

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 146-150.

РОСТ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА *LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA)

Е.В. КОЗМИНСКИЙ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Рассмотрена возможность использования размерных характеристик при определении индивидуального возраста у *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). Обнаружено, что использование размерных характеристик для определения индивидуального возраста этих моллюсков неэффективно. Размерные характеристики литторин в возрастных группах 4+ и старше так сильно перекрываются, что разделить их по этому признаку невозможно.

E.V. Kozminsky. Growth and the use of dimensions data for determination of individual age of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia) // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 146-150.

The possibility to use dimensions data for determination of individual age of *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) was considered. It was established that dimensions data can not be used for this purpose as littorins in age groups $\geq 4+$ could not be distinguished by measurements.

Littorina obtusata (Linnaeus, 1758) служат объектом для проведения многочисленных исследований. Во многих случаях – при изучении динамики фенотипического состава популяции, изменений зараженности с возрастом и т.п. – особое значение имеет возможность определения индивидуального возраста литторин. Специальные публикации, посвященные этому вопросу, отсутствуют. У других видов моллюсков при определении индивидуального возраста используют линии ежегодной остановки роста на раковине или размерные характеристики. Возможность использования линий ежегодной остановки роста на раковине для определения возраста литторин рассмотрена нами ранее (Козминский, в печати). В настоящей работе рассматриваются некоторые аспекты использования размерных характеристик при определении индивидуального возраста этих моллюсков.

Материалы и методы

Настоящая работа выполнена на Беломорской биологической станции им. академика О.А. Скарлато ЗИН РАН. Материал для проведения исследований был собран в четырех местообитаниях: бухтах Левого и Круглого (в период с мая по сентябрь 2002 г. и 11.06.03, соответственно), острове Ряжков (12.08.03) и мысе Чесменском (10.09.03). Три первых местообитания расположены в Кандалакшском, последнее – в Онежском заливе Белого моря.

Подробные исследования выполнены в бухте Левая. Для изучения сезонной динамики роста *Littorina obtusata* в естественных условиях, ежемесячно отбирали по три количественные пробы. Для

сравнения были проведены наблюдения за ростом моллюсков в садках, в каждый из которых было помещено по две группы моллюсков, унифицированных по диаметру раковины (с точностью ± 0.1 мм): 4.2 и 6.3 мм, 4.6 и 6.9 мм, 4.8 и 7.7 мм, в 1, 2 и 3-й садок, соответственно. Садки были установлены 29.V.02 и сняты 23.IX.02 г.

В бухте Круглая и на мысе Чесменском также отобрано по три количественные пробы; на о. Ряжков – 22.

Величина площадок во всех случаях составила $1/40$ м². Собранные пробы доставляли в лабораторию, где производили их количественную разборку. У литторин с диаметром раковины 3.0 мм и более мягкие ткани извлекали из раковин, предварительно погрузив моллюсков на 10-15 секунд в кипяток. Мягкие ткани использовали для проведения точной видовой идентификации (по особенностям строения половой системы) и выявления заражения моллюсков паразитами трематод. Литторин размером менее 3.0 мм целиком высушивали в термостате при температуре 60°C. Сохраненные раковины использовали для определения возраста¹ и проведения измерений.

Возраст определяли путем подсчета линий ежегодной остановки роста - «годовых колец» - на раковине, с учетом динамики роста моллюсков и степени эродированности раковины (Козминский, в печати). Эта процедура, во избежание случайной ошибки, проводилась дважды, с интервалом в несколько дней.

¹ Используются следующие обозначения: сеголетки - 0+; на следующий год - «моллюски в возрасте одного года» (1+), еще через год - «моллюски в возрасте двух лет» (2+) и так далее.

У литторин из бухты Левая и с о. Ряжков измеряли исходный (в месте расположения последнего годового кольца), максимальный диаметр раковины и величину углового прироста между ними. У литторин из бухты Круглая и с мыса Чесменский измеряли исходный (в месте расположения предпоследнего годового кольца) и окончательный (в месте расположения последнего годового кольца) диаметры раковины и величину углового прироста между ними. Величина углового прироста определялась как угол закручивания раковины (выраженный в долях оборота) в плоскости, перпендикулярной ее коллумелярной оси (Козминский, 1990; Горбушин, 1993). В последующем анализе использовались только данные, относящиеся к величине прироста в 2002 г.

