

Ордена Трудового Красного Знамени
Зоологический институт АН СССР

На правах рукописи

УДК 591.134:591.471.24:594.1

Золотарев Валентин Николаевич

СКЛЕРОХРОНОЛОГИЯ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

03.00.08 - зоология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Ленинград

1983

Работа выполнена в Институте биологии моря ДВНЦ АН СССР
и в Одесском отделении Института биологии южных морей АН УССР

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Я.И. Старобогатов

доктор биологических наук В.А. Свешников

доктор геолого-минералогических наук Ч.М. Коллеоников

Ведущее учреждение: Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.

Защита состоялась " // " **11.03.83** 1983 г. в 14
часов на заседании специализированного совета по защите дис-
сертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зооло-
гическом институте АН СССР Д 002.63.01 (199034 Ленинград,
Университетская наб., д. 1) .

О диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологи-
ческого института АН СССР.

Автореферат разослан

"24" января

1983 г.

Ученый секретарь специализированного совета

кандидат биологических наук В.Н. Никольская



ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. В последние годы интерес к иссле-
дованиям морских двустворчатых моллюсков значительно возрос,
особенно в связи с оценками продуктивности шельфа, разработ-
ками систем биологического мониторинга и биотехники культиви-
рования промысловых видов. Увеличилось использование моллюс-
ков в экспериментальных исследованиях по биохимии, генетике,
физиологии, экологии и другим научным направлениям.

В решении многих вопросов биологии моллюсков важное мес-
то занимает проблема определения их индивидуального возраста.
Понятие "возраст" существенно в разработке теории развития
животных, в анализе их морфологических и экологических осо-
бенностей, структуры популяций и продукционных свойств от-
дельных видов. Однако среди ряда физиологических показателей
индивидуальный возраст является одним из наименее изученных,
что связано с отсутствием методов его достоверного определе-
ния у большинства морских животных. Зачастую при анализе он-
тогенетических особенностей каких-либо процессов используют
лишь такие косвенные показатели возраста, как масса или раз-
меры животных. В результате появляется несоответствие между
стройностью теоретических моделей, которые включают понятие
"возраст", и несовершенством способов оценки этого параметра.

В последние годы в раковинах двустворчатых моллюсков,
как и в карбонатных скелетах других морских беспозвоночных,
обнаружены структурные элементы в виде слоев роста, которые
формируются в результате периодических изменений условий
среды и могут быть использованы для определений индивидуаль-
ного возраста животных. Эти исследования показали ряд преи-
муществ структурных методов определений возраста, в частнос-
ти возможность оценки продолжительности жизни самых старых
особей. Однако анализ слоев роста раковин был проведен на
ограниченном числе видов, периодичность и закономерности
формирования многих структурных образований остаются неиз-
вестными. Поэтому дальнейшее детальное изучение внутреннего
строения раковин, и в первую очередь их слоев роста, важно
не только для определений возраста в прикладных исследовани-
ях моллюсков, но и для решения проблем биоминерализации и
разработки общей теории роста животных.

Цель и задачи работы. Основная задача проведенных исследований заключалась в изучении закономерностей формирования и изменчивости слоев роста в раковинах морских двустворчатых моллюсков с целью анализа возрастных аспектов их биологии. Для решения этой задачи было необходимо:

- исследовать строение раковины у моллюсков разных систематических групп и выявить в них периодические структурные и скульптурные элементы;
- изучить морфологию периодических образований раковины, выявить закономерности их онтогенетической и экологической изменчивости;
- установить периодичность формирования возрастных элементов раковины, оценить достоверность и условия применения различных методов определений индивидуального возраста;
- на основе анализа изменчивости годовых приростов раковины изучить закономерности индивидуального роста моллюсков, установить соотношения между индивидуальными и популяционными показателями роста;
- оценить возможность применения структурных методов определений возраста в исследованиях продолжительности жизни моллюсков, возрастных изменений их энергетического обмена, химического и изотопного состава раковин.

Основу решения поставленных задач составил ретроспективный анализ последовательных изменений морфологии, структуры, химического и изотопного состава раковин в процессе роста двустворчатых моллюсков. Такое направление работ, связанное с изучением возрастной изменчивости свойств твердых скелетных частей животных, может быть определено как "скелетно-хронология" (**Buddemeier et al.** , 1974) по аналогии с дендрохронологией – широко известным анализом колец роста деревьев – и вполне соответствует исследованиям роста двустворчатых моллюсков по морфологическим и структурным особенностям их раковин.

Научная новизна. Установлены закономерности формирования возрастных элементов разных типов в раковинах морских двустворчатых моллюсков в связи с сезонными изменениями условий среды, структурами раковин и ходом онтогенеза, обобщены данные о их распространении у моллюсков разных систематических групп. Показано существование двух относительно неза-

висимых механизмов формирования возрастных элементов, связанных с изменениями скорости роста животных и с сезонными колебаниями температуры воды. Выявлен новый тип периодических структурных образований – сезонные изменения в соотношении основных слоев раковины.

Обнаружены и впервые изучены многолетние ритмы роста моллюсков с периодами от 2–3 до 50–70 лет, установлены видовые и экологические особенности их изменчивости, корреляция с характеристиками водных масс. Впервые объяснены соотношения между индивидуальными и групповыми показателями роста в условиях периодических колебаний темпов роста.

По характерным изменениям морфологии раковины, линейных приростов и некоторых аллометрических соотношений обосновано выделение у морских моллюсков поздней стадии роста. Обнаружена популяционная синхронность перехода к поздней стадии, установлена связь этого явления с многолетними ритмами роста. Показана существенная роль колебательного режима роста в смене стадий развития моллюсков.

Разработан метод вероятностной оценки продолжительности жизни в популяциях животных. Установлена высокая продолжительность жизни у многих моллюсков Японского и Охотского морей. Впервые у морских моллюсков обнаружены и изучены возрастные изменения энергетического обмена и химического состава биогенных карбонатов, выявлены прижизненные изменения содержания микроэлементов в их раковинах.

Практическое значение. Новые подходы к выделению слоев роста и определениям периодичности их формирования, основанные на анализе внутреннего строения раковин, могут быть применены и уже используются для изучения закономерностей роста и анализа других возрастных аспектов биологии моллюсков, в том числе имеющих промысловое значение. Предложенная модель изменчивости слоев роста с отдельной оценкой возрастного тренда и периодической составляющей способствует повышению точности определений индивидуальных и групповых показателей роста. Установленные закономерности формирования и изменчивости годовых слоев в раковинах моллюсков применимы для решения проблем биоминерализации и в дальнейших разработках общей теории роста животных, в обосновании систем биологического мониторинга.

Результаты оценки продолжительности жизни моллюсков могут быть полезными при изучении биологии старения, обосновании схем рационального использования биологических ресурсов. Предложенный метод оценки условий среды, оптимальных для роста животных, является основой нового способа выбора мест для выращивания моллюсков. Анализ применения методов склерохронологии при изучении химического и изотопного состава раковин моллюсков способствует более аргументированной интерпретации данных изотопно-кислородной термометрии и биогеохимических исследований в целом.

Апробация. Основные положения диссертации обсуждались на научных конференциях Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (1971, 1972, 1973, 1976), на Втором Советско-Японском симпозиуме по биологии морских моллюсков и иглокожих (1974), I и II Всесоюзных конференциях по биологии шельфа (1975, 1978), У-УП Всесоюзных совещаниях по изучению моллюсков (1975, 1979, 1983), Всесоюзном симпозиуме "Новые методы исследования моллюсков" (1975), Всесоюзном симпозиуме по экспериментальной экологии морских беспозвоночных (1976), Всесоюзной коллегии-семинаре "Влияние температуры на скорость жизненных процессов" (1976), I Всесоюзном коллоквиуме по морфологии, системе, филогении и экогенезу двустворчатых моллюсков (1976), ХГУ Тихоокеанском научном конгрессе (1979), Республиканской конференции "Экология и продукция в современной гидросфере" (1981), 2-й Всесоюзной конференции по морской биологии (1982), III Всесоюзной конференции "Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных" (1982), а также на научных семинарах в Одесском отделении Института биологии южных морей АН УССР, Институте биологии южных морей АН УССР, Зоологическом институте АН СССР, Институте эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 35 работ.

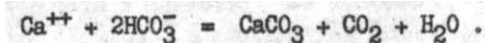
Структура и объем работы. Диссертация содержит введение, обзор сведений по строению раковины у двустворчатых моллюсков (I глава), описание материала и методов исследований (2 глава), результаты исследований (3-8 главы), заключение, выводы и список цитированной литературы (431 наименование). Работа изложена на 426 страницах машинописного текста, вклю-

чает 24 таблицы, 49 рисунков, 12 таблиц с микрофотографиями, приложение с характеристиками строения раковин изученных моллюсков.

I. СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Объектом исследований в склерохронологии морских двустворчатых моллюсков является раковина. В скульптуре наружной поверхности, особенностях внутреннего строения створок, изменчивости их химического и изотопного состава отражены многие закономерности роста моллюсков, обусловленные физиологическими особенностями самих животных и воздействием разнообразных условий среды. Единство структурных, хронологических и геохимических характеристик раковин обуславливает необходимость их параллельного исследования на основе анализа общих закономерностей биоминерализации.

