

## Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae)

Н.В. Максимова, Т.Я. Ситникова, И.Б. Мизандронцев

Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск 664033, Россия.  
e-mail: max@lin.irk.ru

**РЕЗЮМЕ:** Исследованы закономерности изменений размеров раковины и массы байкальской гастроподы *Maackia herderiana* (Caenogastropoda: Baicaliidae) в процессе роста. Показано, что улитки растут на протяжении всей жизни. Рост их раковины неравномерен и зависит от возраста и сезона года. Динамика роста массы моллюска  $M$  описывается единым уравнением  $dM/dt = \alpha(t) \cdot M$ , где коэффициент скорости роста  $\alpha$  является функцией времени  $t$ . По сравнению с другими изученными пресноводными моллюсками, у вида *M. herderiana* начальная стадия роста массы более длительная и составляет половину продолжительности его жизни. Наибольшие показатели удельной скорости роста приходятся на начало жизни, абсолютной — на период полового созревания. Рост раковины и тела происходит несинхронно. В периоды интенсивного роста раковины масса тела увеличивается медленно, а после приостановки роста раковины идет быстрое нарастание массы тела. С возрастом значительно увеличивается доля массы тела моллюска: от 4% у вышедшей из кладок молодежи до 30% у взрослых особей, последнее значение вдвое меньше, чем у других палеарктических пресноводных моллюсков. В первые три года жизни рост раковины в высоту происходит быстрее, чем в ширину, что ведет к изменению ее пропорций. Выявлены разные темпы увеличения линейных размеров раковины и массы улиток в процессе роста.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** рост, моллюски.

## The growth of endemic Baikalian snail *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae)

N.V. Maximova, T.Ya. Sitnikova, I.B. Mizandrontsev

Limnological Institute SB RAS, Ulan-Batorskaya 3, Irkutsk 664033, Russia.  
e-mail: max@lin.irk.ru

**ABSTRACT:** The characteristics of growth as estimated with shell size and body mass changes in endemic Baikalian snail *Maackia herderiana* (Caenogastropoda: Baicaliidae) have been studied. It was shown that the snails grow during all their life. The growth rate of shell is not constant and depends on season and age. Body mass of the snail changes according to an equation:  $dM/dt = \alpha(t) \cdot M$ , where coefficient  $\alpha$  depends on time  $t$ . Compared to other freshwater mollusks, the initial stage of mass growth in *M. herderiana* is much longer and takes up to half of the life span. The specific growth rate is the highest during the initial stages of development, with absolute growth rate higher during the maturation period. During the period of fast shell growth, increase in body

mass is slow, but becomes rapid following the cessation of fast shell growth. The relative weight of soft body parts increases significantly with age: from 4% of the total weight in newly-hatched spat to about 30% in mature snails, which is approximately twice as low as in other palaeartic mollusks. During the first three years of life, shell length increases faster than width. Coefficients of allometric equation are not constant and with variable rates of increase in shell height and body mass.

KEYWORDS: growth, snails.

## Введение

Одним из основных свойств живых организмов является способность к росту. Важность изучения особенностей индивидуального роста животных показана во многих работах (Шмальгаузен, 1935; Алпатов, 1935; Винберг, 1968; Алимов, 1989 и др.). Особое место в исследованиях занимает поиск закономерностей, определяющих сам процесс роста. Ряд авторов (Шмальгаузен, 1935; Винберг, 1968; Алимов, 1989; Grist, Jackson, 2004; Semmens et al., 2004; Arkhipkin, Roa-Ureta, 2005) выделяют три основных типа роста животных: экспоненциальный, параболический и асимптотический. Названия типов роста определяются видом функций, с помощью которых могут быть описаны эмпирические данные. Подробный анализ уравнений роста приведен в работе М.В. Миной и Г.А. Клевезаль (1976). По мнению вышеупомянутых авторов, к основным показателям, наиболее точно характеризующим процесс роста особи, относятся его удельная и абсолютная скорости. Каждому из выделенных типов роста свойственна определенная динамика скоростей (Шмальгаузен, 1935; Винберг, 1968). Большинство из вышеперечисленных авторов отмечает, что описать рост организма в течение всей жизни одним уравнением очень трудно, чаще всего на разных этапах развития особи наблюдаются разные типы роста. В настоящее время для описания роста животных на протяжении всей жизни широко используется уравнение Бергаланфи. В частности, данное уравнение успешно применяется для анализа роста многих двусторчатых (Haukioja, Nakala, 1979;

Hayashi, 1980; Richardson et al., 1980; Алимов, 1981; Болтачева, Мазлумян, 2001; Боруля, Брегман, 2002; Селин, Латыпов, 2006) и некоторых брюхоногих моллюсков (Hughes, 1980; Roberts, Hughes, 1980; Phillips, 1981; Аракелова, Алимов, 1981; Drake, Arias, 1995; Аракелова, 1999; Боруля, Брегман, 2002).

На каменистой литорали Южного Байкала важную роль в зообентосе играют брюхоногие моллюски, среди которых доминирующим видом является *M. herderiana* (Кожов, 1936; Гаврилов, 1950). Изучение динамики роста этих бентосных организмов, обитающих на литорали, подверженной постоянному влиянию вод открытого озера, представляет несомненный интерес. О росте байкальских беспозвоночных животных, в том числе гастропод, почти ничего не известно. Сведения о росте представителей эндемичного семейства Baicaliidae, и в частности, *M. herderiana*, ограничиваются данными, представленными в одной работе (Roepstorff, Sitnikova, 2006). Авторы провели натурный эксперимент по выращиванию вышедшей из кладок молодежи *M. herderiana* и показали, что за 1 год наблюдений раковина улиток выросла в среднем на 1 мм в высоту и на 1 оборот. Высота раковины взрослых особей этого вида не превышает 9 мм при 6,5 оборотах (Кожов, 1936). Ранее нами было показано, что максимальная продолжительность жизни вида *M. herderiana* составляет 8 лет, а наступление половой зрелости приходится на 4 года (Maximova, Sitnikova, 2006).

Цель настоящей работы — установить закономерности увеличения размеров раковины и массы улитки *M. herderiana* в процессе роста.

## Материал и методы

Рост линейных размеров раковины моллюсков исследовали *in vitro*. Материал для эксперимента был собран при участии аквалангистов на литорали у мыса Березовый (северное побережье Южного Байкала) на глубине 3–4 м в октябре 2002 г. Мечение улиток не представлялось возможным из-за наличия скульптуры в виде поперечных ребер и небольших размеров даже взрослых особей, поэтому исследовали групповой рост моллюсков. На основании проведенных ранее исследований (Maximova, Sitnikova, 2006; Roesdorf, Sitnikova, 2006) было выделено 6 размерно-возрастных групп (Табл. 1). В отдельные для каждой группы аквариумы с байкальской водой и каменистым грунтом поместили по 60 экземпляров так, чтобы плотность моллюсков соответствовала средней природной — около 880 экз. м<sup>-2</sup>. Аквариумы содержали в холодильных камерах в течение 19 месяцев при температуре от 6°C до 10°C и естественном освещении. Воду в аквариумах постоянно аэрировали и полностью заменяли свежей через 2–3 недели. В качестве пищи для моллюсков использовали живой и замороженный байкальский фитопланктон, а также культуры цианобактерий. Тем самым эксперимент постарались провести в условиях, максимально приближенных к естественным, чтобы исключить возможное влияние на рост улиток какого-либо одного из факторов среды (Мина, Клевезаль, 1976).

Стандартные измерения раковины всех улиток (от 360 экземпляров в начале эксперимента до 48 в конце) производили ежемесячно под стереоскопическим микроскопом МБС-10 с точностью до 0,1 мм. Относительная ошибка измерений составила не более ±2 %. Рост раковины в высоту для каждой размерной группы описали с помощью экспоненциального уравнения, применяемого для анализа различных стадий роста некоторых животных (Шмальгаузен, 1935; Вин-

берг, 1968; Алимов, 1989; Semmens et al., 2004; Grist, Jackson, 2004):

$$H_i(t)_{\text{мм}} = a_i \cdot \exp(b_i \cdot t), \quad (1)$$

где  $a$  — параметр, имеющий размерность длины (мм), коэффициент  $b$  — размерность обратного времени (месяц<sup>-1</sup>),  $i$  — порядковый номер группы,  $t$  — время (месяц).