Из числа моллюсков, собранных в бухте Лево́й, было отобрано 5 экз. для анализа формы раковины и связи между использованными размерными характеристиками. 10 литторин в возрасте 4+ были использованы при проверке предположения о линейной зависимости между исходным диаметром раковины и угловым приростом у отдельных моллюсков. В первом случае, начиная с диаметра раковины равного 1 мм, с шагом 0.25 оборота, измерялся достигнутый диаметр раковины. Во втором случае были измерены диаметры раковины в местах расположения линий ежегодной остановки роста и величина прироста между ними.

Погрешность измерения составила ± 0.1 мм в случае диаметра и ± 0.02 оборота в случае углового прироста раковины.

Обследовано, в общей сложности, около 3.8 тыс. моллюсков. В садках содержалось, в общей сложности, 110 литторин.

При обработке результатов наблюдений применялись общепринятые статистические методы (Ллойд, Лидерман, 1989; Флейс, 1989; Животовский, 1991). При анализе роста литторин использовались данные только по незараженным моллюскам, возраст которых не вызывал сомнений (примерно 90% случаев).

Результаты

Наилучшие результаты при описании формы раковины *Littorina obtusata* получены при использовании уравнения логарифмической спирали с переменным коэффициентом:

$$D_i = D_0 * \text{Exp}(A * \square^B),$$

где D_0 – исходный диаметр раковины (1 мм).

Значения коэффициентов А и В приведены в табл. 1.

Указанная зависимость позволяет объяснить 99.6% изменчивости данных. Таким образом, значения исходного и окончательного диаметров раковины и величина углового прироста между ними четко взаимосвязаны.

Наибольшая скорость роста обнаружена в трех младших возрастных группах *L. obtusata*. Начиная с возрастной группы 3+, происходило ее постепенное снижение (Рис. 1, А). У большинства моллюсков старших возрастов наблюдался хотя бы небольшой, в виде тонкой пленки по краю устья, прирост. При проведении подробных исследований, бухте Левая, было обнаружено только три литторины с сильно эродированной раковинной, заставляющей предполагать остановку роста с возрастом.

На протяжении сезона, наибольшие величины углового прироста (около 40% ежегодного прироста) отмечены в июле (Рис. 2, Б). В июне и августе он был несколько ниже (29% и 22%, соответственно). На май и сентябрь приходится 3% и 5% ежегодного прироста. Соответствие величины прироста, у моллюсков содержащихся в садках, величине прироста между линиями ежегодной остановки роста у моллюсков из естественных местообитаний свидетельствует, что в зимний период литторины не растут.

Можно видеть (Рис. 1, А), что при использовании максимального диаметра раковины в качестве характеристики возраста, даже при умеренных требованиях (среднее ± 2 стандартных отклонения; погрешность измерений ± 0.1 мм), однозначно можно выделить только одну возрастную группировку - 0+ и частично - 1+. Если использовать два параметра - исходный диаметр и угловой прирост - уверенно можно выделить три возрастные группы - 0+, 1+, 2+ - и частично - 3+ (Рис. 2).

Зависимость исходный диаметр раковины – величина углового прироста за год для литторин из бухты Левая хорошо аппроксимируется ($R^2=89.3\%$) кусочно-линейной функцией

$$\Delta\varphi = (1.551 - 0.179 * D_{\text{исх}}) * (D_{\text{исх}} \leq 7.0) + (0.468 - 0.046 * D_{\text{исх}}) * (D_{\text{исх}} > 7.0)$$

с точкой разрыва, соответствующей исходному диаметру раковины 7.0 мм (установлена методом максимального правдоподобия). Морфометрия отдельных особей показала, что, при величине исходного диаметра раковины от 1 до 8 мм, связь между вышеупомянутыми характеристиками также близка к линейной. Это обстоятельство может быть полезно при определении примерного расположения линий ежегодной остановки роста, соответствующих возрастам 0+ - 4+, в случае их разрушения при сильной эрозии раковины. При вычислениях используются приведенные выше зависимости. Исходными данными служат диаметр раковины и величина прироста для сохранившихся годовых колец, размер *L. obtusata* при вылуплении (0.6 мм), практически постоянный в различных популяциях, и примерная величина углового прироста у сеголеток (около 1.50 оборота).