В отличие от других карбонатобразующих организмов моллюски наращивают основную часть раковины без непосредственного контакта с клетками мантии. Компоненты, необходимые для построения карбонатного скелета, выделяются в экстрапаллиальную жидкость, которая разделяет мантию моллюска и его раковину и содержит растворенные пептиды и мукополисахариды, ионы различных химических элементов. В результате полимеризации под воздействием особых ферментов на внутренней стороне раковины образуется органическая матрица, на поверхности которой располагаются центры последующей кристаллизации биогенного карбоната. Процесс кальцификации происходит, вероятно, в соответствии со следующей реакцией:



Биохимические связи между минеральной и органической составляющими не ясны, но многие исследователи полагают, что последняя непосредственно влияет на тип кристаллов карбоната кальция, их минералогию и ориентировку. Органическая матрица, образуемая разными частями мантии, различается по биохимическим и ультраструктурным показателям, что вызывает различия в структурной организации отдельных слоев раковины. Эта общая схема процесса образования раковины у моллюсков изложена многими исследователями (Wilbur, 1964; Taylor et al., 1969; Mutvei, 1970, и др.), однако непосредственные механизмы об-

разования минерализованного скелета, их изменения, ответственные за появление слоев роста, возрастных и сезонных различий химического состава биогенных карбонатов, остаются изученными **еще** довольно слабо.

Форма агрегатов карбоната кальция и их расположение характеризуют структурные особенности раковин. Итогом исследований структур, которые продолжают уже около двухсот лет, служат детальные описания внутреннего строения раковин как для отдельных видов, так и для более крупных таксонов, классификации основных типов структур (**Bøggild** , 1930; **oberling** , 1964; **Taylor et al.** , 1969; **Kobayashi** , 1969, 1971; Колесников, 1974; Попов, 1977, и др.). В настоящей работе принята классификация, основанная на предшествующих, с некоторыми изменениями и дополнениями. В результате выделены и описаны следующие типы структур: перламутровая, листоватая, призматическая, сложно-призматическая, перекрещенно-пластинчатая, сложная перекрещенно-пластинчатая, гомогенная и микроостракумная.

Классификации разновидностей структур разработаны слабее. Большинство выделенных вариантов (**Bøggild** , 1930; Чельцова, 1969; **Wise** , 1970; **Denis** , 1970, и др.) основано на характеристике расположения агрегатов карбоната кальция, наблюдаемого в изучаемой плоскости среза створки, что лишь частично отражает пространственное расположение структурных элементов раковины.

При выделении одновременно образованных участков створки раковина рассматривается как система слоев роста, соответствующих основным ритмам изменений физиологических функций и колебаний условий среды: оуточных и внутрисуточных, полумесячных, месячных, полугодовых и годовых. Границами слоев роста являются поверхности нарастания. Они разделяют участки, которые различаются скульптурой наружной поверхности, строением или составом вещества раковины.

Основным итогом предыдущих исследований слоев роста является обнаружение таких элементов раковины у современных и ископаемых двустворчатых моллюсков, определение периодичности их формирования, выявление связи о соответствующими колебаниями условий среды, отструктурными особенностями раковины. Однако механизмы образования слоев роста остаются дис-

куссионными, не изучены закономерности, определяющие их появление и изменчивость у моллюсков, различающихся стадией онтогенеза, экологией и происхождением, не известны соотношения между экзо- и эндогенными ритмами роста.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Строение раковин изучено у 206 видов и подвидов двустворчатых моллюсков 51 семейства. Основной объем исследований проведен на моллюсках дальневосточных морей СССР - 66 видов, относящихся к 25 семействам. Кроме этого рассмотрено строение раковин моллюсков из Баренцева, Белого, Карибского, Каспийского, Средиземного, Филиппинского, Черного и Чукотского морей, из вод Сингапура, Австралии и некоторых атоллов Тихого океана.

Материал собран автором в 1970-1980 гг. во время экспедиций по северо-западному побережью Японского моря, на Камчатку, по Черному морю. Моллюски из вод Сингапура и Австралии собраны во время УП рейса НИС "Каллисто*1". Часть раковин двустворчатых моллюсков из разных районов предоставили Г.А.Евсеев, Е.В.Краонов, Н.И.Селин, С.В.Явнов (Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР), О.А.Скарлато, Ю.И.Галкин, В.Я.Бергер (Зоологический институт АН СССР), А.А.Свиточ (МГУ). В работе использованы также раковины ископаемых моллюсков из коллекций У.Аддикота, Д.Додда, Р.Стэнтона, Т.Воллера (США), К.Масуды (Япония).

Литоральных моллюсков собирали во время отлива вместе с грунтом и отмывали о помощью почвенных сит. Сублиторальные моллюски добывались главным образом легководолазным методом, реже дночерпателем Петерсена с площадью облова 0,25 м², трапом Сигсби. В биогеохимических исследованиях и в анализе продолжительности жизни использованы оубфоссильные раковины, ообранные в береговых выбросах и со дна моря. Для определения времени формирования морфологических и структурных возрастных образований проводили сборы некоторых массовых моллюсков северо-западной части Японского моря в разные сезоны года.

Внутреннее строение раковин изучено по ацетатным репликам, методика изготовления которых описана рядом исследова-

ТЕЛЕЙ (Pannella, MacClintock, 1968; Rhoads, Pannella, 1970; Farrow, 1971, и др.). Реплики исследовали в проходящем свете при увеличениях в 10-500 раз. Для получения изображений структур, сравнимых со снимками на сканирующем электронном микроскопе, реплики изучали в косом проходящем свете на биологическом микроскопе с апланатическим конденсором ОИ-14 по методике, описанной Поповым (1978). Структуры раковин некоторых моллюсков изучены на электронном микроскопе **ЖМВ-100-В**. Наиболее показательными оказались снимки с двухступенчатых целлюлозно-угольных решешк, приготовленных со сколов раковин и поверхностей срезов створок, протравленных соляной кислотой, по методике, предложенной Грицаенко и соавторами (1969).

Для определений изотопного соотношения кислорода и содержания элементов-примесей в раковинах моллюсков отбирали пробы по слоям роста с помощью бормашины. Навеска составляла 10-50 мг для масс-спектрометрии, 50-100 мг на спектральный анализ и 300-600 мг для фотометрии пламени. Спектральные анализы выполнены Д.М.Поляковым и О.И.Недава (Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР) на спектрографе **PG3-2** фирмы "Карл Цейс" (ГДР). Анализы методом фотометрии пламени выполнены в Сибирском научно-исследовательском институте геологии, геофизики и минерального сырья (Новосибирск). Изотопный состав кислорода биогенных карбонатов определен Р.В.Тейс (Институт геохимии и аналитической химии им. В.И.Вернадского АН СССР) на масс-спектрометре МИ-1305, а также А.В.Игнатьевым (Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР) на масс-спектрометре МИ-1309.

3. ПОКАЗАТЕЛИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА МОЛЛЮСКОВ

Современные методы определений возраста морских моллюсков разделяются на морфологические, структурные, физико-химические и статистические. Первые три группы методов включают приемы, которые позволяют выделить годовые слои роста раковины и установить возраст отдельной особи. Статистические методы требуют изучения группы животных и дают, как правило, лишь вероятностную оценку возраста.

Морфологические возрастные элементы. Принципиальной основой морфологических методов определения индивидуального

возраста моллюсков служит выявление скульптурных элементов раковины, которые образуются в соответствии с суточными, приливно-отливными или сезонными изменениями условий среды.

Из возрастных меток этой группы чаще всего используют кольца роста на внешней поверхности створок. Они могут быть в виде ступеней или разрывов линий нарастания, отдельных резких линий задержек роста, концентрических ложбин или уступов. В пределах створки обычно встречаются ежегодные кольца разных типов. Они могут накладываться друг на друга либо сменяться в онтогенезе. Обычно пологие ложбины первых годовых слоев по мере роста сменяются мелкими уступами, а затем линиями задержек роста. На поздних приростах раковины наружные кольца становятся слабо различимыми.

У многих моллюсков наружные кольца образуются зимой, что связывается с замедлениями или приостановками роста раковины при низкой температуре среды. Известны также летние кольца. Они могут появиться в результате замедлений темпов роста при температуре, превышающей оптимальную для данного вида. Тропические моллюски образуют отчетливые кольца в сезон дождей из-за опреснения и увеличения мутности вод.

Морфология колец роста проявляет широтную и вертикальную изменчивость. Так, *Mytilus edulis* северных морей имеют весьма отчетливые ежегодные уступы раковины, отсутствующие у мидия Японского моря. В пределах одного района кольца роста лучше развиты у моллюсков литорали и верхней сублиторали.

На поверхности раковин возможно образование дополнительных колец роста при нересте и непериодических изменениях условий среды. Однако воздействие этих факторов, как правило, непродолжительно, поэтому дополнительные кольца выражены обычно слабее сезонных и различаются при некотором навыке. В определении причин задержек роста может быть использован анализ изменчивости суточных приростов. Некоторые моллюски весьма устойчивы к внешним воздействиям и не образуют колец **ПОМОХ** роста даже при травмах (*Cerastoderma edule*, *Crenomytilus grayanus*, *Swiftopeoten swifti* и др.).