Для изучения закономерностей увеличения массы гастропод использован материал, дополнительно собранный в ноябре 2002 г. и июле 2004 г. в том же самом месте с той же глубины, что и для экспериментальных работ. Для анализа были отобраны только те особи, возраст которых можно было точно определить с учетом аквариумного эксперимента, исходя из ежегодных линий приостановок роста и величины последнего прироста раковины. Проанализировано 163 экземпляра разного возраста. Особи целиком, затем отдельно их раковина и мягкое тело были взвешены на электронных весах с точностью до 0,01 мг. Следует отметить, что перед взвешиванием материал не фиксировали, а только обсушивали фильтровальной бумагой, что позволило оценить прижизненную массу моллюсков. Для расчета соотношения между линейным размером растущего животного и его массой использовали уравнение простой аллометрии (Арабина, Гаврилов, 1967; Винберг, 1971; Левина, 1972; Алимов, Голиков, 1974):

$$M = A \cdot L^B, \quad (2)$$

где  $M$  — сырая масса животного,  $L$  — длина тела,  $A$  и  $B$  — коэффициенты. В логарифмических координатах уравнение (2) представляет собой линейную функцию:

$$\ln M = \ln A + B \cdot \ln L \quad (3)$$

Результаты измерений обработаны с помощью пакетов программ Excel 2000 и Statistica 6.0 для Windows. Поскольку кривые роста *M. herderiana* заметно отличаются от соответствующих кривых, приведенных в печати для двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Алимов, 1981; Араkelова, Алимов, 1981), при количественном описании динамики роста использованы авторские нестандартные программы.

Таблица 1. Высота (H), ширина (W), число оборотов (wn) раковины *M. herderiana* и количество линий ежегодной приостановки роста (n) (данные приведены для 60 экземпляров каждой размерной группы)

Table 1. Height (H), width (W), number of whorls (wn) of *M. herderiana* shell and number of lines annual growth interruption (n) (the data are provided for 60 specimens of each size group)

Размерная группа Size group	H, мм сред. зн. ± SE (min — max)	W, мм сред. зн. ± SE (min — max)	wn сред. зн. ± SE (min — max)	n
I	1,71±0,02 (1,3–2,0)	1,25±0,02 (1,0–1,5)	3,08±0,02 (2,75–3,25)	0
II	2,68±0,02 (2,3–3,0)	1,77±0,02 (1,3–2,1)	3,82±0,02 (3,5–4,15)	1
III	3,66±0,02 (3,4–4,1)	2,26±0,02 (2,0–2,5)	4,46±0,02 (4,25–4,75)	2
IV	4,61±0,04 (4,2–5,1)	2,79±0,03 (2,5–3,2)	4,41±0,06 (3,6–5,1)	2–3
V	5,79±0,04 (5,2–6,2)	3,47±0,02 (3,1–3,7)	5,39±0,08 (4,25–6,25)	3–4
VI	6,81±0,03 (6,5–7,6)	4,07±0,03 (3,5–4,8)	4,58±0,06 (3,5–5,5)	4–8

SE — стандартная ошибка среднего значения, в скобках приведены предельные значения соответствующих параметров.

SE — standard error for mean value, maximal values of corresponding parameters are given in brackets.

## Результаты

### Рост линейных размеров раковины

Результаты измерений высоты раковины в ходе ее роста представлены на круговой диаграмме (Рис. 1). Выявлено, что с октября 2002 года по февраль следующего года улитки не росли. За зимние месяцы у моллюсков каждой из групп появилось по одной линии приостановки роста, которая стала заметной в марте-апреле, благодаря появлению более светлого участка нового прироста раковины. Начиная с марта, рост раковины отмечен у всех размерных групп, к июню моллюски I–IV групп достигли средних размеров высоты раковины улиток последующих групп (например, I группа достигла размеров II, II — размеров III и т.д.). Особи V группы к этому моменту доросли только до минимальных размеров VI группы. После весеннего увеличения раковины отмечена остановка рос-

та у улиток всех групп. Ее длительность составила 1 месяц у изначальных III–V групп и 2 месяца у I–II групп. С июля по август в каждой из исходных III–VI групп выявлен максимальный прирост раковины в высоту за весь период исследований. После такого значительного нарастания раковины в III, V и VI группах вновь наступило состояние покоя на 2 месяца. Улитки же изначальной IV группы продолжали расти до октября и достигли размеров особей VI группы.

Кривые роста, построенные для каждой размерной группы по средним значениям высоты раковины, разделяются на 2 периода. Исключение в этом отношении представляет IV группа, рост которой подразделен на 3 периода. Граница между периодами совпадает с переходом одной размерной группы в другую. Каждый из периодов удовлетворительно описывается экспоненциальным уравнением (1).

Периоды различаются между собой продолжительностью, а также величиной кон-

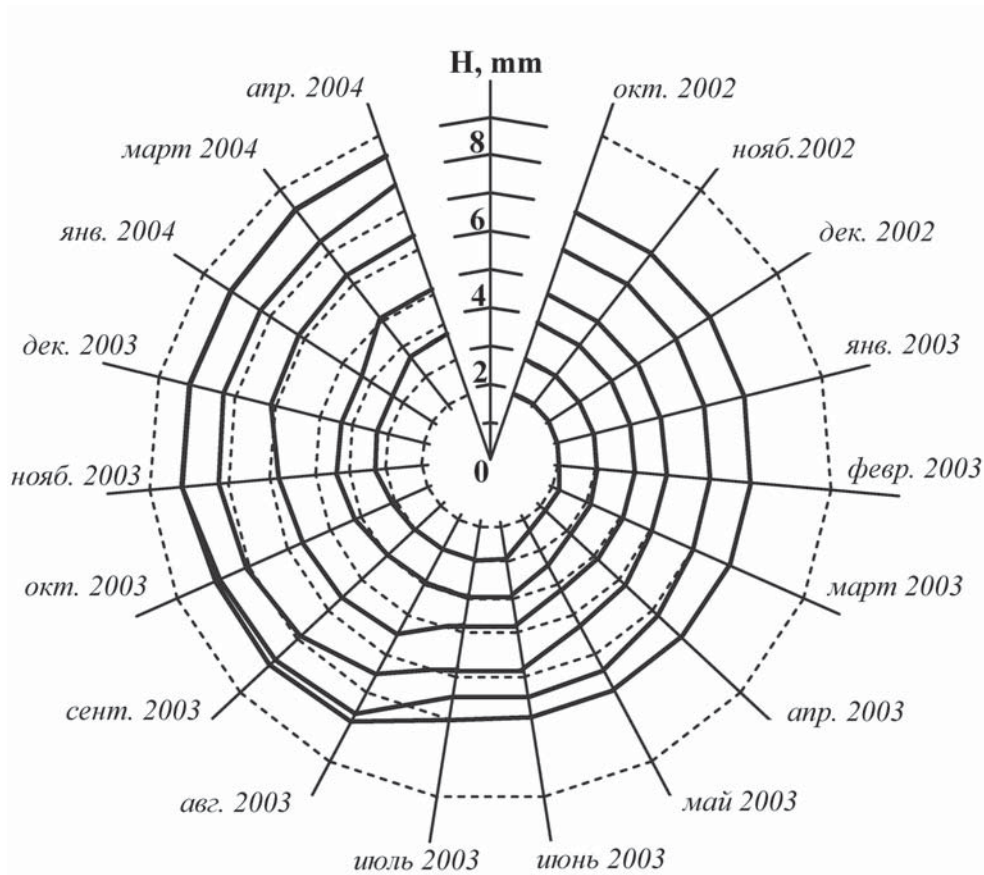


Рис. 1. Рост раковины в высоту у шести размерно-возрастных групп *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) in vitro.

По внешней окружности указаны месяцы и год; штриховые концентрические круги на диаграмме соответствуют начальному среднему значению высоты раковины в каждой из рассматриваемых групп в октябре 2002 года. Траектория перехода с одной окружности на другую описывает динамику роста, совпадение кривых роста с пунктирными линиями соответствует остановке роста. Масштаб показан на радиусе в верхнем секторе.

Fig. 1. Shell height in six size-age groups of *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) in vitro.

Months and years are shown along the outer circle; in the diagram, concentric circles correspond to the average shell height of each group collected in October 2002. The transition trajectory from one circle to the other describes growth dynamics, the points where the growth curves coincide with the dashed lines indicate growth halt.

станты  $b$ , характеризующей удельную скорость роста моллюсков (Табл. 2). Абсолютная скорость роста раковины моллюсков в высоту  $dH/dt$ , следующая из уравнения (1), также менялась у всех групп за время наблюдений (Табл. 2). На начальном интервале самая высокая удельная скорость отмечена у I группы, абсолютная — у IV, а самые низкие скорости — у VI. В месяц, когда раковина моллюсков доросла до размеров

следующей группы, скорости роста всех групп, кроме исходной V (ставшей VI), значительно возросли. До августа наибольшие темпы роста отмечены у моллюсков исходной IV группы, их значения на порядок превышали показатели остальных групп. Но уже в сентябре, по достижении размеров VI группы, скорости их роста заметно снизились (в 16–20 раз). В этот период самая высокая удельная скорость роста отмечена у особей

Таблица 2. Изменение скоростей роста раковины *M. herderiana* в высоту за время наблюдений. В числителе — удельная скорость роста, в знаменателе — средняя абсолютная скорость роста  $\pm$  SE.  
 Table 2. Variations of height growth rates of *M. herderiana* shell during our observations. Specific growth rate — in numerator, average absolute growth rate  $\pm$  SE — in denominator.

