

П. В. Головин, М. В. Иванов, Т. С. Иванова, Д. Л. Лайус

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.*

В результате сравнительного литературного обзора методик определения возраста для дальнейшей работы был выбран метод анализа сагиттальных отолитов. Данный метод использовался для оценки возраста трехиглой колюшки из Белого моря. Сходное соотношение возрастных групп при анализе экспериментальной выборки разными операторами позволяет полагать, что для оценки возрастной структуры популяций достаточно небольшого количества просмотров материала, при этом операторы должны быть предварительно обучены. В случае, когда требуется точное определение индивидуального возраста, необходимо увеличивать число повторностей. Библиогр. 23 назв. Ил. 11. Табл. 4.

Ключевые слова: возраст, отолиты, трехиглая колюшка, методика.

P. V. Golovin, M. V. Ivanov, T. S. Ivanova, D. L. Lajus

DETERMINATION OF AGE IN THREE-SPINED STICKLEBACK *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; pasha-golovin@yandex.ru, ivmisha@gmail.com, tut2000@gmail.com, dlajus@gmail.com

A comparative literature review on methods of age reading in fishes, suggests that the technique based on study of growth rings on sagittal otoliths is the most promising for three-spined stickleback. This technique was used to study the variability of the White Sea stickleback age estimates by different operators. Similarity of age structure of the experimental sample obtained by four operators suggests that in order to correctly describe age structure of population, a preliminary training of operators is an obligatory component of analysis. For studies requiring precise determination of individual age, it is necessary to made several replicates of the analysis to reduce sampling error. Refs 23. Figs 11. Tables 4.

Keywords: age, otolith, stickleback, method.

Введение

Трехиглая колюшка является массовым эврибионтным видом Белого моря, который в периоды высокой численности играет большую роль в экосистемах. За последние 130 лет численность колюшки в Белом море неоднократно претерпевала колебания — «волны жизни», которые, возможно, обусловлены изменениями климата. [1]. Для изучения роли этого вида в экосистеме и причин изменения его численности важно иметь детальное представление о росте и демографической структуре популяций, а необходимым условием для этого является правильное определение возраста.

Определение возраста у рыб обычно является довольно сложной задачей, для ее решения используются различные методики, и методику часто приходится специально адаптировать для каждого вида с учетом задач исследования.

Целью данной работы являлась отработка методики определения возраста трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из Белого моря.

П. В. Головин (pasha-golovin@yandex.ru), М. В. Иванов (ivmisha@gmail.com), Т. С. Иванова (tut2000@gmail.com), Д. Л. Лайус (dlajus@gmail.com): Санкт-Петербургский государственный университет; Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

* Санкт-Петербургский государственный университет (грант № 1.0.134.2010).

В рамках этой цели поставлены следующие задачи.

1. Отработать методику определения возраста колюшки по отолитам.
2. Оценить надежность определения возраста по отолитам.

Анализ литературы: определение возраста рыб по регистрирующим структурам

Существует два принципиально различных способа определения возраста у рыб — по анализу регистрирующих структур, когда возраст определяют по зонам, обусловленным сезонными изменениями, имеющими циклический характер [2, 3], и с помощью физиологических методов — по уровню содержания в тканях метаболитов, образующихся в процессе старения [4, 5]. Первый способ распространен гораздо шире. Для определения возраста чаще всего используются чешуи, жаберные крышки, позвонки, грудные плавники и отолиты [6]. Ниже мы рассмотрим методики определения возраста по плавникам и отолитам, примененные на колюшке. Чешуя, которая также часто используется для анализа возраста у рыб, у колюшки отсутствует.

Согласно методике определения возраста рыбы по поперечным срезам лучей плавников [7], лучи заливаются эпоксидной смолой и разрезаются у основания.

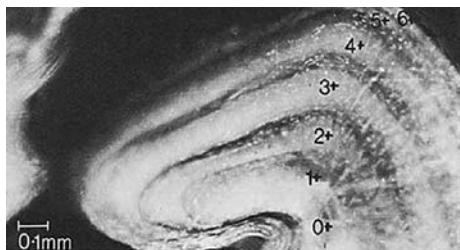


Рис. 1. Поперечный срез луча плавника шестилетней кумжи в отраженном свете

Цифрами обозначены ежегодные летние приросты.

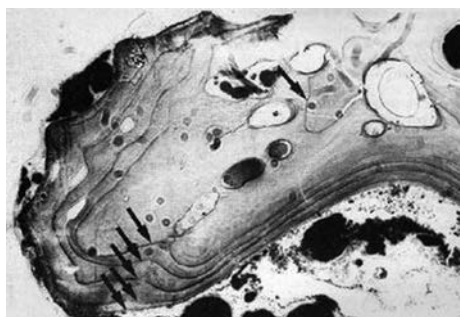


Рис. 2. Поперечный срез луча плавника трехлетней колюшки

Стрелками обозначены границы годовых приростов.