Ежегодные колебания темпов роста остаются запечатленными также в виде линий задержек роста на отпечатках мускулов-аддукторов. Эти периодические элементы отчетливы на раковинах моллюсков многих семейств, но имеют существенный недостаток - неполноту онтогенеза в связи с постепенным перекры-

ванием миостракума внутренним слоем раковины. У многих **Pectinidae, Ostreidae, Myidae, Mactridae** сезонные **ЛИНИИ** нарастания или мелкие уступы видны на поверхности связочной ямки. Подобные периодические элементы имеются также на нимфе створок с опистодетной связкой, например у **Crenomytilus grayanus**, но закономерности их формирования изучены слабо.

Структурные возрастные элементы. У многих двустворчатых моллюсков на радиальных срезах наружного слоя раковины среди многочисленных линий нарастания выделяются утолщенные линии сезонных задержек роста. Они обычны в слоях с перекрещенно-пластинчатой структурой и часто выявляются лишь на ацетатных репликах. В раковинах со сложно-призматическим строением наружного слоя обычны ежегодные зоны роста, которые выделяются серией сближенных линий нарастания и более темной окраской. Такие возрастные элементы особенно характерны для моллюсков семейств **Veneridae** и **Tellinidae**. В первых годовых приростах эти сезонные образования обычно выражены довольно слабо, но у старых особей они отчетливы даже при скорости роста менее 1 мм/год. Ежегодные элементы наружного слоя могут быть зимними и летними, появляясь в неблагоприятные для роста сезоны года. Поэтому возможно образование дополнительных линий задержек роста.

Ежегодные зоны роста, выделяющиеся окраской или микро-структурными изменениями, обнаружены также во внутренних частях раковин о гомогенной, перламутровой и сложной перекрещенно-пластинчатой структурой у многих моллюсков Японского, Черного и Охотского морей. Эти образования особенно отчетливы в примакушечной части раковины, на элементах замка и описаны у моллюсков других районов (**Hopkins**, 1930; **Bonham**, 1965; **Jones et al.**, 1978; **MacDonald**, 'Juncas', 1980, и др.).

Сезонные изменения скорости кальцификации лигамента раковины вызывают чередование участков, различающихся структурой, содержанием включений кристаллов арагонита и окраской. Количество темных зон роста и наружных колец обычно одинаково. Определения возраста моллюсков по лигаменту в последнее время единичны, но этот метод заслуживает дальнейшего развития, поскольку у многих моллюсков семейств **Ostreidae** и **Pectinidae** лигамент является основной структурой, регистрирующей возраст.

у двустворчатых и брюхоногих моллюсков с трехслойной раковинной обнаружены возрастные элементы нового типа - периодические изменения в соотношении основных слоев. Одним из их проявлений служат периодические утолщения наружного слоя, которые образуются в результате сезонных колебаний ширины участка мантии, секретирующего внешнюю часть раковины. При этом граница между наружным и средним слоями становится волнистой или даже зубчатой.

Периодические утолщения наружного слоя установлены в раковинах как со смешанным минералогическим составом (**Mytilus californianus**, **M. corugosus**, **Crenomytilus grayanus**), так и в чисто арагонитовых. Средний слой таких раковин обычно имеет перекрещенно-пластинчатую структуру, а наружный слой может быть гомогенным (**Macoma orientalis**, **M. middendorffi**, **Mya japonica**), призматическим (**Keenocardium californiense**, **Serripes groenlandicus**), сложно-призматическим (**Callista brevisiphonata**, **Peronidia ayonoensis**, **Gadella lubriosa**). Анализом приростов моллюсков, собранных в разные сезоны года, и изотопно-кислородной термометрией установлено, что участки раковины с утолщениями наружного слоя образованы при минимальной температуре среды, а внедрения среднего слоя в наружный формируются при наиболее высокой температуре.

Зубцы и уступы между основными слоями, как правило, более отчетливы на поздних приростах раковины. Задержки роста, которые вызывают появление дополнительных колец на поверхности створки, не влияют на профиль границы между наружным и средним слоями. Это свойство помогает различать дополнительные морфологические или структурные элементы раковины среди ежегодных.

•В раковинах **Donacilla cornea**, **Loripes lucinalis** из Черного моря и **Lj. plodonta semiasperoides** из Японского обнаружены чередующиеся сужения и расширения паллиального миостракума. Узкие части миостракума пересекаются резкими линиями задержек роста, которые отходят от наружных колец роста. Такие соотношения структурных и скульптурных элементов позволяют полагать, что утолщения миостракума являются ежегодными и могут быть использованы для определений возраста моллюсков.

Физико-химические методы определений возраста. Сезонные изменения условий среды вызывают появление неоднородностей химического и изотопного состава биогенного карбоната, механических свойств створок. Анализ изменчивости этих свойств раковины в разных ее частях составляет основу физико-химических методов выделения годовых приростов. Наиболее употребительны послойные определения соотношений стабильных изотопов кислорода, содержания магния и стронция, рентгенография створок. Преимуществом этих методов является применимость к моллюскам, лишенным каких-либо иных структурных или морфологических возрастных образований.

Метод изотопно-кислородной термометрии заключается в определении соотношения $^{18}O/^{16}O$ в биогенном карбонате, которое зависит от температуры среды во время наращивания раковины. При отборе проб по последовательным слоям роста выявляются сезонные колебания температуры среды, а по ним можно определить годовые приросты, взяв за границы слоев участки с минимальными или максимальными значениями температуры. Прижизненные соотношения изотопов кислорода весьма устойчивы при диагенезе карбонатных скелетов, поэтому изотопный метод применим как к современным, так и к ископаемым моллюскам. Основное преимущество метода заключается в высокой точности выделения годовых приростов. При этом исключается возможность ошибок, связанных со случайными задержками роста. Однако изотопно-кислородная термометрия применима лишь к достаточно крупным моллюскам с широкими годовыми слоями и еще не имеет достаточной технической базы для массовых определений.

Другими индикаторами годовых приростов служат сезонные изменения содержания магния или стронция (Dodd, 1965; Stanton, Dodd, 1970; Позднякова, 1975; Краснов, Позднякова, 1982, и др.). Их преимущества определяются независимостью от скульптурных или структурных годовых и внутригодовых образований, но необходимость отбора серии проб в пределах годового слоя сужает круг возможных объектов исследований.

В последнее время появились примеры определений абсолютного возраста моллюсков по содержанию в биогенном карбонате изотопа ^{226}Ra с периодом полураспада 6,7 лет (Turekian et al., 1975, 1979; Turekian, Cochran, 1981), годовых приростов по сезонным изменениям плотности раковин, ВЛ-

являемым на рентгенограммах створок (Ralph, Maxwell, 1977). Условия применимости этих методов еще не достаточно ясны.

Статистические показатели возраста. Основой статистических методов определений возраста служит дискретность нереста моллюсков. В результате последовательного появления поколений животные каждой возрастной генерации составляют группы с различающимися размерами. На гистограммах распределения выоты или длины раковины такие группы выделяются пиками повышенных частот встречаемости. У большинства моллюсков таким образом выделяются лишь первые возрастные классы. С увеличением возраста размеры животных смежных возрастных групп перекрываются во все большей мере и судить о возрасте моллюска по его размеру однозначно становится невозможным.

4. (ш д а ш ш ириодичности ВОЗРАСТНЫХ МЕТОК

Возрастные элементы раковины могут различаться характером проявления и временем формирования у моллюсков из разных частей ареала, поэтому уверенность исследователя в достоверности тех или иных возрастных меток не снимает задачи получения доказательств их периодичности.

Наиболее распространены определения периодичности возрастных элементов путем маркировки моллюсков химическим или механическим способом о последующим подсчетом количества возрастных образований, появившихся после мечения к моменту ПОВТОРНОГО ОТЛЮВА ЖИВОТНЫХ. У *Crenomytilus grayanus* из Японского моря, собранных через год после их маркировки заечками на нижнем крае раковины, в годовом приросте сформировалось одно внедрение внутренней арагонитовой части раковины в наружную кальцитовую и одна светлая зона роста, пересекающая участок наружного слоя с максимальной его толщиной (Золотарев, Селин, 1979). Сборами этих же моллюсков в разные сезоны года установлено, что светлые зоны роста располагаются на крае раковины только зимой, а внедрения перламутрового слоя в призматический формируются на крае раковины в летне-осеннее время. Сезонными сборами показана ежегодная периодичность образования наружных колец роота у других моллюсков ЯПОНСКОГО МОРЯ - *Glycyæris yessoensis*, *Acila insignia*, *Peronidia zyonensis* и *Keenocardium californiense*.

В анализе периодичности формирования скульптурных и структурных элементов раковин использованы биогеохимические методы. По соотношениям стабильных изотопов кислорода в раковинах двустворчатых **МОЛЛЮСКОВ** *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus*, *Macoma middendorffi*, *Callista brevisiphonata* и брюхоногого моллюска *Coiiseia cassis* были выделены годовые приросты и определены значения температуры среды во время образования характерных участков раковины. У всех изученных моллюсков, различающихся структурами, утолщенным частям наружного слоя соответствуют минимальные значения температуры среды, а самым тонким – максимальные (Золотарев, Игнатъев, 1977). В раковине *Callista brevisiphonata* из Японского моря годовые приросты выделены по сезонным изменениям содержания **Na, Fe, Mg**, γ . Максимальные концентрации микроэлементов приурочены к участкам, в которых средний слой с перекрещенно-пластинчатой структурой приближен к наружной поверхности раковины за счет уменьшения толщины внешнего сложно-призматического слоя. Эти данные подтверждают вывод о годовой периодичности изменений в соотношении основных слоев раковины в результате сезонных колебаний температуры среды.