Исходная группа (возраст)	Период	Скорости роста	Переход в группу (возраст)	Период	Скорости роста	Переход в группу (возраст)	Период	Скорости роста
<b>I</b> (0 ÷ 0+)	окт, 2002– май 2003	$\frac{0,027}{0,050 \pm 0,001}$	<b>II</b> (0+ ÷ 1)	июнь 2003– апр, 2004	$\frac{0,033}{0,098 \pm 0,003}$			
<b>II</b> (1 ÷ 1+)	окт, 2002– май 2003	$\frac{0,011}{0,032 \pm 0,0003}$	<b>III</b> (1+ ÷ 2)	июнь 2003– яньв, 2004	$\frac{0,019}{0,072 \pm 0,001}$			
<b>III</b> (2 ÷ 2+)	окт, 2002– июнь 2003	$\frac{0,010}{0,038 \pm 0,0003}$	<b>IV</b> (2+ ÷ 3)	июль 2003– апр, 2004	$\frac{0,024}{0,136 \pm 0,003}$			
<b>IV</b> (2+ ÷ 3)	окт, 2002– май 2003	$\frac{0,024}{0,107 \pm 0,002}$	<b>V</b> (3 ÷ 3+)	июнь 2003– авг, 2003	$\frac{0,146}{0,812 \pm 0,056}$	<b>VI</b> (3+)	сент, 2003– апр, 2004	$\frac{0,007}{0,050 \pm 0,0003}$
<b>V</b> (3+ ÷ 4)	окт, 2002– июль 2003	$\frac{0,015}{0,085 \pm 0,001}$	<b>VI</b> (4 ÷ 4+)	авг, 2003– апр, 2004	$\frac{0,012}{0,098 \pm 0,001}$			
<b>VI</b> (4+ ÷ 8)	окт, 2002– июль 2003	$\frac{0,005}{0,031 \pm 0,0001}$	<b>VI</b> (4+ ÷ 8)	—	—			

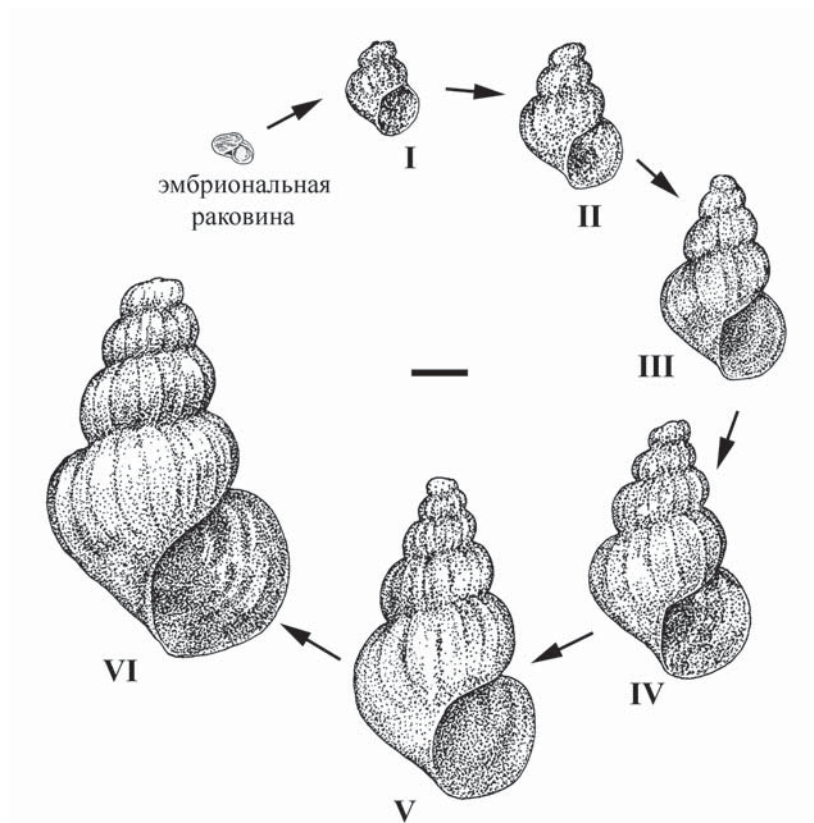


Рис. 2. Раковины размерных групп *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909). Цифры под изображениями раковин обозначают номер размерной группы. Масштаб: 1 мм.  
 Fig. 2. Shells of size groups of *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909). Figures below shell images indicate group number. Scale: 1mm.

исходной I группы (ставшей III), абсолютная — у моллюсков исходной III группы, уже достигших минимальных размеров V группы.

В процессе роста моллюска форма его раковины изменяется, что обусловлено разными темпами приращения ее высоты (H) и ширины (W). Если отношение ширины к высоте эмбриональной раковины составляет 1,3 (Рис. 2), то уже у моллюсков возраста  $0+ \div 1$  (I группа) оно равно в среднем 0,73. В целом особи I–III групп растут быстрее в высоту, чем в ширину. У особей IV–VI групп соотношение ширины раковины к высоте (W/H) составляет 0,61–0,59.

Наращение раковины за год наблюдений у особей I–V групп составило в среднем 1

оборот. На каждом обороте у них обнаружено по одной линии ежегодной приостановки роста, расположенной приблизительно одна под другой. У моллюсков VI группы наибольшее нарастание раковины составило менее четверти оборота за год, на их последнем обороте отмечено от 1 до 4 линий остановки роста.

Весной 2003 года за счет зимней приостановки роста I группа состояла из особей, являющихся сеголетками (осенняя генерация 2002 г.) и годовиками (весенняя генерация 2002 г.). Аналогичная двойная возрастная структура наблюдалась у всех групп, кроме VI, которая включала особей возрастом от четырех лет и старше (Табл. 2). Массовый летний переход моллюсков из одной

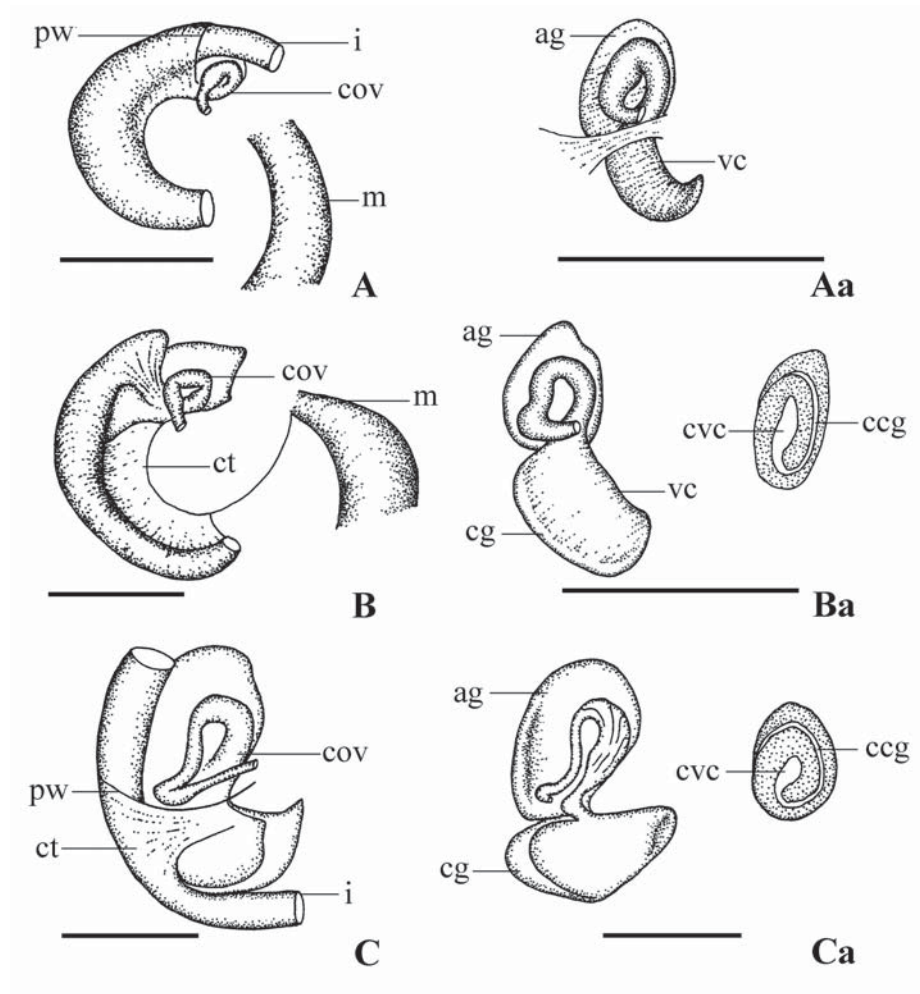


Рис. 3. Изменение рено-паллиального гонодукта самок.

A — IV группа, B — V группа, C–D — VI группа, Aa, Bb, Cc — без соединительной ткани и кишки, рядом — поперечный срез через гонодукт в области вентрального канала и капсульной железы. ag — белковая железа, ccg — полость капсульной железы, cg — капсульная железа, cov — петля ренального яйцевода, ct — соединительная ткань, cvc — полость вентрального канала, i — кишка, m — край мантии, vc — вентральный канал, pw — задняя стенка мантийной полости. Масштаб: 1 мм.