Затем шлиф прикрепляется в глицероле на пластинку, просмотр осуществляется при 40-кратном увеличении на черной подложке в свете, проходящем через пластинку перпендикулярно оптической оси микроскопа. На черной подкладке непрозрачные летние зоны роста кажутся белыми, а прозрачные зимние — черными (рис. 1). Летнее и зимнее кольца совместно дают один год. Автор методики в своей работе отметил высокий уровень совпадения оценок возраста по лучам и размерно-частотному распределению.

Эта методика была успешно апробирована на трехиглой и девятииглой колюшке из разных частей Финноскандии [8, 9]. Лучи плавников разрезали у основания и выдерживали в 1,2-пропандиоле для увеличения контрастности. Затем кости высушивали и прокрашивали раствором красителя нейтрального красного с добавлением уксусной кислоты, годовичные кольца просматривали под микроскопом. Лучи также можно заливать метилметакрилатом и выдерживать в растворе Ричардсона — смеси азура синего и метиленового синего в соотношении 1:1 [10] (рис. 2).

Помимо лучей плавников, при определении возраста колюшек использовались сагиттальные отолиты. Исследователи отметили, что для части выборки по лучам и отолитам были получены сходные оценки возраста¹. Как недостаток методов определения возраста по лучам плавников и отолитам были указаны большие затраты времени. Авторы отметили, что включение метода изотопного анализа отолитов по соотношению стронция и кальция [11] может объяснить индивидуальную изменчивость рыб, обусловленную средой обитания, ростом и жизненными стратегиями, связанными с варьированием возрастов.

В 1950 г., основываясь на опыте исследователей по определению возраста разных костных рыб по отолитам, Джонс и Хайнс [12] разработали методику определения возраста для европейского угря, трехиглой и девятииглой колюшки. Рыбы предварительно хранились в течение трех недель в спирте, так как формалин, даже будучи нейтральным (10–12%), разрушал отолиты за две-три недели. Вынутые сагиттальные отолиты выдерживали в спирте в течение 3–5 мин, а затем 5 мин в креозоте. Отолиты заливали в канадский балзам. При просмотре материала исследователи использовали отраженный свет и полагали, что прозрачная, т. е. темная при просмотре в проходящем свете зона формируется с июня по сентябрь включительно. Светлые зоны замедленного роста формируются с осени по весну. Зоной, образованной в первое лето, является ядро, или нуклеус. Эта область может быть видна и как светлая, и как темная. Через некоторое время, в течение лета, формируется темная зона интенсивного роста. Со временем, эта область перестает быть хорошо различимой, так как нуклеус с возрастом теряет прозрачность. По окончании зимы формируется прозрачное кольцо роста. Темные и светлые кольца попарно дают один год (рис. 3). Подобного подхода при анализе колец придерживались в работе по биологии трехиглой колюшки из водохранилища Раундвуд, Ирландия [13].

Судя по интерпретации Тиллера [14], вполне возможно, что Джонс и Хайнс включают в понятие «ядро» еще и первую непрозрачную зону вокруг ядра, образующуюся в первое лето жизни. Для сравнения Хрусталева и Павлов [15] пишут, что

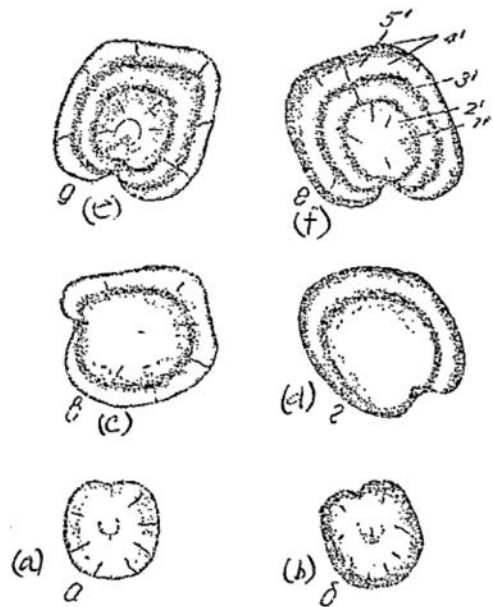


Рис. 3. Отолиты колюшки разных возрастов (в отраженном свете):

a (a) — отолит сеголетка 0+; *b* (b) — отолит годовика 1; *в* (c) — отолит двухлетка 1+; *г* (d) — отолит двухгодовика 2; *д* (e) — отолит трехлетка 2+; *е* (f) — отолит трехгодовика 3. 1' — ядро отолита; 2' — первая матовая зона, прилегающая к ядру; 3' — прозрачная темная зона замедленного роста; 4' — годовичное кольцо; 5' — матовая зона усиленного роста [14].

