1)

**З. И. ИЗЗАТУЛЛАЕВ**

Самаркандский государственный университет

Университетский бульвар, 15, Самарканд, 140104, Узбекистан

### **ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДКЛАССОВ, ОТРЯДОВ И СЕМЕЙСТВ ВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ (КЛАСС GASTROPODA) СРЕДНЕЙ АЗИИ**

Впервые разработаны таблицы для определения подклассов, отрядов и семейств водных брюхоногих моллюсков Средней Азии.

*Ключевые слова:* gastropoda, таблицы для определения, Средняя Азия