Fig. 3. Variations in coiled oviduct.

A — IV group, B — V group, C–D — VI group, Aa, Bb, Cc — without connective tissue and intestine, alongside — cross section through the oviduct and ventral canal and capsular gland. ag — albumen gland, ccg — cavity of capsule gland, cg — capsule gland, cov — coiled oviduct, ct — connective tissue, cvc — cavity of ventral channel, i — intestine, m — mantle, vc — ventral channel, pw — back wall of mantle cavity. Scale: 1 mm.

размерной группы в другую происходил практически при том же возрасте. Смешанные возрасты в III–VI группах связано с разными темпами роста особей III размерной группы. Рост раковины улиток этой группы зависит, по-видимому, от их принадле-

ности к осенней [2] или весенней генерациям [2+]. Раковина улиток в возрасте 2 года растет медленно в течение года до IV размерной группы и на следующий год летом быстро достигает размеров VI, и моллюски становятся половозрелыми в 4 года. Трех-



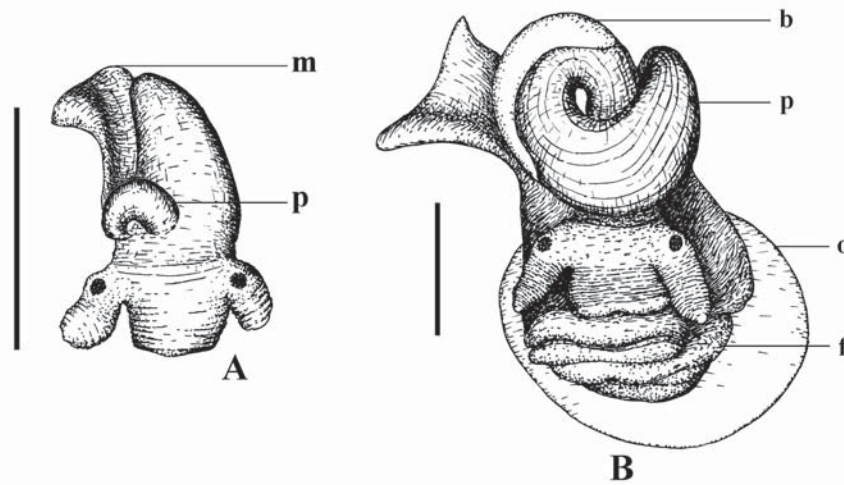


Рис. 4. Изменение размеров пениса у улиток различных размерно-возрастных групп.

A — III группа, B — VI группа. b — железистый “бугорок”, f — нога, m — мускул, o — крышечка, p — пенис. Масштаб: 1 мм.

Fig. 4. Variations in penis sizes in snails of different size-age groups.

A — 3 group, B — 6 group. b — gland protuberance, f — foot, m — muscle, o — operculum, p — penis. Scale: 1 mm.

летки же [2+] на следующий год сразу дорастают до V группы, а к весне — уже до размеров VI группы. Так, например, в исходной II группе, массово перешедшей летом в III, к весне следующего года 60% особей имели размеры IV группы, а остальные — V. При наступлении половозрелости (4 года, VI размерная группа) у самок сформированы железы паллиального гонодукта (Рис. 3), самцы имеют крупный семенник ярко-оранжевого цвета, семяпровод и семенные каналы у них содержат сперму, длина пениса составляет треть высоты раковины и иногда превышает размеры устья (Рис. 4).

Вышеизложенное свидетельствует о том, что моллюски данного вида растут на протяжении всей жизни. Интенсивный рост раковины происходит в течение первого года и в возрасте 2+–3+. Массовый переход улиток из одной размерной группы в другую приходится на теплое время года. После роста раковины наступают периоды покоя, короткий в летнее, и длительный в осенне-зимнее время. Достижение моллюсками III и IV

групп за год размеров V и VI соответственно позволяет, вероятно, поддерживать численность особей старших возрастов (VI группа), выполняющих репродуктивную функцию в популяции.

#### Динамика увеличения массы

Графики роста массы моллюска, его мягкого тела и раковины в зависимости от времени, построенные по средним значениям для каждого возраста, представляют собой S-образные кривые (Рис. 5). Начальная (I) фаза увеличения массы раковины, тела и моллюска в целом имеет квазилинейный вид и характеризуется медленным ростом. Ее длительность составляет более одного года для раковины и моллюска в целом и два года — для массы мягкого тела животного. В течение II фазы происходит более интенсивный рост. Эта фаза заканчивается точкой перегиба кривой, которая для общей массы и массы раковины приходится на конец 4-го года жизни моллюска, а для мягкого тела — на 3,5 года. Первые две фазы соответствуют

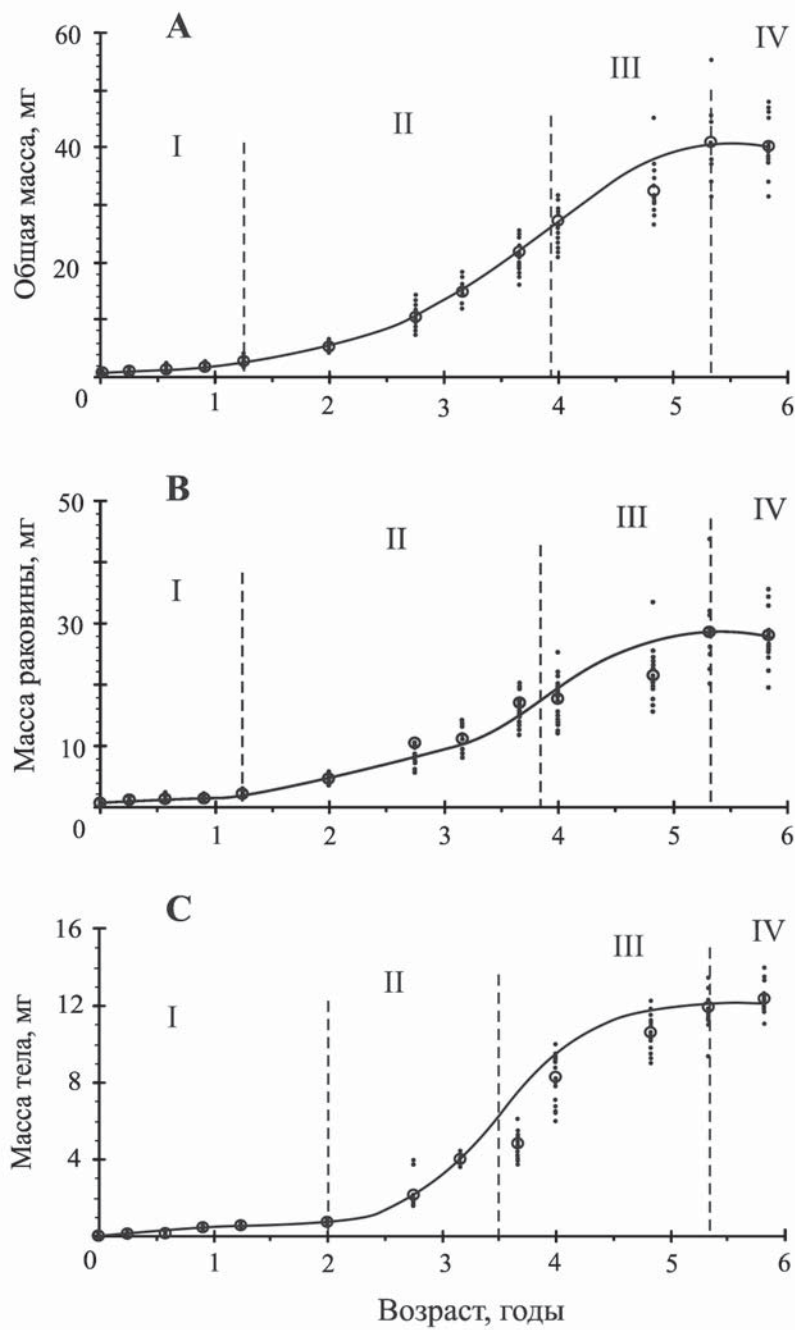


Рис. 5. Динамика роста массы моллюска в целом (А), его раковины (В) и тела (С).

Кривые роста рассчитаны по уравнению (4); кружки — средние значения; точки — фактические данные; I–IV фазы роста; штриховыми линиями разделяются фазы роста.

Fig. 5. Growth dynamics of a total mollusk mass (A), its shell (B) and body (C).

Growth curves were calculated using equation (4); circles — average values; dots — actual data; I–IV — growth stages; growth stages are separated by dashed lines.