¹ Сравнение оценок возраста было проведено по части выборки, так как определение возраста многих образцов по отолитам было затруднено из-за деградации структуры, связанной с длительным хранением рыб в формалине.

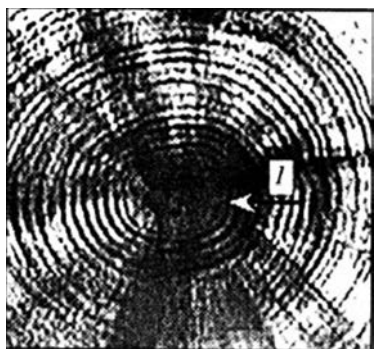


Рис. 4. Структура сагиттального отолита трехиглой колюшки
1 — нуклеус (стрелка указывает на его край).

в проходящем свете нуклеус кажется прозрачным, и он окружен темным кольцом — краем нуклеуса. Но при этом измеряют радиус нуклеуса как расстояние от зачатка до края первого непрозрачного кольца (рис. 4).

В исследовании по возрасту, росту и темпам питания трехиглых колюшек из уэльского оз. Фронгок [16] отолиты после промывки в воде и спирте помещали в креозот на 10–15 мин. Затем отолиты целиком заключали в канадский бальзам и просматривали на черной подложке в отраженном свете при увеличении $\times 40$. Автором была отмечена высокая четкость годовичных колец отолитов².

В исследовании, проведенном нами, в качестве используемой регистрирующей структуры были выбраны сагиттальные отолиты. Преимущество метода определения возраста по отолитам перед методом определения возраста по лучам плавников заключается в возможности выявления возрастных колец без приготовления срезов.

Материал и методика

Пробы отолитов были собраны в нерестовый период 22 июня 2011 г. в Белом море около побережья Соловецких островов. Выборка состояла из 58 экз. трехиглой колюшки. После поимки рыб фотографировали в кювете с сантиметровой линейкой для масштаба. Длину рыб определяли на компьютере уже по фотографиям, измерения осуществлялись в миллиметрах с точностью до десятых долей. Пол рыб определяли по окраске: в период нереста брюшко у самцов приобретает красный оттенок, глаза становятся ярко-синими, в то время как окраска самок меняется незначительно. В случае возникновения сложностей при определении пола по окраске проводили вскрытия, в ходе которых определялся тип гонад. Пробы хранили в 70%-ном спирте. В лаборатории у рыб отрезали головы и вываривали их в 2%-ном растворе NaOH при температуре более 40°C до отделения мягких тканей от костей. Затем отолиты извлекали и высушивали. В дальнейшем все отолиты просматривали в растворе глицерина с помощью микроскопа МББ-1А при увеличении $\times 20$ и фотографировали.

Были сделаны фотографии правого и левого сагиттальных отолитов. Для того чтобы оценить размеры колец на начальных этапах онтогенеза, фотографии анализируемых отолитов сравнивали с двумя фотографиями отолитов сеголетков, возраст которых составлял около шести недель (рис. 5).

В эксперименте по определению возраста участвовали 4 оператора, имеющие

² Сложно сказать, обусловлена ли высокая четкость отолитов в этом случае «правильной» обработкой структур. Возможно, изъятие и приготовление отолитов происходило сразу после поимки рыбы, без консервации. Но, так или иначе, многие авторы — Вундш [17], Хорнуолд [18], Фрост [19], Джонс и Хайнс [12] при определении возраста разных видов рыб, в том числе и трехиглой колюшки, использовали креозот. Обобщив эти данные, можно предположить, что обработка креозотом позволяет получить для исследования образцы высокого качества.

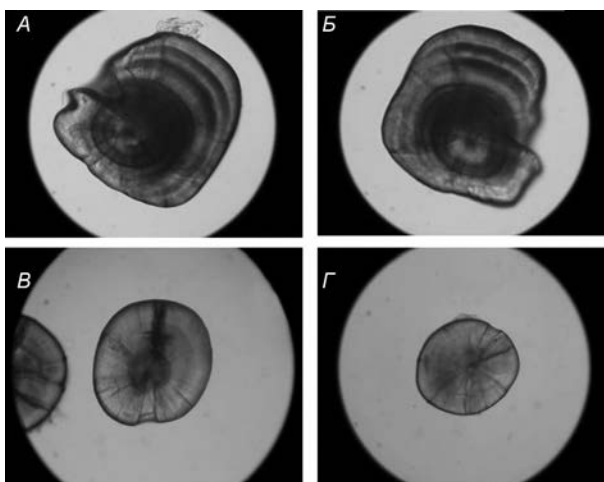


Рис. 5. Набор отолидов для определения возраста (А, Б — пара отолидов 3-летней колюшки, В — отолид крупного сеголетка, Г — отолид мелкого сеголетка)

опыт определения возраста по разным регистрирующим структурам, но специального обсуждения между участниками о подходе при анализе структур не проводилось. Каждый оператор трижды просматривал выборку с интервалом в один день, чтобы избежать запоминания порядка отолидов в выборке.