Таблица 1. Параметры уравнения логарифмической спирали с переменным коэффициентом при описании формы раковины *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758)

№ моллюска	A	B	R ² , %	К-во измерений
1	0.755	0.878	99.62	17
2	0.847	0.853	99.53	15
3	0.739	0.914	99.62	16
4	0.751	0.900	99.68	16
5	0.741	0.950	99.81	15
В среднем:	0.767	0.899	99.65	—

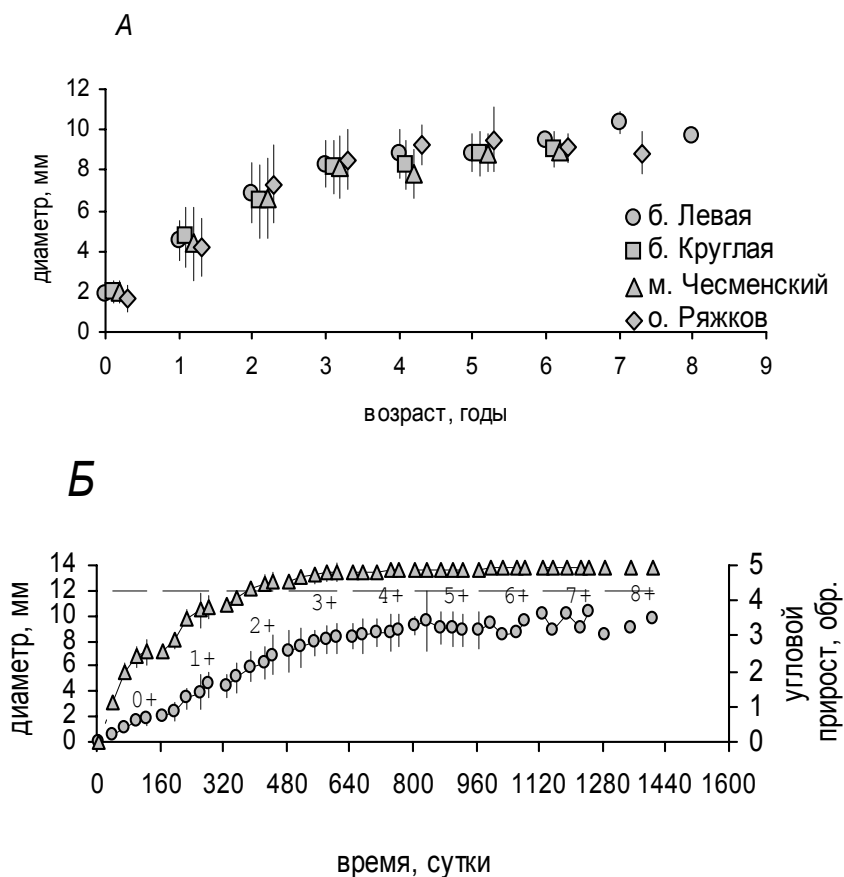


Рис. 1. Динамика роста *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) в течение жизни (реконструкция по данным за 2002 г. для моллюсков, собранных на литорали):

А - изменение максимального диаметра раковины в конце ежегодного периода роста в обследованных местообитаниях; Б - изменение максимального диаметра (о) и углового прироста (D) раковины в бухте Левая

Показана удвоенная величина стандартного отклонения. На рисунке Б первые точки графиков соответствуют диаметру и углу закручивания раковины при вылуплении. Горизонтальная линия - диаметр раковины наибольшей обнаруженной особи. По оси абсцисс показано время в сутках от 20 мая первого года жизни моллюсков. «0» примерно соответствует моменту откладки яиц. Даты с 1 октября по 20 мая не учитываются, так как рост в это время не происходит.