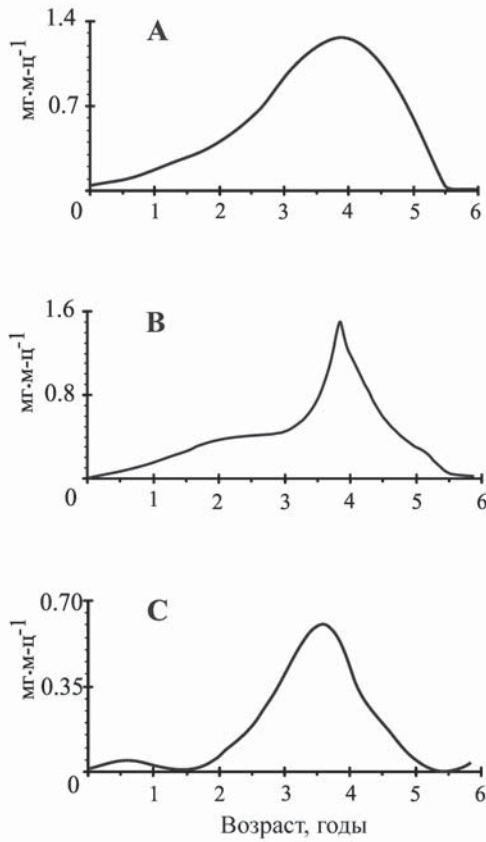


Рис. 6. Динамика абсолютной скорости роста массы моллюска в целом (А), его раковины (В) и тела (С).

Fig. 6. Dynamics of an absolute growth rate of a total mollusk mass (А), its shell (В) and body (С).

начальной ветви кривой роста с выпуклостью вниз. В течение третьей фазы (III) рост продолжается, но темпы его постепенного замедляются к возрасту 5+. С наступлением IV фазы отмечен незначительный прирост массы тела, а массы раковины и моллюска в целом немного снижаются, что может быть обусловлено частичным разрушением раковины моллюсков с возрастом. Последние две фазы соответствуют заключительной части кривой роста с выпуклостью вверх. Длительность второй фазы для раковины и общей массы моллюска составляет примерно 2,5 года, для массы мягкого тела — 1,5

года, третья фаза увеличения массы для всех трех параметров практически одинакова (около полутора лет) и заканчивается на шестом году жизни [5+].

Полученные кривые роста массы *M. herderiana* похожи на сигмоидную (логистическую) кривую, но уравнение последней не описывает динамику увеличения массы раковины, тела и моллюска в целом. При анализе полученных кривых мы исходили из предположения, что скорость увеличения массы с возрастом моллюска пропорциональна его массе  $M$  (мг), а коэффициента ( $\text{мг}^{-1}$ ) является функцией времени. Таким образом, уравнение роста массы принимает вид:

$$dM/dt = \alpha(t) \cdot M \quad (4)$$

Функциональная зависимость  $\alpha$  от  $t$  представляет собой полином:

$$\alpha(t) = A_1 + A_2 \cdot t + A_3 \cdot t^2 + A_4 \cdot t^3 \quad (5)$$

Решение уравнения (4) с начальным условием  $M(0) = M_0$  имеет вид

$$M(t) = M_0 \cdot \exp[\alpha^*(t)], \quad (6)$$

где  $\alpha^*(t) = \int \alpha(t) dt = a_1 \cdot t + a_2 \cdot t^2 + a_3 \cdot t^3 + a_4 \cdot t^4$  (6а) и  $a_1 = A_1$ ,  $a_2 = A_2/2$ ,  $a_3 = A_3/3$ ,  $a_4 = A_4/4$ .

При измеренных величинах  $M_0$  (начальная масса при выходе улиток из яйцевых капсул) и текущей массы  $M(t)$  значения коэффициентов  $a_1 \div a_4$  определены решением методом Гаусса системы из линейных уравнений вида

$$\ln[M(t_j)/M_0] = x_1 \cdot t_j + x_2 \cdot t_j^2 + x_3 \cdot t_j^3 + x_4 \cdot t_j^4, \quad (7)$$

где  $t_j > 0$ ,  $j = 1 \div 4$ . Величины неизвестных  $x_1 \div x_4$  соответствуют определяемым значениям коэффициентов  $a_1 \div a_4$  в полиноме (6а).

Уравнениями (4)–(7) описываются кривые увеличения массы моллюска в целом, его раковины и тела. При этом степень полинома  $\alpha^*(t)$  (наибольшая степень возраста  $t$ ) равна 4 для общей массы моллюска и раковины, а для массы тела — 3. В этом случае достигается хорошее соответствие между измеренными и рассчитанными значениями  $M(t)$ .

Динамика абсолютной скорости роста *M. herderiana*, описываемая уравнением (4) с соответствующим начальным условием, представлена на Рис. 6. Для массы раковины

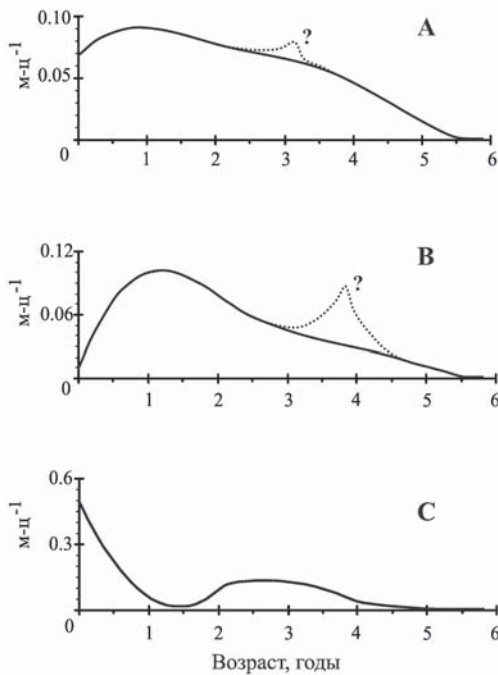


Рис. 7. Динамика удельной скорости роста массы моллюска в целом (А), его раковины (В) и тела (С) (см. текст).

Fig. 7. Dynamics of a specific growth rate of a total mollusk mass (A), its shell (B) and body (C) (see text).

и моллюска в целом отмечено последовательное нарастание скорости роста, для тела же в первые полтора года жизни зарегистрированы ее небольшие изменения. Максимальные значения скорости роста приходятся на возраст 3,5–4 года и соответствуют точкам перегиба кривых увеличения масс. Затем происходит резкое снижение абсолютной скорости роста.

Из уравнения (4) следует, что удельная скорость роста увеличения массы *M. herderiana* равна коэффициенту пропорциональности  $\alpha(t)$ :

$$C = M^{-1} \cdot dM/dt = \alpha(t) \quad (8)$$

Удельная скорость роста общей массы моллюска, рассчитанная по (5) и (8), последовательно увеличивается в течение первого года (Рис. 7А), а раковины — к 15-му месяцу жизни (Рис. 7В). Далее и в том и другом случае отмечается ее снижение к

концу шестого года. Пики на расчетных кривых, показанные пунктиром и соответствующие для моллюска в целом возрасту 3+ и для раковины — около четырех лет, представляют собой артефакт, обусловленный дифференцированием кусочно-заданной функции.

Удельная скорость увеличения массы тела *M. herderiana* также претерпевает значительные изменения с возрастом моллюска (Рис. 7С). Наибольшее ее значение (0,492 м-ц<sup>-1</sup>) соответствует первому месяцу жизни после выхода улитки из кладки. В течение полутора лет происходит последовательное снижение удельной скорости примерно в 30 раз — до величины 0,016 м-ц<sup>-1</sup>. Затем удельная скорость увеличивается, достигает промежуточного максимума (0,132 м-ц<sup>-1</sup>) в возрасте около трех лет и на протяжении последующих лет снижается практически до нуля. Минимальное значение удельной скорости увеличения массы тела (около 0,0001 м-ц<sup>-1</sup>) приходится на возраст 5+. Повышенные значения удельной скорости роста в течение второго–третьего года жизни не являются артефактом, что подтверждается расчетом средних удельных скоростей прироста массы тела за соответствующие интервалы времени непосредственно по данным измерений.

Таким образом, удельные скорости роста массы мягкого тела, раковины и моллюска в целом существенно изменяются на протяжении жизни. В начальный период жизни (первые полгода) удельная скорость увеличения массы тела на 1–2 порядка выше соответствующих значений удельной скорости для раковины и моллюска в целом.

#### Динамика увеличения доли массы тела

К моменту выхода молоди из кладок масса их раковины составляет в среднем 96% общей массы моллюска. В процессе роста организма доля массы мягкого тела существенно увеличивается. Кривая, описывающая данное явление, имеет сложный вид

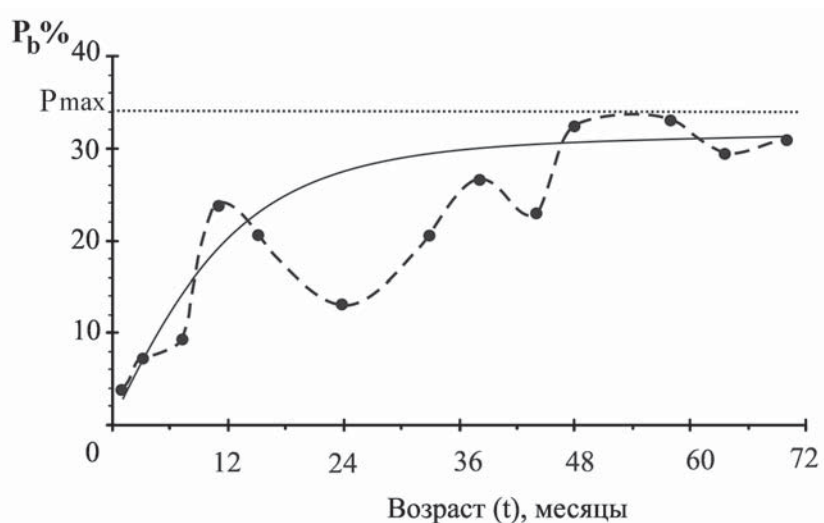


Рис. 8. Изменение доли массы тела в процессе роста *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909).