В качестве оценки возраста данного оператора использовали наиболее частое значение из трех повторностей — модальную оценку возраста (МОВ). В трех сериях просмотров получить моду не удалось, так как при каждом повторе оператор оценивал возраст по-разному. Эти случаи были исключены из анализа. Также в исследовании использовали общую модальную оценку возраста каждой рыбы по измерениям всех операторов (ОМВ).

Для того чтобы исключить из анализа изменчивость оценок, обусловленную различиями в возрастах рыб, применяли стандартизированную оценку возраста, которую рассчитывали по формуле:

$$\delta_i = x_i - \bar{x},$$

где δ_i — отклонение оценки от среднеарифметического возраста, x_i — возраст рыбы, определенный оператором в одном из просмотров, \bar{x} — среднеарифметический возраст рыбы по всем измерениям операторов.

Результаты

Возрастной и размерный состав экспериментальной выборки и различия определения возраста между операторами. На основе общей модальной оценки возраста рыбы были выделены пять возрастных групп колюшки, подсчитано число рыб в каждой группе и определен размерный диапазон каждой модальной группы (табл. 1).

По данным таблицы видно, что в выборке самки в целом крупнее самцов и среди самцов отсутствуют особи старших возрастов.

Таблица 1. Характеристика возрастных групп колюшки

ОМВ	<i>n</i>	Рыбы с неопределенным полом	<i>n</i>	Самцы	<i>n</i>	Самки
1	16	35,5–53,5	5	43,3–51,3	–	–
2	7	46,6–56,5	8	49,3–61,2	6	60,0–73,9
3	–	–	1	57,4	12	60,0–72,9
4	–	–	–	–	2	69,2–71,3
5	–	–	–	–	1	73,5

Примечание. ОМВ — общая модальная оценка возраста каждой рыбы по измерениям всех операторов, *n* — число рыб в каждой группе.

Для исследования различий между операторами в определении возрастного состава выборки для каждого оператора было построено отдельное распределение на основе МОВ. Распределения объединялись в диаграмму с общей сортировкой данных по возрастным группам рыб для визуального сравнения операторских возрастных структур выборки (рис. 6). Затем оценивали степень сходства операторов по распределению оценок возраста в выборке с помощью критерия однородности χ^2 . Достоверных различий не обнаружено ($\chi^2 = 0,922938$, $p = 0,95$).

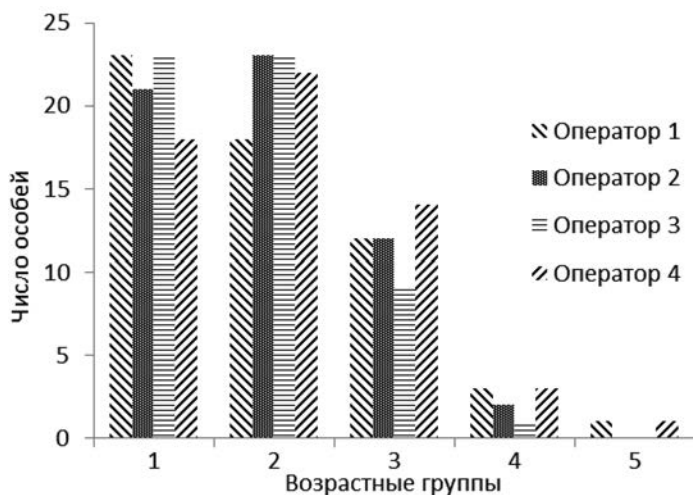


Рис. 6. Оценки возрастного состава выборок по данным разных операторов

Различия в оценке возраста разными операторами. По модальным оценкам возраста рыб было посчитано число несовпадений между операторами. В зависимости от того, у скольких операторов МОВ по рыбе не совпали, особям присваивали уровень несовпадения. Максимальное наблюдаемое число несовпадающих оценок

для рыбы было равно трем, минимальное — единице, а в случае полного согласия в оценках рыбе присваивался условный уровень несовпадения, равный нулю. Число несовпадений рассчитывали как для всех рыб вместе (рис. 7), так и для рыб каждой возрастной группы в отдельности (рис. 8).

Полученные данные показывают, что оценки возраста большей части особей (62%) разными операторами совпадают. В основном это рыбы, возраст которых оценивается как 1 год и 2 года. С увеличением возраста рыбы доля несовпадений растет. У рыб возрастом 3 года совпадения составляют 46%, а у рыб возрастом 4 и 5 лет полного согласия в оценках нет ни по одной рыбе.