Для определений периодичности формирования возрастных образований раковины разработан новый метод, основанный на явлении синхронности колебаний годовых приростов у моллюсков одной популяции. Этот метод заключается в сборе моллюсков в одном и том же районе с интервалом, кратным предполагаемой периодичности образования возрастных элементов, и в совмещении кривых их скорости роста по характерным увеличениям или уменьшениям расстояния между смежными возрастными элементами. Синхронизацией кривых определяются одновременные приросты в раковинах моллюсков разных выборок, в частности положение возрастного элемента в раковинах моллюсков второй выборки, синхронного последнему возрастному элементу моллюсков первоначальной выборки. Периодичность формирования анализируемых элементов определяется их количеством, которое появилось у особей более поздней выборки за время между сборами животных.

Новый метод позволяет изучать закономерности формирования возрастных образований у особей, выросших в естественных условиях и не травмированных маркировкой, при минимальной

скорости роста. Им подтверждена годовая периодичность линий роста и внедрений призматической части раковины в перламутровую у мидий *Crenomytilus grayanus*, установленная другими методами (Золотарев, 1974; Золотарев, Игнатъев, 1977). Показана годовая периодичность образования наружных колец и линий задержек роста в наружном слое с перекрещенно-пластинчатой структурой у *Glycymeris yessoensis*, темных зон роста в наружном слое со сложно-призматической структурой у *Peronidia zyonoensis*.

Доказательства ежегодности образования структурных возрастных меток у некоторых двустворчатых моллюсков, массовых в Японском море, позволяют использовать эти виды для анализа изменчивости их годовых приростов и исследований возрастных аспектов их биологии.

5. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИИ РАКОВИН

У двустворчатых моллюсков выделяют личиночную, ювенальную и половозрелую стадии роста. Первая завершается образованием великонки. Для ювепильной стадии характерно завершение формирования внутренних органов, в частности половой системы, сравнительно высокие темпы наращивания раковины.

Половозрелую стадию роста обычно считают заключительной. Однако на основании скачкообразных изменений кривизны раковины, которые увеличивают ее выпуклость и отражают перестройки морфо-физиологической организации моллюска, эта стадия отчетливо разделяется на две – зрелую и позднюю.

На радиальных срезах створок переход к поздней стадии отмечается резким перегибом наружной поверхности раковины. Такие профили створок старых особей особенно характерны для *Callista brevisiphonata*, *Crenomytilus grayamis*, *Glycymeris yessoensis*, *Mya japonica*, *Ruditapes philippinarum* ИЗ ЯПОНСКОГО моря, *Gafrarium divaricatum*, *G. tumefacta*, *Anadara antiquata*, *Glossocardia obesa* из прибрежных вод Сингапура, *Macoma middendorffi*, *Siliqua alta* И *Peronidia venulosa* из района Курильских островов. Степень подворота краев створок изменчива у разных видов – от незначительных изгибов (*Glycymeris yessoensis*, *Peronidia zyonoensis*) до тупого брюшного края раковины с углом схождения краев створок в 180° (*Modiolus modiolus*, *Mya japonica*, *Hercenaria stimpsoni*).

У некоторых особей наблюдается несколько последовательных подворотов края раковины.

Увеличение выпуклости раковины у старых особей меняет характер ряда аллометрических соотношений, что вызывает необходимость их раздельного описания по стадиям роста. Так, коэффициент α в индивидуальных уравнениях аллометрии $Y = \beta X^\alpha$ для зависимости ширины раковины от ее высоты увеличивается с 1,08 до 2,02 у *Maotra chinensis*, с 1,14 до 2,11 у *Cyclocardia orebricostata*, с 1,20 до 2,0 у *Donax trunculus*, с 1,1 до 11,43 у *Mercenaria stimpsoni*. Однако прирост раковины на поздней стадии обычно мал, поэтому уравнения аллометрии, которые учитывают его либо не учитывают, имеют близкие коэффициенты.

Отдельные виды с крайне резкими возрастными изгибами края створок проявляют изменения масс-размерных соотношений и при анализе рядов разновозрастных особей. У *Mercenaria stimpsoni* из Японского моря соотношения массы и высоты раковины имеют степенной коэффициент α равным 2,68 для моллюсков высотой менее 40 мм и 3,41 для более крупных.

Переход к поздней стадии роста у 158 изученных особей *Crenomytilus greyenus* из залива Восток Японокого моря происходит при высоте от 89 до 166 мм. Распределение этого параметра не отличается от нормального с максимумом в диапазоне 127,5-132,0 мм. У мидий других районов критические размеры иные: в бухте Витязь переход к поздней стадии происходит при высоте раковины 115-171 мм на глубине 1-6 м и 152-196 мм на глубине 20 м. Критический размер зависит от темпов роста моллюска. Меньшим значениям коэффициента α в уравнении роста Бергаланфи соответствует большая критическая высота раковины (H_c):

$$H_c = 145,2 e^{-1,98k}$$

$$H_c = 219,7 e^{-4,65k}$$

(залив Восток, гл. 3-12 м)

(бухта Витязь, гл. 20 м)

Возраст мидий к моменту подворота края раковины также изменчив. У моллюсков залива Восток он колеблется в пределах 17-65 лет, а в бухте Витязь поздняя стадия роста появляется позже, когда возраст моллюсков достигает 40-96 лет. Соотношение критического возраста (t_c) и коэффициента α в уравнениях роста для моллюсков двух районов определяется выражением

$$t_c = 88,7 e^{-12,0k}$$

Переход к поздней стадии роста *Modiolus difficilis*, *Mercenaria stimpsoni*, *Peronidia zyoncoensis* и *P. venulosa* из Японского моря также происходит в определенных диапазонах размеров и возраста. Изменчивость критических значений возраста более чем в два раза превышает изменчивость высоты раковины.

Хронологические распределения точек перегиба поверхности раковины имеют принципиально иной характер, проявляя отчетливую дискретность, которая выражается в приуроченности начала поздней стадии роста к определенным периодам времени. У *Crenomytilus grayanus* 0 1928, 1947-1948, 1958-1959, 1963-1964 гг. связаны 74% всех отмеченных возрастных изгибов поверхности раковины. Еще более отчетлива хронологическая зависимость у *Peronidia venulosa*. Из 36 изученных особей 35 перешли к поздней стадии в 1961-1962 и 1967-1968 гг., причем в 1961 и 1967 гг. - 78% их общего числа. Для р. *zyoncoensis* критическими оказались 1946-1947 и 1961 гг. Повторные изгибы поверхности раковины, встреченные у некоторых особей, следуют той же хронологической зависимости. Их можно интерпретировать как проявления более мелких ритмов в пределах поздней стадии.

Возрастные изгибы створки располагаются, как правило, на границе между сравнительно крупным годовым слоем и последующим более мелким либо в пределах последнего. Поскольку колебания темпов роста синхронны у моллюсков одного вида (Золотарев, 1974;), становится понятным дискретный характер хронологического распределения точек перегиба - в годы с их максимальной частотой происходят наиболее резкие одновременные уменьшения скорости роста моллюсков.

Согласно разрабатываемой теории критических уровней развития систем (Ирмунский, Кузьмин, 1982) появление возрастных изгибов наружной поверхности створок означает выход колебаний темпов роста к границе области устойчивости и последующее возвращение внутрь этой области путем скачкообразного изменения параметров роста, соответствующих адаптациям к новым условиям развития животного. При экспоненциальном развитии отношения значений возраста в каждый рассматриваемый и предшествующий критические моменты времени должны быть

равны 1,43 (Кузьмин, Ленская, 1974). Однако эти отношения, рассчитанные для моллюсков Японского моря, близки теоретическому лишь в первом приближении, меняясь в пределах 1,2-1,7. Это означает, что резкие замедления темпов роста, связанные с неблагоприятными внешними условиями, могут вызвать как более раннее, так и более позднее появление очередного изгиба поверхности створки и соответственно сдвинуть отношение длительности периодов устойчивого развития в ту или иную сторону.

Таким образом, в переходе к поздней стадии роста существенное значение имеют экологические факторы. Влияя на темпы роста, они определяют диапазон критических значений возраста и размеров, а через многолетние ритмы роста контролируют непосредственный переход к новой стадии формирования раковины.

6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РОСТА МОЛЛЮСКОВ

Традиционным итогом исследований роста моллюсков служат средние значения размеров или массы, полученные по группам одновозрастных особей. При таком осреднении часто нивелируются закономерности, свойственные динамике роста каждого индивидуального моллюска и необходимые для последующих теоретических обобщений.

Существенным преимуществом двустворчатых моллюсков перед многими другими животными является возможность получения замеров по последовательным слоям роста. Такие ряды достаточно показательны для анализа индивидуальной изменчивости приростов, но для выявления общих закономерностей требуются их преобразование в соответствии с принятой математической моделью. Большинство моделей роста рассматривает размеры или массу животного в виде функции лишь его возраста и не отражает влияния на рост моллюсков периодических изменений условий среды.

Учет экологических параметров в уравнениях роста обычно осуществляют введением соответствующих коэффициентов (Ursin, 1963; Сирина, 1976; Cloera, Nichols, 1978; Bachelet, 1980, и др.). Такие модели дают интегральные характеристики роста, оценивающие как возраст животного, так и влияние условий среды, что затрудняет оценку воздействия на окорость

роста животного отдельно взятого физиологического или экологического параметра.