Точки — средние значения для каждого из возрастов по данным измерений. Сплошная кривая — расчет по формуле:  $P\% = P_{\max} \cdot [1 - \exp(-0,088 \cdot t)]$ ;  $P_{\max}$  — среднее значение доли массы тела для моллюсков в возрасте 6+ лет (31%); параметр 0,088 (месяц<sup>-1</sup>).

Fig. 8. Variations in the proportion of body mass during the growth of *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909).

Dots — average values for every age based on the measurements. Solid curve — calculations by the formula:  $P\% = P_{\max} \cdot [1 - \exp(-0,088 \cdot t)]$ ;  $P_{\max}$  — average value of the body mass proportion for mollusks under 6+ years old (31%); 0.088 parameter (month<sup>-1</sup>).

(Рис. 8). В течение первого года жизни происходит увеличение доли массы тела до 24%, затем она снижается до 13%. Следующий этап характеризуется сначала увеличением доли массы тела до 27% в три с небольшим года, а затем ее снижением до 23% через полгода. Наибольшая доля массы тела улиток отмечена в возрасте 4 ÷ 4+. Как уже говорилось, именно к этому периоду моллюски становятся полностью половозрелыми. При дальнейшем росте раковины размеры частей половой системы увеличиваются, у самок в петле ренального яйцевода появляются карманы, содержащие сперму. У моллюсков возрастом 5–6 лет доля массы тела варьирует от 25 до 41%, что обусловлено индивидуальными особенностями состояния раковины: степенью ее эрозии и деколяцией.

### Соотношение линейных размеров моллюска и его массы

Исходя из уравнения (3) и полученных в результате измерений величин сырой массы (M) и высоты раковины (L) улиток разных возрастов, определены неизвестные величины A и B. В качестве M(t<sub>i</sub>) и L(t<sub>i</sub>) приняты, соответственно, масса моллюска и высота его раковины после выхода его из яйцевой капсулы, согласно Репсторфу и Ситниковой (Roepstorf, Sitnikova, 2006).

Результаты расчетов представлены на Рис. 9, из которого следует, что коэффициенты A и B в (2)–(3) не являются постоянными: с возрастом их значения увеличиваются. Зависимость этих параметров от времени удовлетворительно аппроксимируется соответствующими полиномами третьей степени.

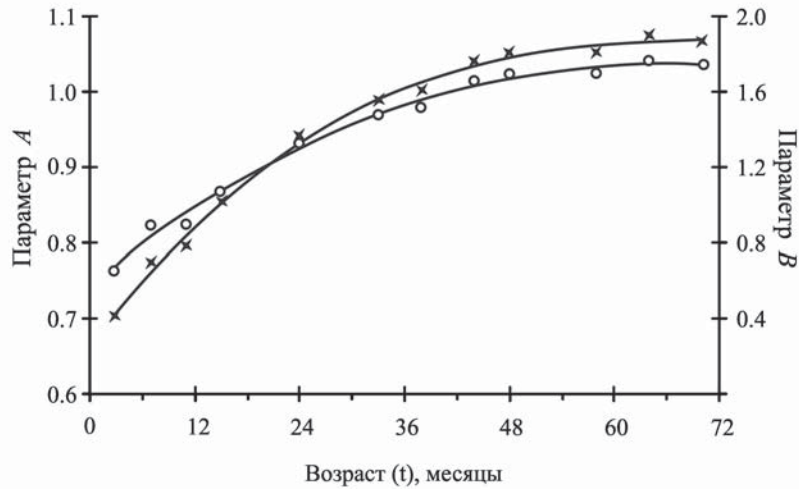


Рис. 9. Параметры уравнения связи высоты раковины и общей массы моллюска.

Кружки — параметр  $A$ ; крестики — параметр  $B$ . Уравнения регрессии:

$$A = 2,342 \cdot 10^{-7} \cdot t^3 - 9,82 \cdot 10^{-5} \cdot t^2 + 9,939 \cdot 10^{-3} \cdot t + 7,397 \cdot 10^{-1};$$

$$B = 3,248 \cdot 10^{-6} \cdot t^3 - 7,823 \cdot 10^{-4} \cdot t^2 + 6,198 \cdot 10^{-2} \cdot t + 2,515 \cdot 10^{-1}.$$

Fig. 9. Parameters of the equation relating shell height and total mollusk mass.

Circles — parameter  $A$ ; crosses — parameter  $B$ . Regression equations:

$$A = 2.342 \cdot 10^{-7} \cdot t^3 - 9.82 \cdot 10^{-5} \cdot t^2 + 9.939 \cdot 10^{-3} \cdot t + 7.397 \cdot 10^{-1};$$

$$B = 3.248 \cdot 10^{-6} \cdot t^3 - 7.823 \cdot 10^{-4} \cdot t^2 + 6.198 \cdot 10^{-2} \cdot t + 2.515 \cdot 10^{-1}.$$

## Обсуждение

### Рост линейных размеров раковины

Трудности, возникшие при описании роста раковины *M. herderiana*, связаны, по нашему мнению, с тем, что исследован групповой рост моллюсков по составным кривым. Когортные кривые роста (Голиков, 1970; Сахарова, Полищук, 1989) не построены, поскольку продолжительность жизни изученного вида составляет 6–8 лет (Махимова, Ситникова, 2006) и отследить в условиях эксперимента развитие группы особей или отдельных индивидуумов от момента рождения до естественной смерти не представлялось возможным. Между тем, предпринятые исследования показали, что *M. herderiana* растет на протяжении всей жизни, но описать рост раковины единым уравнением с постоянным коэффициентом, например, таким как уравнение Берталанфи, не удастся. Рост раковины исследованного вида в высоту рас-

падает на периоды, каждый из которых описывается экспоненциальным уравнением. Удельная и абсолютная скорости роста раковины *M. herderiana* зависят от размера и возраста улитки, а также от времени года. Отметим, что Хагес и Робертс (Hughes, Roberts, 1980), изучившие индивидуальный рост морской гастроподы *Littorina neritoides*, также не смогли описать ее рост с помощью уравнения Берталанфи. Они показали, что рост раковины этого вида периодичен и зависит от факторов окружающей среды: во время приливов, когда достаточно корма, происходит интенсивный рост раковины *L. neritoides*, в отливы улитки прячутся от высыхания в расщелины скал и впадают в фазу покоя.

И.И. Шмальгаузен (1935) отмечает, что экспоненциальный рост с постоянной удельной скоростью предполагает постоянство условий, в которых протекает этот процесс, а наличие разрыва на кривой говорит о качественном преобразовании процесса роста в этот момент.

У *M. herderiana* первый период роста приходится на февраль–май, т.е. происходит при низкой температуре придонной воды (4°C) и весеннем повышении уровня освещенности. Второй, наиболее ярко выраженный скачок, отмеченный в июле–августе, наблюдается при повышенной температуре воды, достигающей в зоне литорали на глубине 5 м 15–18°C (Вознесенский, 1908; Кожов, 1962; Оболюкин и др., 2005).

Сезонные изменения темпов роста отмечены у многих животных (Мина, Клевезаль, 1976). В зимний период, когда рост *M. herderiana* приостанавливается, на раковине формируется структура, подобная “линиям приостановки роста” у других видов моллюсков (Abe, 1932; Hunter, 1953; Franz, 1971; Foster, 1981; Vincent, Vaillancourt, 1981; Горбушин, 1993; Болтачева, Мазлумян, 2001; Козминский, 2003, 2006). Замедление роста у пресноводных (Козминский, 2003; Широкая, 2005; Lysne, Koetsier, 2006; Røepstorff, Sitnikova, 2006) и морских моллюсков (Houbrick, 1974; Goodwin, 1978; Parry, 1978; Hughes, 1980; Hughes, Roberts, 1980; Richardson et al., 1980; Phillips, 1981; Foster, 1981; Drake, Arias, 1995; Селин 2003; De Francesco, Federico, 2004; Селин, Латыпов, 2006) совпадает по времени с наступлением неблагоприятного периода для их жизни.

Летние приостановки роста раковины с июня по июль у особей *M. herderiana* младших возрастов (0+ ÷ 3 года) связаны, вероятно, с ростом внутренних органов. Сначала увеличивается раковина, а затем тело дорастает до внутренних размеров раковины. Задержка роста у улиток возрастом от 4 и более лет (VI размерная группа) сопряжена с половым созреванием и размножением, пик которого приходится на июнь–июль (Røepstorff, Sitnikova, 2006). Незначительный прирост раковины у половозрелых особей характерен для многих видов улиток (Fisher-Piette, 1939; Мина, Клевезаль, 1976; Goodwin, 1978; Hayashi, 1980; Козминский, 2003; Маркина, 2005; Lysne, Koetsier, 2006). Именно на репродукцию тратится большая часть энергии организма, что и приводит к уменьше-

нию скорости роста и в некоторых случаях даже к его прекращению (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1989 и др.), особенно у яйцекладущих животных (West et al., 2001).