Для того чтобы определить, чем обусловлено варьирование оценок возраста рыб, был проведен многофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). В качестве факторов были использованы «Оператор» и «Повторность», источником ошибки при таком формате дисперсионного анализа были межиндивидуальные различия между рыбами. Чтобы исключить влияние изменчивости самих рыб, все оценки возраста стандартизировали (см. разд. «Материал и методика») (табл. 2).

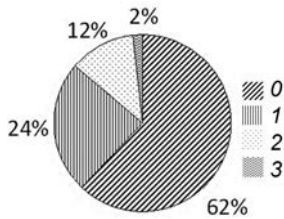


Рис. 7. Доля несовпадений при определении возраста разными операторами у колюшки в экспериментальной выборке ($n = 58$):

0 — полное согласие по оценкам для рыбы (несовпадения отсутствуют); 1 — оценка одного оператора отличается от оценок остальных; 2 — оценки двух операторов отличаются от остальных, но совпадают друг с другом; 3 — оценки двух из четырех операторов отличаются от других, а также различаются между собой.

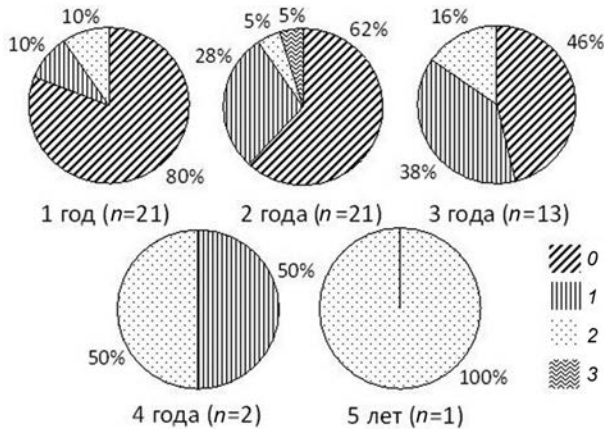


Рис. 8. Доли несовпадений при определении возраста разными операторами у колюшки различного возраста ($n = 58$):

0 — полное согласие по оценкам для рыбы (несовпадения отсутствуют); 1 — оценка одного оператора отличается от оценок остальных; 2 — оценки двух операторов отличаются от остальных, но совпадают друг с другом; 3 — оценки двух из четырех операторов отличаются от других, а также различаются между собой.

Таблица 2. Факторы изменчивости оценок возраста колюшки (стандартизированный возраст) по трем повторностям

Фактор	Доля объясненной дисперсии, %	Уровень значимости (p-level)
«Оператор»	3,05	$p < 0,01$
«Повторность»	2,95	$p < 0,01$
Взаимодействие «Оператор» — «Повторность»	6,94	$p < 0,01$
Остаточная вариация (изменчивость между особями рыб)	87,03	—

Отмечено, что у разных операторов заметно различались паттерны определения возраста, описывающие различия между тремя повторностями (рис. 9). Достоверное влияние на результаты оказывал не только фактор «Оператор», но и фактор «Повторность», а также взаимодействие между ними.

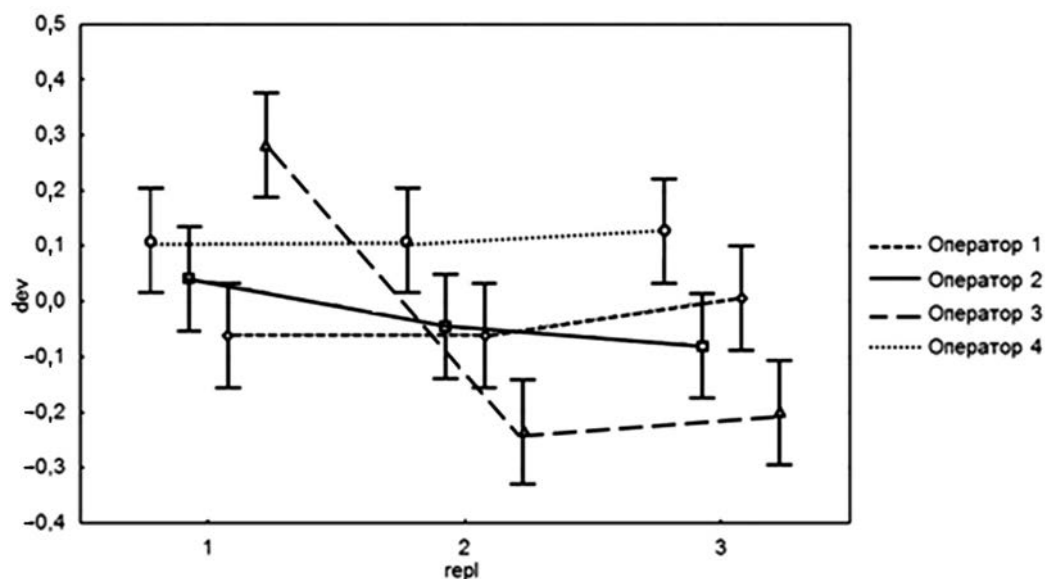


Рис. 9. Результаты дисперсионного анализа по трем повторностям (возраст рыб стандартизирован)

dev — отклонение от среднего выборочного, repl — номер просмотра. То же для рис. 10.