Другой подход к моделированию процессов роста основан на принципах системно-структурного анализа. В соответствии с ними раковина представляет собой систему различных слоев роста - от внутрисуточных до годовых. На каждом структурном уровне они считаются неделимыми элементами, обладающими свойствами цельного объекта, хотя на более низком уровне рассматриваются в качестве систем более мелких слоев. Это позволяет вычленивать из массы факторов, ответственных за вариации темпов роста, лишь те, которые влияют на изменчивость рассматриваемой системы слоев роста. Например, соотношения годовых слоев роста определяются возрастными замедлениями скорости роста и стадией развития, но не зависят от сезонных колебаний внешних условий. Влияние среды становится преобладающим в системах полумесячных или суточных слоев.

На любом структурном уровне наблюдаемая изменчивость слоев роста описывается общим выражением

$$F(t) = f(t) + \varphi(t) + \psi(t),$$

где $F(t)$ - измеренные параметры слоев роста, $f(t)$ - детерминированная составляющая (возрастной тренд), $\varphi(t)$ - циклическая составляющая, $\psi(t)$ - случайная компонента. Основным критерием при выборе уравнения, определяющего возрастную тренд, следует принять, вслед за Винбергом (1975), сопоставимость расчетных данных у возможно большего круга объектов.

Возрастные изменения скорости роста. Исходя из требований универсальности, наиболее подходит для характеристики закономерных возрастных изменений годовых слоев уравнение

$$L_t = L_0 e^{-kt}, \quad (1)$$

где L_t - годовой прирост в момент времени t ; L_0 , k - коэффициенты. Оно вытекает из уравнения роста Бергаланфи для линейных параметров

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-(\delta-a)kt}]^{\frac{1}{\delta-a}} \quad (2)$$

(L_t - размер моллюска к моменту времени t , L_∞ - предельный размер, a , δ , k - коэффициенты) при условии

$\theta - a = 1$, но не учитывает возрастные различия на разных стадиях развития.

Переход к поздней стадии, сопровождаемый более или менее резким перегибом наружной поверхности створок вызывает изменения ряда аллометрических соотношений и нарушает монотонность функции, которая описывает линейный рост моллюска. В этом случае для описания отдельных стадий требуются разные уравнения. Если полагать, что рост моллюсков на разных стадиях развития проявляет лишь количественные изменения прежних соотношений, то для характеристики возрастной изменчивости годовых слоев на поздней стадии применимо то же уравнение (1), но с иными коэффициентами.

Определив через l , во сколько раз увеличилось значение коэффициента θ в соотношении массы и размера $W = \theta L^3$ для поздней стадии, и приняв неизменными закономерности увеличения массы тела на разных этапах развития, из уравнения (2) получим зависимость размера моллюска L_* от его возраста t для поздней стадии

$$L_* = L_{\infty} [1 - \theta^{-(\theta-a)kt}]^{\frac{1}{\theta-a}} \quad (3)$$

Соотношение предельных размеров L_{∞} и $L_{* \infty}$ в уравнениях (2) и (3) для разных стадий роста определяется выражением

$$L_{* \infty} = L_{\infty}^{\frac{1}{\theta}} L_s^{\frac{\theta-1}{\theta}}$$

где L_s - размер моллюска в момент перехода к поздней стадии.

Возрастные изменения ширины годовых слоев, измеренной по наружной поверхности створок, либо скорости кальцификации, определяемой расстоянием по нормали к смежным границам годовых слоев, на зрелой и поздней стадиях развития могут быть практически одинаковы. Это служит косвенным свидетельством сохранения общих количественных закономерностей увеличения массы тела на разных стадиях роста.

Коэффициент k уравнений (1) - (2) как показатель возрастного тренда особенно интересен для выявления экологических особенностей роста моллюсков. Наиболее известна его широтная изменчивость - возрастные изменения годовых приростов у моллюсков одного вида в южных районах интенсивнее, чем в северных (Taylor, 1954, 1960; Brousseau, 1979; Bachelet,

1980, и др.). Вертикальная изменчивость проявляется в уменьшении коэффициента у более глубоководных особей. Так, у мидий *Crenomytilus grayanus* залива Восток Японского моря с глубины 1 м среднее значение k равно 0,0904, с глубины 10 м - 0,0639, а с глубины 14 м - 0,0455.

Наиболее высокие значения коэффициента k , обычно превышающие 0,3, свойственны моллюскам семейства Pectinidae. Самые низкие его значения установлены у мидий. Для *Mytilus edulis* он редко превышает 0,2, а для *Crenomytilus grayanus* не известны значения выше 0,15. Но сведений о возрастных замедлениях темпов роста моллюсков еще не достаточно для обоснованных выводов о таксономических особенностях этого процесса.

Многолетние ритмы роста. При анализе возрастного тренда наблюдаемые годовые приросты рассматриваются в качестве случайных отклонений от совокупности некоторых средних значений. Однако в большинстве случаев эти отклонения имеют упорядоченный характер и определяют циклическую составляющую изменчивости приростов. Одним из методов анализа межгодовых колебаний темпов роста является вычисление модульных коэффициентов:

$$M = 100 l_i / l_s$$

где l_i - текущий измеренный прирост, l_s - усредненный (теоретический) прирост, определяемый уравнением возрастного тренда (1) для каждой изучаемой особи. Характеристиками изменчивости темпов роста для группы моллюсков служат средние геометрические значения индивидуальных модульных коэффициентов, установленных по одновременным приростам.

Отклонения годовых модульных коэффициентов отдельных особей от средних значений для группы моллюсков довольно высоки. У *Crenomytilus grayanus* разных частей залива Восток коэффициент вариации логарифмов модульных коэффициентов для приростов 1912-1976 гг. находится в пределах 3,3-9,2%. Близкие средние показатели индивидуальных вариаций имеют *Peronidia zyonensis* (5,3%), *Callista brevisiphonata* (6,1%), *Glycymeris yessoensis* (3,8%).

Амплитуда межгодовых колебаний модульных коэффициентов минимальна у *Glycymeris yessoensis* из залива Восток Японского моря (61-180%). У *Peronidia zyonensis* того же райо-

на она в 3 раза выше - от 22\$ в 1948 г. до 313\$ в 1975 г. Но общий ход хронологической изменчивости темпов роста у этих видов близок. Для них характерны постепенные уменьшения приростов в 1922-1944 гг. и их возрастания в 1954-1977 гг. На фоне этих крупных изменений выделяются менее интенсивные уменьшения приростов в 1929, 1940, 1962, 1964 и 1970 гг. Мидии *Crenomytilus grayanus* разных районов Японского моря постепенно уменьшают приросты в 1917-1939 гг., имея три фазы увеличенных темпов роста (1940-1945, 1953-1959, 1970-1975 гг.).

Колебания годовых приростов у рассмотренных моллюсков происходят с периодами 5-7 и 10-14 лет. По двум особям *Crenomytilus grayanus* из бухты Витязь Японского моря, возраст которых оказался равным 130 и 150 годам, установлены более крупные ритмы роста с замедлениями в 1855-1875 и 1920-1940 гг. Между этими периодами скорость роста была выше средней с некоторым понижением в 1890-1900 гг.

Условия 1890-1900 и 1920-1940 гг., неблагоприятные для роста мидий, соответствовали периодам общего потепления северного полушария. Сопоставлением годовых приростов с характеристиками водных масс в разные сезоны года для *Crenomytilus grayanus* бухты Витязь Японского моря установлена обратная зависимость модульных коэффициентов (M) от температуры (T) и прямая - от солёности (S) поверхностных вод в августе:

$$M = 260,3 + 0,75S - 7,86T$$

Обратная зависимость темпов роста от температуры становится понятной, если учесть, что основной прирост раковины у этого вида происходит при 10-18°C, а в августе температура воды в рассматриваемом районе, как правило, выше. В периоды потеплений частота встречаемости температур, превышающих оптимальные, увеличивается, соответственно летние замедления скорости роста становятся более продолжительными.

Многолетние ритмы роста вызывают изменчивость показателей возрастного тренда у моллюсков, выросших в одном месте, но различающихся возрастом. Если анализируемый ряд годовых слоев включает целое число наиболее крупных ритмов, расчетные данные возрастного тренда мало отличаются от реальных. Расчеты уравнений роста по ряду замеров, составляющему лишь часть крупного ритма с преобладающими отклонениями одного

знака, вызывают соответствующие изменения коэффициентов уравнения, поскольку они определяются методом наименьших квадратов.

Зависимость параметров уравнения роста от длины ряда измеряемых приростов и его хронологического положения особенно наглядна в изменении коэффициентов уравнения (I) при увеличении возраста моллюска. Так, по одной из раковин *Crenomytilus grayanus* коэффициент k , определенный по первым 15 годовым приростам, является даже отрицательным, показывая возрастное увеличение темпов роста. Это явление, anomальное для моллюсков такого возраста, объяснимо тем, что анализируемые годовые слои образуют восходящую часть многолетнего ритма. С увеличением возраста и включением в анализ слоев с пониженной скоростью роста коэффициент k возрастает до 0,0659 на 32 году, далее постепенно уменьшаясь с небольшими вариациями до 0,0366 на 75 году жизни моллюска. Коэффициент L_0 также меняется с возрастом, увеличиваясь до 13,13 к 32-му году жизни и затем падая до 8,27 к 75-му году. Отсюда становится очевидным, что наиболее достоверно показатели возрастного тренда в изменчивости слоев роста определяются у самых старых особей при анализе наиболее длинных рядов замеров, включающих годовые слои целого числа крупных ритмов роста.