### Динамика увеличения массы

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что кривые увеличения масс раковины, тела и моллюска в целом у *M. herderiana* не описываются известными уравнениями, принятыми для двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Алимов, 1981; Аракелова, Алимов, 1981; Аракелова, 1999). Динамика роста массы исследованного моллюска удовлетворительно описывается уравнением скорости процесса, пропорциональной текущему значению массы при переменной величине коэффициента пропорциональности. Этот коэффициент представляет собой удельную скорость роста как функцию времени.

В отличие от классического S-образного роста, отмеченного у двустворчатых (Unionidae, Sphaeriidae) и брюхоногих (Lymnaeidae, Lithoglyphidae, Neritidae) моллюсков (Алимов, 1981; Аракелова, Алимов, 1981; Аракелова, 1999), у *M. herderiana* I фаза медленного роста растянута вдвое, начальная стадия (до точки перегиба) в целом длится в 1,5–4 раза дольше и составляет половину продолжительности жизни моллюска.

Несмотря на указанные особенности, динамика увеличения массы раковины, тела и моллюска в целом у *M. herderiana* подчиняется общей закономерности роста многих животных (Мина, Клевезаль, 1976; West et al., 2001), в том числе и брюхоногих моллюсков (Abe, 1932; Franz, 1971; Боруля, Брегман, 2002; Селин, 2003): после интенсивного роста следует снижение его темпов. Однако наибольшие значения абсолютной скорости роста *M. herderiana*, как отмечалось, приходятся на четырехлетний возраст, что составляет половину продолжительности жизни моллюска. Следует отметить, что из пяти исследованных видов морских букцинид у двух (*Neptunea polycostata* и *Buccinum*

*bayani*) максимальный прирост массы тела также приходится на половину жизни, а у остальных видов (*N. lyrata*, *N. constricta* и *B. verkruzeni*) — на первую треть жизни (Боруля, Брегман, 2002).

А.Ф. Алимов (1981) показал, что в отличие от абсолютной скорости роста моллюсков, которая сначала нарастает, а затем, достигнув своего максимального значения, снижается, удельная скорость роста последовательно уменьшается с возрастом животного. При этом у двустворок и гастропод с S-образным ростом кривые удельной скорости весового роста имеют монотонный (без экстремумов) характер (Аракелова, Алимов, 1981; Аракелова, 1999). У исследованного нами вида *M. herderiana* удельная скорость роста массы моллюска в целом и его раковины имеет максимумы в возрасте 12–15 месяцев. При этом удельная скорость роста массы мягкого тела имеет наибольшее значение непосредственно после рождения моллюска, минимум в возрасте полутора лет и достоверный промежуточный максимум в трехлетнем возрасте.

#### Увеличение доли массы тела

Доля массы тела (и, соответственно, раковины) у *M. herderiana* непостоянна, она зависит от возраста улиток. Известно, что для большинства палеарктических пресноводных моллюсков масса раковины составляет в среднем 30–32% от общей массы, при этом по мере роста моллюсков относительный вес их раковин увеличивается, а мягкого тела — уменьшается (Алимов, 1981). Масса раковины взрослых особей *M. herderiana* более чем в 2 раза превышает массу мягкого тела, что отличает исследованный вид от других пресноводных моллюсков, в том числе и от байкальских гастропод семейства Benedictiidae, у которых масса раковины составляет от 22 до 33% от общей массы (Ситникова, Шимараев, 2001). Известно, что среди двустворок семейства Sphaetiidae самыми тяжелыми и прочными раковинами обладают реофильные виды (Али-

мов, 1981). Для морских гастропод, например, *Nucella heyseana*, показано, что масса их тела на прибойном участке побережья Японского моря выше, чем на защищенном от воздействия волн рифе (Селин, 2003). *M. herderiana* в массовых количествах встречается главным образом на глубинах от 3 до 5 м, где скорость придонного течения, создаваемая непосредственным волновым воздействием, составляет  $0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ , что приводит к отрыву некоторых видов макрофитов в Байкале (Карабанов, Кулишенко, 1990). Наличие у улиток *M. herderiana* старшего возраста, массивной раковины, доля массы которой приближена к 70%, связано, вероятно, с обитанием в зоне сильного волнового воздействия.

#### Соотношение линейных размеров моллюска и его массы

Для представителей различных семейств пресноводных и морских моллюсков в аллометрическом уравнении числовые значения параметра *A* чаще достоверно не различаются между собой, так же как и величины параметра *B* (Алимов, Голиков, 1974; Алимов, 1981; Боруля, Брегман, 2002; Стадниченко, Золотарев, 2001). При этом значение коэффициента *B* близко к 3 (от 2,85 до 3,02) у пресноводных двустворчатых моллюсков (Алимов, 1981) и варьирует от 2,54 до 2,78 (Боруля, Брегман, 2002) или от 2,6 до 2,94 (Голиков, 1980) у представителей разных родов семейства Vucsinidae из Японского моря. Во всех случаях отклонения от среднего значения коэффициента *B* незначительны, тогда как у *M. herderiana* в начале жизни значение *B* равно 0,413, по мере роста его величина приближается к 2, т.е. увеличивается почти в 5 раз. Аналогичное изменение претерпевает параметр *A*: его значения изменяются в процессе роста у исследованного нами вида от 0,740 примерно до 1. Такая особенность связана с неравномерностью увеличения массы моллюска *M. herderiana* и высоты его раковины в процессе роста. Ранее было выявлено, что у эмбриональной



раковины *M. herderiana* ширина (0,73–0,81 мм) превышает ее высоту (0,56–0,59 мм) в среднем в 1,3 раза (Sitnikova et al., 2001). В первые три года жизни, как нами показано выше, раковина улиток быстрее увеличивается в высоту, нежели в ширину, поэтому у более взрослых особей раковина становится стройно-конической и ее высота превышает ширину в среднем в 1,8–2 раза (Кожов, 1936; наши данные). Аналогичные нарушения пропорций раковины в процессе роста отмечены у некоторых гастропод, растущих в высоту быстрее, чем в ширину (Алимов, Голиков, 1974).

### Благодарности

Авторы признательны д.б.н. О.А. Тимошину за организацию экспедиционных и экспериментальных работ, аквалангистам И.В. Ханаеву и К.М. Иванову за сбор материала, В.Н. Александрову за помощь в оформлении рисунков, к.б.н. И.В. Механиковой за перевод литературы на французском языке, к.г.-м.н. А.Н. Сутуруину за помощь в постановке экспериментальных работ, а также анонимным рецензентам за очень ценные замечания. Работа выполнена в рамках бюджетных тем СО РАН № 24.2.4 “Исследование биогеохимических процессов...” и № 11.14 “Биоразнообразии и динамика генофондов...”, а также при частичной поддержке РФФИ, проекты № 05-04-97258p\_Байкал\_a, 06-05-64491a, 06-05-79085k.

### Литература

- Алимов А.Ф., Голиков А.Н. 1974. Некоторые закономерности соотношений между размерами и весом у моллюсков // Зоологический журнал. Т.53. Вып.4. С.517–530.
- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Ленинград: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алпатов В.В. 1935. Среда и рост животных // Капланский С.Я., Мицкевич М.С., Токин Б.П., Шмальгаузен И.И. (ред.). Рост животных. М.-Л.: Изд-во биологической и медицинской литературы. С.326–366.
- Арабина И.П., Гаврилов С.И. 1967. Соотношение веса и линейных размеров у представителей пресноводного бентоса // Гидробиологический журнал. Т.3. Вып.2. С.71–73.
- Аракелова Е.С., Алимов А.Ф. 1981. Соотношение роста и обмена у пресноводных беспозвоночных животных с S-образным ростом // Винберг Г.Г. (ред.). Основы изучения пресноводных экосистем. Ленинград: СППО-2. С.108–115.
- Аракелова Е.С. 1999. Дыхание, рост и индивидуальная продукция гастропод *Lithoglyphus naticoides* С. Pfeiffer и *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov (Mollusca: Gastropoda) из дельты Волги // Журнал общей биологии. Т.60. Вып.3. С.333–343.
- Болтачева Н.А., Мазлумян С.А. 2001. Линейный рост и продолжительность жизни моллюска *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) в Черном море // Экология моря. Вып.55. С.50–52.
- Боруля Е.М., Бреган Ю.Э. 2002. Рост и продолжительность жизни промысловых брюхоногих моллюсков семейства Vuccinidae в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т.28. Вып.4. С.297–300.
- Винберг Г.Г. 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа. 247с.
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журнал общей биологии. Т.32. Вып.6. С.714–723.
- Вознесенский А.В. 1908. Очерк климатических особенностей Байкала // Дриженко О.К. (ред.). Лотция и физико-географический очерк озера Байкал. СПб.: Изд-во Главного гидрографического управления. С.173–329.
- Гаврилов Г.Б. 1950. Макрофауна прибрежной платформы Южного Байкала в районе Лиственничного. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Байк. лимн. ст. АН СССР. 4с.
- Голиков А.Н. 1970. Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности // Доклады Академии наук СССР. Т.193. Вып.3. С.730–733.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски Vuccininae Мирового океана // Фауна СССР. Т.5. Вып.2. Л.: Наука. 508с.
- Горбушин А.М. 1993. Строение и механизмы образования линий зимней остановки роста на раковине *Hydrobia ulva* (Gastropoda, Prosobranchia) Белого моря // Зоологический журнал. Т.72. Вып.11. С.29–34.
- Карабанов Е.Б., Кулишенко Ю.Л. 1990. Воздействие волн на распределение бентосных организмов // Петров К.М. (ред.). Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С.97–111.
- Кожов М.М. 1936. Моллюски озера Байкал. Систематика, распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории // Труды Байкальской лимнологической станции Сибирского Отделения Академии наук СССР. Т.8. М.-Л.: Изд-во Акад. Наук. 250с.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР. 313 с.