На основании сравнения паттернов линий, соединяющих на рисунке средние по повторностям операторов стандартизированные оценки, первая повторность была признана основным источником ошибки и исключена из дальнейшего анализа (рис. 10). В отличие от случая с тремя повторностями при дисперсионном анализе, включающем две повторности, влияние фактора «Повторность», а также его взаимодействие с фактором «Оператор» не выявлялись (табл. 3).

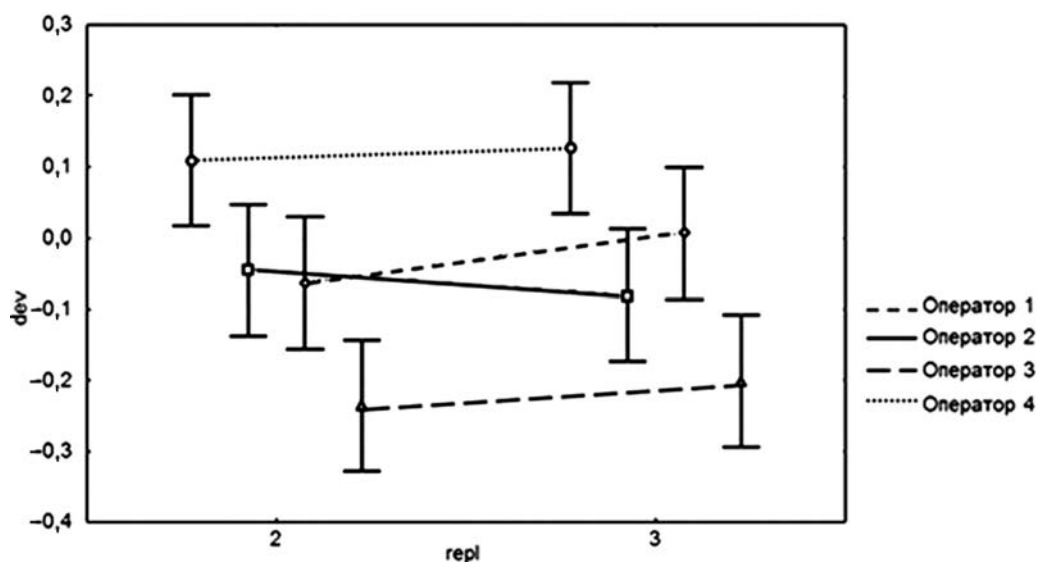


Рис. 10. Результаты дисперсионного анализа по второй и третьей повторностям (возраст рыб стандартизирован)

Таблица 3. Факторы изменчивости возраста колюшки (первая повторность исключена, возраст рыб стандартизирован)

Фактор	Доля дисперсии, %	Уровень значимости, p-level
«Оператор»	10,1	$p < 0,01$
«Повторность»	0,08	$p = 0,52$
Взаимодействие «Оператор» — «Повторность»	0,2	$p = 0,73$
Остаточная вариация (изменчивость рыб)	89,5	

По результатам post-hoc теста, который определяет достоверность различий между парами операторов, практически все операторы достоверно различались между собой (табл. 4). Это говорит о том, что разные операторы склонны в целом несколько по-разному оценивать возраст одних и тех же рыб.

Таблица 4. Результаты попарных сравнений определения возраста разных операторов (приведены значения post-hoc теста Tukey)

	Оператор 1	Оператор 2	Оператор 3	Оператор 4
Оператор 1		0,884293	0,000335	0,010086
Оператор 2	0,884293		0,005468	0,000722
Оператор 3	0,000335	0,005468		0,000008
Оператор 4	0,010086	0,000722	0,000008	

Обсуждение

Из проведенного анализа литературы следует, что наиболее распространенными методами определения возраста колюшки по регистрирующим структурам являются методы определения возраста по отолитам и по лучам плавников. Оба метода основаны на считывании летних и зимних зон роста, проявляющихся в виде колец. На наш взгляд, преимущество метода определения возраста по отолитам заключается в возможности рассмотрения колец на целом отолите, без обязательного приготовления срезов. Это позволяет сделать методику менее трудоемкой.