Введение модульного коэффициента в выражение (I) дает уравнение с одновременной оценкой возрастных и межгодовых изменений темпов роста:

$$L_t = M_t L_0 e^{-kt} \quad (4)$$

где M_t - модульный коэффициент для хронологического периода t . При ритмичном его изменении

$$M_t = a + b \sin \alpha + c \cos \alpha \quad (5)$$

с $\alpha = 360(t_n - t_1)/r$, где a, b, c - коэффициенты; t_n - год определяемого модульного коэффициента M_t ; t_1 - первый год в изучаемом хронологическом интервале; r - период колебаний темпов роста. Для *Crenomytilus grayanus* из бухты Лазурная изменчивость годовых приростов, начиная с 1941 г., по уравнениям (4) и (5) описывается зависимостью

$$L_t = (10,9 + 1,8 \sin \alpha + 1,8 \cos \alpha) e^{-0,12t}$$

при $x = 24 [г. \sim 1941)$. Хотя для моллюсков, начавших расти в разные годы, коэффициент замедлений темпов роста k принят одним и тем же, кривые их роста оказались различными. Самыми крупными среди одновозрастных особей являются моллюски, начавшие расти в 1941 и 1956 гг. (фазы увеличения модульных коэффициентов). Следовательно, многолетние колебания темпов роста объясняют значительную часть вариаций индивидуальных кривых роста моллюсков, выросших в одном месте.

Соотношения между индивидуальными и групповыми показателями роста. В расчетах популяционных характеристик роста обычно используют средние размеры одновозрастных особей, полученные для каждого поколения, разных поколений и одновременно собранных животных. При отсутствии многолетних ритмов прироста каждой особи определяются их возрастом, поэтому параметры уравнений роста, рассчитанных по трем группам исходных размеров, практически равны. В условиях межгодовых колебаний приростов соотношения индивидуальных и групповых характеристик роста становятся иными.

На примере исследований *Glycymeris yessoensis* из залива Восток Японского моря показано, что увеличение окорости роста в определенные годы (1969 и 1973) вызывает смещение точки перегиба S - образной кривой линейного роста у моллюсков разных поколений (от 3-го до 6-го года жизни) и соответствующие различия коэффициентов в уравнениях роста. Наибольшие колебания групповых параметров роста свойственны младшим возрастным группам. Для 4-6-летних моллюсков некоторых поколений коэффициенты L_n и k уравнения (2) оказались даже отрицательными. С увеличением числа анализируемых возрастных классов различия между уравнениями роста для животных разных поколений уменьшаются.

Влияние многолетних ритмов роста частично устраняется расчетами уравнений по средним размерам одновозрастных особей разных поколений либо по размерам, достигнутым моллюсками популяции к определенному времени. Получаемые коэффициенты, как и в уравнениях для наиболее старых моллюсков, приближаются к характеристикам возрастных особенностей роста, не зависящим от межгодовых колебаний условий среды, хотя такие расчетные кривые не имеют аналогов среди индивидуальных кривых роста.

25

У моллюсков с большой продолжительностью жизни источником различий между индивидуальными и групповыми показателями роста служат также возрастные изменения морфологии раковины. Типичные проявления таких различий имеют *Crenomytilus grayanus*. Соотношение высоты раковины и возраста для мидий залива Восток Японского моря описывается уравнением

$$L_t = 141,7(1 - e^{-0,0687t}).$$

Оно достаточно точно характеризует анализируемую зависимость, но не отражает свойственные этому виду окантовочные: * уменьшения линейных приростов на поздней стадии роста. С учетом возрастных изменений морфологии раковины рост мидий целесообразно описать двумя функциями - для моллюсков моложе и старше 36 лет (средний возраст перехода к поздней стадии):

$$\begin{aligned} L_{t(<36)} &= 141,2(1 - e^{-0,081t}), \\ L_{t(>36)} &= 137,7(1 - e^{-0,547t}). \end{aligned}$$

Таким образом, учет многолетних ритмов роста и возрастных изменений морфологии раковины дает более точные характеристики роста, необходимые в решении теоретических проблем роста и в прикладных исследованиях морских моллюсков.

7. ОЦЕНКА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ МОЛЛЮСКОВ

Оценка продолжительности жизни особи сводится к выбору соответствующего метода определения индивидуального вклада. В применении к группе животных определения продолжительности жизни овязаны с проблемой экстраполяции результатов, полученных по выборке животных, на всю популяцию.

Если под продолжительностью жизни в популяции понимать предельный возраст, который достигается хотя бы одной особью, то более всего определяемой величине соответствует значение максимального возраста исследованных моллюсков. Однако такая оценка продолжительности жизни зависит от размера выборки, поскольку с увеличением числа изученных особей растет вероятность встречи моллюсков-долгожителей.

Другим показателем продолжительности жизни служит возраст наиболее крутой особи, вычисленный из уравнения роста

(Заика, 1972; Кракатида, 1976; Кафанов, 1978, и др.). При таком подходе о увеличении объема изученного материала повышается вероятность встречи животного, размеры которого превышают теоретически предельные, а определения возраста таких особей по уравнениям роста невозможны. Оценка продолжительности жизни как возраста, в котором животные достигают длины, составляющей 95% предельной (Taylor, 1959, 1960; Винберг, 1966), не имеет явной зависимости от размера выборки, но достигается ли расчетный возраст в популяции - остается неизвестным.

Одним из способов выявления реальности доживания моллюсков до вычисленного возраста является использование сведений о возрастной структуре или смертности животных. Мерой продолжительности жизни при этом может быть возраст животных, количество которых в данной и последующих возрастных группах составляет определенную долю от общей численности популяции. Для простейшей модели возрастной структуры с экспоненциальным уменьшением численности возрастных классов такой возраст t_p определяется выражением

$$t_p = z - \ln P / d,$$

где z - возраст животных младшей возрастной группы в изучаемой выборке или популяции, P - заданная частота встречаемости, d - коэффициент смертности. Средний возраст животных в такой популяции определяется уравнением

$$\bar{z} = z - 1/d.$$

Аналогичные расчеты продолжительности жизни могут быть сделаны и для иных моделей возрастной структуры, за исключением тех, в которых показатель предельного возраста введен заранее (например, Заика, 1972; Телека, 1977). Частотам встречаемости удобно придавать значения, равные принятым уровням значимости (0,05 - 0,01 - 0,001).

Вероятностная оценка продолжительности жизни соответствует максимальному возрасту в большинстве из 17 рассмотренных популяций двустворчатых моллюсков при $P = 0,01$. Такая частота встречаемости соответствует объему выборок в 100 - 300 экземпляров, обычному при изучении роста моллюсков. Лишь у *Crenomytilus grayanus* максимальный возраст в 150 лет

превышает рассчитанный для более низкого уровня встречаемости ($t_{0,001} = 129,1$), но такие старые особи обнаружены в результате изучения более 1000 мидий. Близкое максимальному возрасту в 20 лет значение $t_{0,1}$, равное 18,7 годам, получено для *Pecten maximus*. У этого моллюска возрастная структура? была определена (Gruffydd, 1974) также по весьма представительной выборке в 3342 особи. Сочетание сведений о максимальном возрасте моллюсков с расчетными данными по заданным частотам встречаемости, по-видимому, является наиболее оптимальным вариантом оценки продолжительности жизни как интегрального показателя их генетических, экологических и эволюционных факторов их развития. Такой подход может быть применен также к популяциям других животных.

Специальными сборами моллюсков-долгожителей определен максимальный возраст у 48 видов двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей. Наибольшая продолжительность жизни - до 150 ЛЕТ - обнаружена у *Crenomytilus grayanus* из бухты Витязь. Высокий возраст этих мидий установлен и в других районах Японского моря: 95 лет в бухте Лазурной, 108 лет в заливе Восток. Максимальный возраст более 30 лет имеют *Mytilus coruscus* - 39, *Modiolus modiolus* - 61, *M. difficilis* - 43, *Glycymeris yeseoensis* - 64, *Anadara broughtoni* - 46, *Cyclocardia orebriostata* - 58, *Oallista brevisiphonata* - 76, *Meroenaria etimpsoni* - 40, *Spisula voji* - 52, *S. sachalinensis* - 55, *Peronidia zyonoensis* - 40, *P. venulosa* - 31, *Mya japonica* - 42, *Kuttalia keonis* - 40.

Такая высокая продолжительность жизни не отмечалась у большинства ранее изученных двустворчатых МОЛЛЮСКОВ других районов, но ее вряд ли можно считать специфичной только для обитателей Японского и Охотского морей. Она скорее является результатом специальных поисков долгоживущих особей и применения структурных методов определений возраста, обладающих более высокой "разрешающей способностью". Значения максимального возраста моллюсков выше 50 лет получены другими исследователями (Thompson et al., 1980; Bhaul, Goodwin, 1982, и др.) также анализом внутреннего строения раковин.

8. НЕКОТОРЫЕ ВОЗРАСТНЫЕ АСПЕКТЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОГЕОХИМИИ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ

Сочетание высокой продолжительности жизни с отчетливыми скульптурными и отруктурными возрастными метками у ряда видов морских двустворчатых моллюсков позволяет изучать многие возрастные аспекты их биологии.