- Козминский Е.В. 2003. Рост, демографическая структура популяции и определение возраста у *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. Т.82. Вып.5. С.567–576.
- Козминский Е.В. 2006. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. Т.85. Вып.2. С.146–157.
- Левина О.В. 1972. Соотношение веса и линейных размеров у некоторых пресноводных моллюсков // Гидробиологический журнал. Вып.3. С.92–97.
- Маркина Е.М. 2005. Возрастной состав и особенности роста моллюска *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) в юго-восточной части Балтийского моря // Зоологический журнал. Т.84. Вып.28. С.937–947.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Оболкин В.А., Тимошкин О.А., Иванов В.Г., Шерстянкин П.П., Юма М. Динамика температуры воды по данным непрерывного измерения с помощью датчиков StowAway TidBit Loggers на полигоне Мыса Березовый (Южный Байкал) и влияние на нее метеорологических факторов. // IV Верещагинская Байкальская конференция. Россия: Иркутск. 2005. С.142–143.
- Сахарова М.И., Полищук Л.В. 1989. Опыт изучения динамики скорости роста планктонных животных (на примере *Daphnia galeata* из Можайского водохранилища) // Зоологический журнал. Т.68. Вып.2. С.178–187.
- Селин Н.И. 2003. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heuseana* (Gastropoda) из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т.29. Вып.2. С.115–119.
- Селин Н.И., Латыпов Ю.Я. 2006. Особенности распределения, состав поселений и рост *Septifer bilocularis* (Bivalvia: Mytilidae) на рифах юга Вьетнама // Биология моря. Т.32. Вып.2. С.108–114.
- Ситникова Т.Я., Шимараев М.Н. 2001. Глубоководные “карлики” и “гиганты” среди байкальских эндемичных гастропод // Журнал общей биологии. Т.62. Вып.3. С.226–238.
- Стадниченко С.В., Золотарев В.Н. 2001. Оценка продуктивности черноморского двустворчатого моллюска *Chamelea gallina* по численности и биомассе его поселений // Биология моря. Т.27. Вып.3. С.168–172.
- Широкая А.А. 2005. Байкальские эндемичные моллюски семейства Acoloxidae (Gastropoda: Pulmonata): морфология, таксономия, распределение и формирование фауны. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Иркутск: ИСЭ СО РАН. 26 с.
- Шмальгаузен И.И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Капранский С.Я., Мицкевич М.С., Токин Б.П., Шмальгаузен И.И. (ред.). Рост животных. М.-Л.: Изд-во биологической и медицинской литературы. С.8–60.
- Abe N. 1932. The age and growth of the limpet (*Actaea dorsuosa* Gould) // The science reports of the research institutes Tohoku University. Vol.7. P. 347–363.
- Arkhipkin A.I., Roa-Ureta R. 2005. Identification of ontogenetic growth models for squid // Marine and Freshwater Research. Vol.56. P.371–386.
- De Francesco C.G., Federico I.I. 2004. Reproductive period and growth rate of the freshwater snail *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda: Rissooidea) in a shallow brackish habitat (Buenos Aires province, Argentina) // Malacologia. Vol.45. No.2. P.443–450.
- Drake P., Arias A.M. 1995. Distribution and production of the three *Hydrobia* species (Gastropoda: Hydrobiidae) in a shallow costal lagoon in the bay of Cádiz, Spain // Journal of Molluscan Studies. Vol.61. P.185–196.
- Grist P.M., Jackson G.D. 2004. Energy balance as a determinant of two-phase growth in cephalopods // Marine and Freshwater Research. Vol.55. No.4. P.395–401.
- Fischer-Piette E. 1939. Sur la croissance et la longevité de *Patella vulgata* L. en fonction du milieu // Journal of Conchology. Vol.83. P.303–310.
- Foster G.R. 1981. The age and growth of *Callista chione* // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.61. P.881–883.
- Franz D.R. 1971. Population age structure, growth and longevity of the marine gastropod *Urosalpinx cinerea* Say // The Biological bulletin. Vol.140. P.63?72.
- Goodwin B.J. 1978. The growth and breeding cycle of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia) from Cardigan Bay // Journal of Molluscan Studies. Vol.44. P.231–242.
- Hughes R.N. 1980. Population dynamics, growth and reproductive rates of *Littorina nigrolineata* Gray from a moderately sheltered in North Wales // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.44. P.211–228.
- Hughes R.N., Roberts D.J. 1980. Growth and reproductive rates of *Littorina neritoides* (L.) in North Wales // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.60. P.591–599.
- Hunter W.R. 1953. On the growth of the fresh-water limpet, *Ancylus fluviatilis* Mueller // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol.123. P.623–636.
- Haukioja E., Hakala T. 1979. Asymptotic equations in growth studies — an analysis based on *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Unionidae) // Annales Zoologici Fennici. Vol.16. P.115–122.
- Hayashi I. 1980. Structure and growth of a shore population of the Ormer, *Haliotis tuberculata* // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.60. P.431–437.
- Houbrick J.R. 1974. Growth studies on the genus *Cerithium* (Gastropoda: Prosobranchia) with notes on ecology and microhabitats // The Nautilus. Vol.88. No.1. P.14–27.
- Lindholm W.A. 1909. Baikalsee Die Mollusken des Baikalsees (Gastropoda et Pelecopoda), systematisch und zoogeographisch bearbeitet. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition nach dem Baikalsee unter Leitung des Professors A. Korotneff in dem Jahre 1900–1902 // Зоологические исследования озера Байкал. Вып.4. P.1–106.
- Lisne S., Koetsier P. 2006. The life history of the Utah (desert) valvata, *Valvata utahensis*, in the Snake river,

- Idaho // Journal of Freshwater Ecology. Vol.21. No.2. P.285–291.
- Maximova N.V., Sitnikova T.Ya. 2006. Size, age and sex ratio in *Maackia herderiana* (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from South Baikal Lake // Ruthenica. Vol.16. No.1–2. P.97–104.
- Parry G.D. 1978. Effects of growth and temperature acclimation on metabolic rate in the Limpet, *Cellana tramoserica* (Gastropoda: Patellidae) // Journal of Animal Ecology. Vol.47. P.351–368.
- Phillips D.W. 1981. Life-history features of the marine intertidal limpet *Notoacmea scutum* (Gastropoda) in Central California // Marine Biology. Vol.64. P.95–103.
- Richardson C.A., Crisp D.J., Runham N.W. 1980. Factors influencing shell growth in *Cerastoderma edule* // Proceedings of the Royal Society of London. Bd.210. P.513–531.
- Roberts D.J., Hughes R.N. 1980. Growth and reproductive rates of *Littorina rudis* from three contrasted shores in North Wales, UK // Marine Biology. Vol.58. P.47–54.
- Roepstorf P., Sitnikova T.Ya. 2006. On the reproduction and growth of some endemic gastropods of Lake Baikal // Hydrobiologia. Vol.586(S). P.115–127.
- Semmens J.M., Pecl G.T., Villanueva R., Jouffre D., Sobrino I., Wood J.B. and Rigby P.R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology // Marine and Freshwater Research. Vol.55. No.4. P.367–377.
- Sitnikova T., Roepstorf P., Riedel F. 2001. Reproduction, duration of embryogenesis, egg capsules and protoconchs of gastropods of the family Baicaliidae (Caenogastropoda) endemic to Lake Baikal // Malacologia. Vol.43. No.1. P.59–85.
- Vincent B., Vaillancourt G. 1981. Methode de determination de l'age, longevite et croissance annuelle de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Quebec) // Canadian Journal of zoology. Vol.59. P.982–985.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. 2001. A general model for ontogenetic growth // Nature. Vol.413. P.628–631.

Принято к печати 20 апреля, 2007 г.

Электронная версия опубликована 25 мая 2007 г.