Основной трудностью при определении возраста рыб является то, что далеко не всегда кольца отражают только сезонные изменения роста. В частности, при изучении влияния дефицита питания на прозрачность отолитов молоди трески [20] исследователи отметили, что индивидуальная изменчивость отолитов может быть обусловлена разным рассеиванием света через прозрачные зоны отолита, расположенные по соседству от наблюдаемых зон. Эксперимент проводился с октября по июнь³, рыб содержали при стабильной температуре и в условиях дефицита питания, затем возвращали в условия с меняющейся температурой и полноценным рационом. В данном случае исследователям удалось сформировать ложные кольца в период замедленного роста. Возможно, в случаях, когда рыбы попадают в относительно плохие условия в летний период, есть вероятность формирования кольца, которое при определении возраста можно принять за зимнее. Особенно высока такая вероятность в последние годы жизни, когда кольца очень узкие. Очевидно, что такую возможность необходимо иметь в виду, но без специальных экспериментов нельзя предложить надежного метода, который позволял бы отличить зимнее кольцо от сформировавшегося в неблагоприятных условиях в летний период.

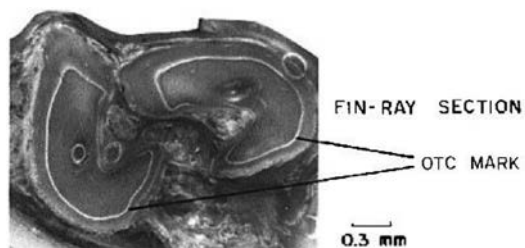


Рис. 11. Срез луча плавника змеезуба *Ophiodon elongates*

OTC MARK — окситетрациклиновые метки [21].

структура не может быть извлечена в ходе эксперимента. С красителями легко работать, они формируют четкие отметки, просматривающиеся в ультрафиолетовом свете (рис. 11). Очевидно, однако, что использование подобного подхода возможно далеко не всегда.

Автор также обращает внимание на то, что некоторые важные особенности популяций могут остаться неотмеченными в случае отсутствия сведений о существовании рыб еще больших возрастов [21]. Например, в 1992 г. на оз. Дризл в Канаде

³ По-видимому, отолиты были относительно прозрачными, так как исследование проводилось в период замедленного роста.

были обнаружены колюшки, возраст которых доходил до 8 лет [10]. Адаптации к выживанию отдельных популяций при изменении внешних условий могут проявляться в изменении возраста созревания, темпа роста, числа репродуктивных лет и плодовитости. В таких случаях вполне вероятно, что восприятие колец отолитов оператором будет отличаться от их восприятия у рыб из других популяций, что требует корректировки методики [21].

Все вышесказанное необходимо иметь в виду как возможный источник ошибок, но полностью избежать их довольно сложно, поскольку в большинстве случаев исследователям приходится работать в условиях, когда истинный возраст рыб определить невозможно. Поэтому в настоящей работе мы уделили основное внимание сравнению особенностей определения возраста разными операторами.

В ходе сравнения модальных оценок возраста разных операторов были выявлены несовпадения, которых с увеличением возраста рыб становится все больше. Различия в оценках между операторами могут быть обусловлены различной интерпретацией длительности периодов времени, необходимых для формирования последней ростовой зоны [22]. Сложности в определении возраста рыб, особенно старших возрастов, также могут быть связаны с частыми ложными кольцами, образование которых, возможно, обусловлено перемещениями рыбы из теплых вод в холодные в течение одного сезона [23].

Первый просмотр оказался основным источником ошибки повторности, и при его исключении различия оценок в повторностях стали недостоверными. Это говорит о том, что для каждого оператора, осваивающего методику, первая повторность является подготовительной. И для того чтобы избежать значительных различий в оценках между первой повторностью и последующими, целесообразно предварительно уделить особое внимание теоретической подготовке для формирования окончательного подхода к изучению структуры.

При дисперсионном анализе была отмечена высокая индивидуальная изменчивость оценок, сохранившаяся даже после стандартизации возраста. Эта изменчивость может быть обусловлена разным состоянием регистрирующих структур и мнениями операторов.

Несмотря на довольно высокий процент несовпадения у разных операторов и возможные ошибки определения, соотношение возрастных групп выборки у разных операторов оказалось сходным. Соотношение разных возрастных групп в целом оказалось не очень чувствительным к особенностям операторов, так как различия между ними в значительной степени случайны и компенсируются. В связи с этим можно предположить, что для оценки возрастной структуры популяций возможно использовать менее надежную, но в то же время и менее трудоемкую методику определения возраста. Например, оператор может просматривать выборку меньшее число раз, предварительно уделяя больше внимания литературным данным по определению возраста, и обучению.

С другой стороны, в тех случаях, когда важно знать индивидуальный возраст как можно точнее, например, для физиологических и паразитологических исследований, имеет смысл делать большее число просмотров для того, чтобы снизить изменчивость оценок возраста в результате различия оценок одного и того же оператора. Предварительно, отолиды можно подвергать обработке креозотом для повышения контрастности колец отолита и снижения вероятности ошибки при просмотре.

Выводы

1. Судя по литературным данным, отолиты и лучи плавников являются достаточно надежными структурами для определения возраста колюшки. Они используются как по отдельности, так и совместно. Преимущество метода определения возраста по отолитам связано с возможностью считывания сезонных колец без приготовления срезов.