Возрастные изменения энергетического обмена изучены у **Crenomytilus grayanus** из залива Вооток Японского моря при температуре 6°C (Золотарев, Рябушко, 1977). В опытах использованы 54 мидии с массой от 0,014 до 514 г и возрастом от 0,5 до 104 лет. Потребление кислорода измеряли в замкнутых респирометрах и шприцевой модификацией микрометода Винклера (Пропп и др., 1975). Срок экспозиции животных в оосудах составил 10 часов.

Зависимость между скоростью потребления кислорода Q и массой сухих тканей W_d описана выражением

$$Q = 0,077 W_d^{0,792} \quad (6)$$

Отклонения измеренных значений скорости дыхания от расчетных достигают 65%. При этом средний возраст животных с энергетическим обменом выше определяемого уравнением (6) составляет 42 года, а ниже – 66 лет. Особый интерес представляют различия обмена у особей с близкими размерами, но разного возраста. В группе мидий с массой сухих тканей 10–14,5 г скорость потребления кислорода меняется от 0,77–1,15 мл/ч у животных в возрасте 18–22 года до 0,29–0,52 мл/ч у особей, которые прожили 62 года и 76 лет. У моллюсков с массой 16,5–23,0 г потребление кислорода падает с 1,68 до 0,31 мл/ч при увеличении возраста от 44 до 104 лет.

Полученные данные показывают, что энергетический обмен мидий определяется не только массой, но и возрастом – среди моллюсков одного размера потребление кислорода выше у более молодых особей. Связь скорости дыхания v , массы сухих тканей W_d и возраста t выражается уравнением множественной регрессии

$$Q = 0,0298 W_d^{1,096} (1 - e^{-0,052 t})^{-0,609}$$

Возрастные изменения химического состава биогенных карбонатов изучены путем анализа содержаний элементов-примесей в годовых слоях роста раковин моллюсков. В биогенном кальците наружной части раковин **Cronomytilus grayanus** количество **Mg** снижается с 0,08 до 0,04% при уменьшении ширины годовых слоев от 63 до 1 мм ($r = 0,91$), а содержание **иг** при этом уменьшается с 0,16 до 0,026%, **Mn** – с 0,0021 до 0,00084% ($r = 0,94$). У моллюсков с арагонитовыми раковинами (**Pectenidia zyanoensis**, **Nuttalia ezonis**, **Cyclocardia crebricostata** и др.) зависимость содержания отдельных химических элементов от величины годового прироста, как правило, обратная. Это означает, что при замедлении темпов кальцификации, как и при уменьшении температуры среды, образуются более стабильные формы карбоната кальция. В арагонитовых раковинах это достигается повышением концентрации **иг**, а в биогенном кальците – уменьшением содержаний элементов-примесей.

Ранние диагенетические изменения раковин. В субфоссильных раковинах морских моллюсков прижизненные зависимости химического состава от годовых приростов нарушаются, средние содержания элементов-примесей становятся близкими. Наибольшие преобразования состава происходят в раковинах, которые после отмирания моллюсков остаются на поверхности дна. В результате взаимодействия биогенного арагонита с морской водой содержания **Na**, **Fe** и **Mg** в таких створках становятся более чем в два раза выше, чем у живых моллюсков. Количество **8г** в субфоссильных раковинах также возрастает, но в меньшей мере. Ранние изменения химического состава начинаются еще при жизни моллюска. Оки вызывают увеличение содержаний микроэлементов в карбонате кальция первых годовых приростов, которые находились в более продолжительном контакте с морской водой, чем последующие.

Таким образом, анализ распределения элементов-примесей в годовых слоях роста раковин живых моллюсков и субфоссильных отворков дает возможность оценки направления и интенсивности преобразований химического состава раковин. Такой подход позволяет выявить самые ранние стадии диагенеза, когда содержания элементов в ископаемых или субфоссильных раковинах не выходят за пределы их содержаний в современных скелетах.

Склерохронология и изотопно-кислородная термометрия.
Исследования изотопного состава кислорода в биогенных карбонатах оказались полезными при выделении годовых слоев роста, в определениях периодичности образования возрастных меток. В свою очередь, применение методов склерохронологии для изучения соотношений слоев роста способствует более аргументированной интерпретации изотопного состава раковин. Анализ ширины годовых приростов и размеров проб, отобранных в их пределах, дает представления о возможных отклонениях определяемых температур роста от реальных минимальных или максимальных значений, помогает выявлению причин межгодовых изменений температур роста. По изотопному составу кислорода в участках раковины с наибольшими суточными приростами оцениваются оптимальные температуры роста. Анализ морфологии годовых слоев помогает в выборе косвенных методов оценки этой характеристики роста.

Определение оптимальных условий роста моллюсков. Выделив по морфологическим и структурным образованиям раковины слои роста с известными темпами наращивания и установив в этих участках соотношения изотопов кислорода либо других элементов-индикаторов температуры или солености воды, можно получить данные о диапазоне условий среды, наиболее благоприятных для роста животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что у морских моллюсков в периодических изменениях морфологии, структуры и химического состава раковин достаточно надежно отражается возраст животных. Однако ни один из современных методов определения возраста не является универсальным, в равной мере применимым к моллюскам, которые различаются стадиями онтогенеза, структурными особенностями раковины, широтным или вертикальным распределением. Наиболее перспективными для определения возраста оказались структурные образования раковины. В отличие от морфологических периодических элементов они отчетливы у самых старых особей, хотя встречаются у меньшего

числа видов и приурочены к определенным структурам раковины.

Применение структурных методов определений возраста, анализ возрастной и экологической изменчивости годовых приростов позволили установить некоторые закономерности роста морских моллюсков, ранее не известные. Наиболее существенный результат этих исследований – выявление многолетних ритмов роста и обоснование выделения у двустворчатых моллюсков поздней стадии роста. Структурные методы выделения годовых приростов позволили также установить у морских моллюсков возрастные изменения энергетического обмена и химического состава биогенных карбонатов, показать необходимость применения методов склерохронологии в изотопно-кислородной термометрии, предложить новый способ выбора мест для выращивания морских моллюсков. Все это обосновывает возможность и необходимость широкого внедрения методов склерохронологии не **ТОЛЬКО** для изучения биологии моллюсков, но и для решения многих проблем зоологии, гидробиологии, физиологии, биогеохимии и других научных направлений при использовании моллюсков в качестве экспериментальных объектов.

ВЫВОДЫ

1. Существуют два относительно независимых механизма формирования ежегодных скульптурных и структурных элементов раковины. Один из них связан с периодическими изменениями скорости роста моллюсков и ответственен за образование наружных колец роста, линий и зон роста раковины. Другой связан с колебаниями температуры среды и вызывает появление периодических утолщений наружного слоя створок, сезонные изменения в распределении микроэлементов и стабильных изотопов кислорода.

2. Возрастные элементы, выделяемые при анализе внутреннего строения раковин, приурочены к определенным структурам. Ежегодные линии и зоны роста наружного слоя проявляются при перекрешенно-пластинчатом, сложно-призматическом, призматическом и гомогенном сложении. Во внутреннем слое наиболее благоприятны для их формирования сложная перекрешенно-пластинчатая и перламутровая структуры. Сезонные утолщения наружного слоя характерны для трехслойных раковин и не зависят от

их минералогического состава. Наиболее отчетливы ежегодные зубцы и уступы на границе между наружным призматическим, сложно-призматическим или гомогенным слоем и -средним с перекрещенно-пластинчатой либо перламутровой структурами.

3. Контрастность морфологических возрастных элементов уменьшается в онтогенезе моллюска, а структурных - увеличивается. Структурные хронологические элементы выявляются у самых старых особей при годовых приростах менее 1 мм.

4. Наиболее перспективны для анализа периодичности формирования возрастных элементов метод синхронизации кривых скорости роста раковин и изотопно-кислородная термометрия. Они позволяют изучать закономерности формирования слоев роста у моллюсков, выросших в естественных условиях и не травмированных пересадкой или маркировкой.

5. В изменчивости годовых приростов выделяются многолетние ритмы с периодами от 2-3 до 50-70 лет. Колебания темпов роста различаются по периодичности и амплитуде у моллюсков разных видов, но синхронны у особей одного вида. Причиной их служат межгодовые изменения температуры и солености водных масс.

6. Многолетние ритмы роста вызывают изменчивость показателей возрастного тренда в зависимости от возраста изучаемых моллюсков, принадлежности к разным поколениям. Наиболее достоверны показатели возрастных замедлений скорости роста при исследованиях самых старых особей и включении в анализ целого числа самых крупных ритмов роста.

7. Многолетние ритмы роста служат источником различий между уравнениями роста, рассчитанными для группы особей по разным исходным данным. Наиболее далеки от показателей роста отдельных особей коэффициенты уравнений, основанных на средних размерах, которые были достигнуты моллюсками к определенному времени. Уравнения, установленные по средним размерам одновозрастных особей разных поколений характеризуют возрастные замедления темпов роста, не зависящие от межгодовых колебаний условий среды.