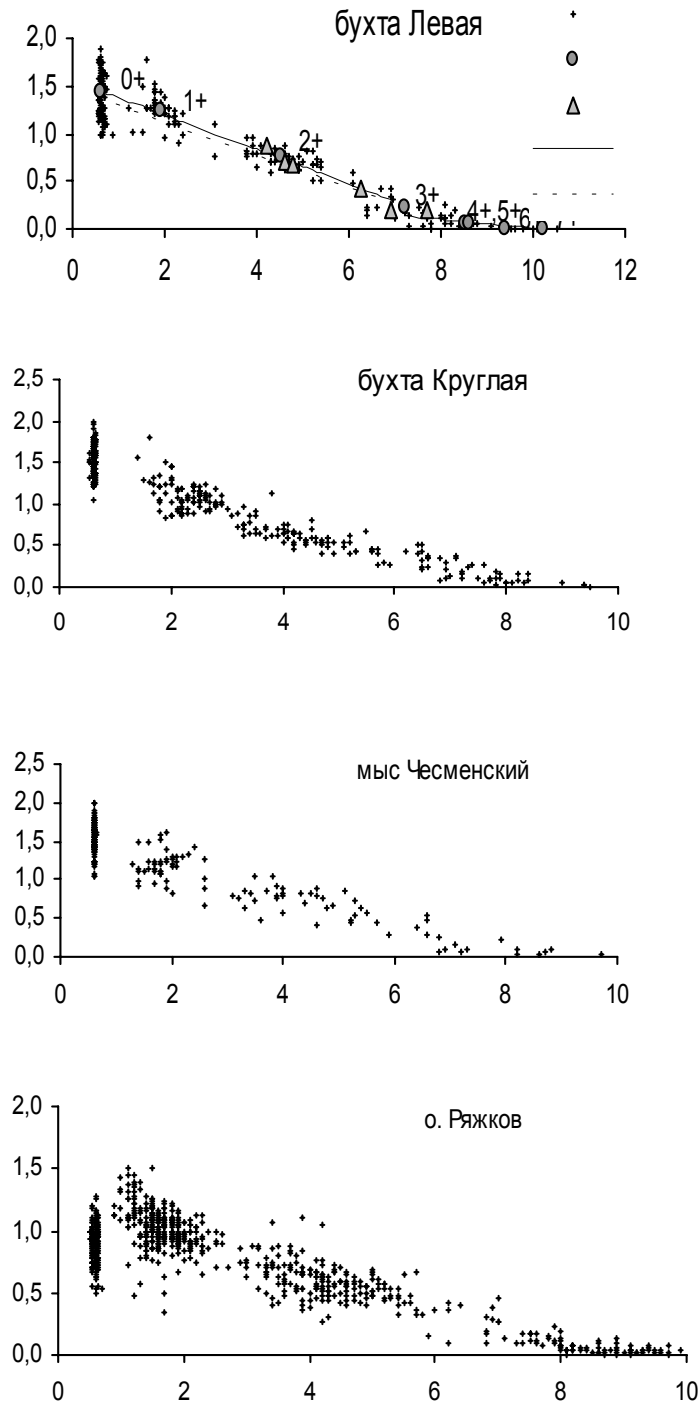


Рис. 2. Зависимость величины углового прироста от исходного диаметра раковины *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) в обследованных местообитаниях

По оси абсцисс - диаметр раковины (мм) в месте расположения последней линии ежегодной остановки роста, по оси ординат - величина углового прироста (обр.). 1 - результаты измерения отдельных моллюсков, собранных 23 сентября 2002 г. на литорали; 2 - соответствующие отдельным возрастным группам средние значения; 3 - средние величины углового прироста к 23 сентября 2002 г. у моллюсков, содержащихся в садках; 4 - зависимость «величина углового прироста - исходный диаметр раковины», построенная по данным для 2002 г.; 5 - аналогичная зависимость, построенная по данным для 2001 г.

Обсуждение

Обнаруженная динамика роста *Littorina obtusata* на протяжении жизни хорошо согласуется с наблюдениями В.В. Кузнецова (1960) и Т.А. Матвеевой (1974) за ростом этих моллюсков в условиях Белого моря. Снижение скорости роста в возрастной группе 3+ (при диаметре раковины около 7.0 мм) связано, по-видимому, с наступлением полового созревания (Голиков, 1976; Мина, Клевезаль, 1976 и др.).

В южных частях видового ареала последний оборот раковины взрослых *L. obtusata* постепенно отклоняется к ее основанию, что свидетельствует о детерминированном характере роста литторин (Reid, 1996). В обследованных нами местообитаниях это явление отмечалось редко, даже у наиболее старых моллюсков. В то же время, у большинства литторин старших возрастов наблюдался, хотя и небольшой, прирост. По-видимому, предельные размеры у беломорских *L. obtusata* все же существуют, но подавляющее большинство особей до них не доживает. Их рост продолжается на протяжении всей жизни.