8. У морских двустворчатых моллюсков выделяется поздняя стадия роста. Переход к ней сопровождается перестройкой морфо-физиологической организации моллюска и происходит в определенном для каждого района диапазоне критических размеров

и возраста моллюсков при резких замедлениях темпов роста. Последние одновременны у моллюсков одного вида в пределах биотопа, связаны с многолетними ритмами роста и служат причиной установленной хронологической дискретности перехода к поздней стадии роста и его оинхрошности.

9. Переход к поздней стадии роста нарушает монотонность функции, которая описывает изменение размеров раковины в зависимости от возраста моллюска, поэтому для характеристики линейного роста на поздней стадии развития требуется введение в соответствующие уравнения новых коэффициентов либо применение иных функций.

10. Продолжительность жизни у половины изученных моллюсков Японского и Охотского морей превышает 20 лет, а у некоторых видов максимальный возраст выше 50 лет. Сочетание большой продолжительности жизни с наличием отчетливых морфологических и структурных возрастных меток позволяет исследовать у ряда морских двустворчатых моллюсков многие возрастные аспекты их биологии.

11. Энергетический обмен двустворчатых моллюсков определяется не только массой, но и возрастом животных. У мидий Японского моря с равной массой окороот потребление кислорода выше у более молодых особей.

12. Содержание микроэлементов в раковинах моллюсков меняется в зависимости от величины годового прироста. Ранние изменения химического состава раковин начинаются еще при жизни моллюска, происходят в результате взаимодействия биогенного карбоната с морской водой и направлены на выравнивание содержания микроэлементов в пределах раковины.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТИПЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. В.Н.Золотарев. О различиях оптимальных температур роста скелетных образований некоторых видов двустворчатых моллюсков. - В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения: Автореф. докл. Л., 1971, с. 32-33.
2. В.Н.Золотарев. О температурных различиях роста карбонатного скелета некоторых видов двустворчатых и головоногих моллюсков. - Научн. общ. Института биол. моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 94-97.

3. В.Н.Золотарев. Прогнозирование темпов роста морских моллюсков. - В кн.: Теория и методы прогноза изменений географической среды. Иркутск, 1973, вып. I, ч. I, с. 108-109.
4. В.Н.Золотарев. Магний и стронций в кальците раковин некоторых современных двустворчатых моллюсков. - Геохимия, 1974, » 3, О. 463-471.
5. В.Н.Золотарев. Определение возраста и темпов роста **МИДИЙ** Граяна **Crenomytilus grayanus (Dunker)** ПО структуре раковин. - Докл. АН СССР, 1974, т. 216, № 5, о. II95-II97.
6. В.Н.Золотарев. Многолетние ритмы роста раковин мидии Граяна. - Экология, 1974, № 3, с. 76-80.
- 7. Е.В.Краснов, В.Н.Золотарев, Л.А.Позднякова, В.С.Алексеевцева, А.В.Игнатъев, В.Е.Шейгуо. Кальций-магниеые и изотопно-кислородные отношения в раковинах гребешков как индикаторы температурных условий их обитания. - В кн.: Биология морских молгэсков и иглокожих. Владивосток, 1974, о. 88-91.
8. В.Н.Золотарев. Многолетние ритмы роста морских двустворчатых моллюсков. Там же, о. 55-57.
9. **E.V.Krasnov, V.ff.Zolotarev, X.A.Posdniakova, V.S.Alexeevtseva, A.V.Ignatiev, V.E.Sheigus. Calcium-magnesium and isotope-oxygen ratios in Peoten shells as indicators of environmental temperature. - In: The Biology of Marine Molluscs and Echinoderms: Materials of Soviet-Japanese Symposium. Vladivostok, 1974, p. 32.**
10. **V.N.Zolotarev. Marine bivalve molluscs: Growth rhythms of long standing. - Ibid., p. 66.**
11. В.Н.Золотарев, Е.В.КраоНОВ. О периодичности роста скелетных образований современных и ископаемых беспозвоночных. - Палеонтол. журн., 1974, * 3, о. 134-136.
12. В.Н.Золотарев, А.В.Жирмунский, Е.В.Краснов, Д.П.Найдин, Р.В.Тейо. Изотопный состав кислорода и температуры роста раковин современных и ископаемых двустворчатых моллюсков. Курн. общей биол., 1974, » 5, с. 792-797.
13. В.Н.Золотарев. Изучение закономерностей роста морских моллюсков по структурам и вещественному составу их раковин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Владивосток, 1974. - 23 с.
14. В.Н.Золотарев. Распределение стронция и магния в арагонитовых раковинах морских двустворчатых моллюсков. -

В кн.: Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюзн. конф., Владивосток, 1975, с. 58-59.

15. В.Н.Золотарев. Изменения химического состава раковин моллюсков при взаимодействии с морской водой. - Тез. докл. Медд. симп. "Взаимодействие между водой и живым веществом". Одесса, 1975, сессия I I, с. 8-9.

V.N.Zolotarev. Changes in chemical composition of molluscs shells due to their interaction with sea water. - In: Abstr. of Papers for Internet. Symp. "Interaction between water and living matter". Odessa, 1975, ses. XI, p. 9-10.

16. Е.В.Краснов, В.Н.Золотарев, А.В.Игнатъев, Л.А.Позднякова, А.В.Силина, В.Е.Шейгуо, С.В.Явнов. Применение физических и химических методов при изучении роста морских моллюсков. - В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Л., 1975, о. 222-224.

E.V.Krasnov, V.N.Zolotarev, A.V.Xgnatiev, L.A.Pozdnikova, A.V.Silina, V.E.Sheigus, S.V.Tavnov. Physical and ohemical methods for studying growth of marine molluscs. - Melacol. Review, 1978, v. 11, p. 153-15^.

17. В.Н.Золотарев. Строение раковин моллюсков и палеотемпературный анализ. - В кн.: Палеобиология дон.ых беспозвоночных прибрежных зон моря. Владивосток, 1975, о. II4-I40.

18. В.Н.Золотарев. Ранние диагенетичеокие изменения химического состава раковин морских моллюсков. - Литология и полезные ископаемые, 1976, Л 3, О. 20-29.

19. В.Н.Золотарев. Перспективы изучения возрастных аспектов биологии моллюсков. - В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 81-84.

20. В.Н.Золотарев. Строение раковин двустворчатых моллюсков залива Восток Японского моря. - В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976, о. 99-121.

21. В.Н.Золотарев, А.В.Игнатъев. Сезонные изменения толщины основных слоев и температуры роста раковин морских моллюсков. - Биол. моря, 1977, № 5, о. 40-47.

22. А.В.Жирмунский, Е.В.Краснов, В.Н.Золотарев. Изучение температур роста гребешков изотопно-кислородным методом. - **Ini Proc. 2nd Soviet-Japan Joint Symp. Aquacultjure. Tokai Univ., 1977, p. 151-163-**

23. В.Н.Золотарев; В.И.Рябушко. Возрастные изменения энергетического обмена у мидий **Crenomytilus grayanus**. - Журн. общей биол., 1977, т. 38, № 6, с. 923-928.

24. В.Н.Золотарев. Внутривековая изменчивость скорости роста морских моллюсков. - В кн.: П Всесоюзная конференция по биологии шельфа: Тез. докл. Киев, 1978, ч. I, с. 41-42.

25. В.Н.Золотарев. Годовые метки у двустворчатых моллюсков Тихого океана. - В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Морская биология. Биология шельфов: Тез. докл. М., 1979, с. 120-121.

V.N.Zolotarev. Annual marks in shell of Pacific bivalves. - In: XIV Pacific boience Congress. Marine Biology. Biology of Shelf: Abstr. of Papers. Moscow, 1979, p.150-151.

26. В.Н.Золотарев, Н.И.Селин. Использование возрастных меток раковин для изучения роста мидии Грайана. - Биология моря, 1979, » I, с. 77-79.

27. В.Н.Золотарев. Исследования индивидуального роста морских двустворчатых моллюсков. - В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979, с. 93-95.

28. В.Н.Золотарев, Д.М.Поляков, Н.А.Синьков. Сравнение химического состава раковин некоторых современных и субфоо- сильных моллюсков. - В кн.: Палеобиогеохимия морских беспозвоночных. Новосибирск, 1980, с. 61-72.

29. В.Н.Золотарев. О некоторых принципах интерпретации температур роста, установленных изотопно-кислородным методом, у морских моллюсков. - Биология моря, 1980, * 4, с. 82-66.

30. В.Н.Золотарев. Продолжительность жизни двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей. - Биология моря, 1980, J* 6, с. 3-12.

'31. В.Н.Золотарев. Годовые метки у двустворчатых моллюсков Тихого океана. - В кн.: Генетика и размножение морских животных: Материалы XIV Тихоокеанского научного конгресса. Владивосток, 1981, 0. 146-150.

32. В.Н.Золотарев. Оценка продолжительности жизни в популяциях двустворчатых моллюсков. - Журн. общей биол., 1982, т. 43, * 2, с. 249-260.

33. В.Н.Золотарев. Хронология поздних стадий роста у морских моллюсков. - В кн.: Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй всесоюзн. конф. по морской биол. Владивосток, 1982, ч. I, с. 138-139.

34. В.Н.Золотарев. Экологические критерии многолетних ритмов роста у морских животных. - В кн.: П Всесоюзный съезд океанологов: Тезисы докладов. Севастополь, 1982, вып. 6, с. 98-100.

35. В.Н.Золотарев. Вероятностная оценка продолжительности жизни в популяциях животных. - В кн.: Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Калининград, 1982, с. 100-102.