Любопытно отметить, что наибольшая скорость роста литторин наблюдается в июле и предшествует сезонному (август) максимуму температур воды (Бабков, 1985). Поэтому причину снижения скорости роста в августе надо искать в чем-то другом. Стимулом, вызывающим снижение скорости роста литторин в августе, может быть уменьшение продолжительности светового дня, т.е. сезонные ритмы роста *L. obtusata* должны быть отнесены к экзогенным адаптивным (Мина, Клевезаль, 1976).

По мнению С.О. Сергиевского (1985), размер *L. obtusata* достаточно точно отражает их возраст. В части, касающейся определения индивидуального возраста, полученные данные не подтверждают этого заключения. Размерные характеристики моллюсков старших возрастных групп (4+ и старше) настолько сильно перекрываются, что разделить их по этому признаку невозможно. Следует также отметить, что наиболее крупные *L. obtusata* - не самые старые. По-видимому, наиболее быстрорастущие и достигающие большего размера особи живут меньше. Это заключение подтверждается наблюдениями за ростом *Patella vulgata*, у которой выявлена обратная зависимость между продолжительностью жизни и скоростью роста (Fischer-Piette, 1939). Таким образом, использование размерных характеристик при определении индивидуального возраста литторин не эффективно.

Ранее нами было показано, что при определении возраста литторин по линиям ежегодной остановки роста возможны ошибки, связанные с наличием дополнительных («не годовых») колец, дефектами роста и т.п. (Козминский, в печ.). Поэтому методика, используемая при определении возраста *Littorina obtusata*, должна быть комплексной, основанной на подсчете годовых колец с учетом динамики роста и степени эродированности раковины. При этом наиболее важным признаком, позволяющим говорить о возрасте отдельных животных, является количество линий ежегодной оста-

новки роста. Данные по росту привлекаются при выявлении годовых колец - по их ожидаемому расположению - и для проверки правильности идентификации обнаруженных линий остановки роста как ежегодных - по величине прироста между ними. Кроме того, данные по росту необходимы при выявлении дополнительных колец по их нетипичному расположению, а при сильном разрушении начальных оборотов раковины старших возрастов позволяют определить, какому году соответствует самое первое сохранившееся кольцо (по его расположению и величине последующих приростов). Признак эродированности раковины используется при идентификации линий ежегодной остановки роста по скачкообразному изменению степени эрозии, и выявлении дополнительных колец и дефектов роста - по отсутствию скачка эрозии. Так как контрастные изменения степени эрозии наблюдаются в течение примерно трех лет после формирования участка раковины и изменчивость этого признака достаточно велика, его следует рассматривать только как вспомогательный.

Автор выражает глубокую признательность проф. В.Я. Бергеру и к.б.н. В.В. Халаману за помощь при сборе материала в популяции м. Чесменский, Н.А. Гамбарян и Е.И. Бахмету - за помощь, оказанную при сборе и обработке материала с о. Рязжков.

Литература

- Бабков А.И. 1985. О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря) // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л.: Наука. С. 84-88.
- Горбушин А.М. 1993. Строение и механизм образования линий зимней остановки роста на раковине *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Prosobranchia) Белого моря // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 29-34.
- Голиков А.В. 1976. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л.: Наука. С. 97-118.
- Козминский Е.В. 1990. Рост беломорских моллюсков *Littorina saxatilis* зараженных партенитами трематод *Microphallus piriformis* / Тез. докл. IV рег. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Архангельск. С. 242-244.
- Козминский Е.В. 2004. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia) // Зоол. журн., в печати.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 323 с.
- Матвеева Т.А. 1974. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука. С. 65-190.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука. 219 с.
- Сергиевский С.О. 1985. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* партенитами трематод // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Т.33. С. 99-124.
- Fischer-Piette E. 1939. Sur la croissance et la longevité de *Patella vulgata* L. en fonction du milieu // J.Conchyl. V. 83. P. 303-310.
- Reid, D.G. 1996. Systematics and evolution of *Littorina*. Dorchester: Ray Society. 463 p.