2. Изменчивость, обусловленная различием оценок в разных повторностях у операторов, в основном приходится на первое измерение. Если первую повторность исключить из анализа, то фактор «повторность» становится недостоверным. Следовательно, для повышения надежности методики необходим период «привыкания» оператора к материалу.

3. При определении возраста отмечены достоверные различия, связанные с индивидуальными особенностями операторов. Эта изменчивость, однако, невелика по сравнению с индивидуальными различиями между рыбами.

4. Изменчивость оценки возраста рыб повышается у старших возрастных групп.

5. Несмотря на достоверные индивидуальные различия в определении возраста между разными операторами, результаты определения соотношений возрастов в выборке практически не различаются для разных операторов. Поэтому при описании возрастной структуры популяции возможно сокращение числа просмотров при том, что операторы должны быть предварительно обучены.

6. При доработке методики следует уделить особое внимание условиям хранения материала и технологии подготовки структур к просмотру.

Литература

1. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. Вып. 4. С. 43–52.
2. Menon M. D. The use of bones other than otoliths in determining the age and growth-rate of fishes // J. du Cons. 1950. Vol. 16, N 3. P. 311–335.
3. Hideaki Y. On the rings formed on scale, vertebral centrum and otolith of the same individual fish *Scombro pschilodipteroides* and *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Japanese Soc. Scient. Fish. Bull. 1940. Vol. 8, N 6. P. 298–300.
4. Patnaik B. K., Mahapatro N., Jena B. S. Ageing in Fishes // Gerontology. 1994. Vol. 40. P. 113–132.
5. Brunk U. T., Terman A. Lipofuscin: Mechanisms of age-related accumulation and influence on cell function // Free Radic. Biol. Med. 2002. P. 611–619.
6. Fitch J. E. Age Composition of the Southern California catch of Pacific Mackerel 1939–40 through 1950–51 // State of California Department of fish and game, Bureau of Marine Fisheries, Fish Bull. 1951. N 83. P. 13.
7. Shirvell C. S. Validity of fin-ray ageing for brown trout // J. Fish Biol. 1981. Vol. 18. P. 377–383.
8. DeFaveri J., Shikano T., Merilä J. Geographic variation in age structure and longevity in the Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*) // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, N 7. e102660.
9. DeFaveri J., Merilä J. Variation in age and size of Fennoscandian Three-Spined Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // PLoS ONE. 2013. Vol. 8. e80866.
10. Reimchen T. E. Extended longevity in large-bodied Stickleback, *Gasterosteus*, population // Canadian Field-Naturalist. 1992. Vol. 106, N 1. P. 122–125.
11. Arai T., Goto A., Miyazaki N. Growth history and migration of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Otsuchi Bay, northeastern Japan // Ichthyol. Res. 2003. Vol. 50. P. 90–93.
12. Jones J. W., Hynes H. B. N. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris* as shown by their otoliths // J. Anim. Ecol. 1950. Vol. 19. P. 59–73.
13. Dauod H. A., Bolger T., Bracken J. J. Studies on the stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Ireland // Irish Fisheries Investigations. Ser. A. 1985. N 27. P. 1–16.

14. Tiller I. V. Age and growth rate of three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Lake Dal'nee // *Izvestiya TINRO*. 1972. P.219–225.
15. Khrustaleva A. M., Pavlov D. A. Features of otolith morphology in the young of several fish species from the White Sea // *J. Ichthyol.* 2000. Vol. 40, N 8. P.625–636.
16. Allen J. R. M., Wootton R. J. Age, growth and rate of food consumption in an upland population of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // *J. Fish Biol.* 1982. Vol. 21. P.95–105.
17. Wundsch H. H. Neue Beiträge zu der Frage nach dem Alter und Wachstum des Aales // *Z. Fisch.* 1916. Vol. 18. P.55–88.
18. Hornyold A. G. The age and growth of some eels from a Small Worcestershire Pond // *J. Royal Microscop. Society*. 1922. Vol. 42. Is. 1. P.9–26.
19. Frost W. E. The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere Catchment // *J. Anim. Ecol.* 1945. Vol. 14, N 1. P.26–36.
20. Restricted fish feeding reduces cod otolith opacity / Høie H., Folkvord A., Mosegaard H., Li L., Worsøe Clausen L. A., Norberg B., Geffen A. J. // *Applied Ichthyology*. 2007. P.1–6.
21. Beamish R. J., McFarlane G. A. The forgotten requirements for Age validation in fisheries Biology // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1983. Vol. 112, N 6. P.735–743.
22. Yragina N. A., Bogstad B., Kovalev Y. A. Variability in cannibalism in Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*) during the period 1947–2006 // *Mar. Biol. Research*. 2009. Vol. 5. P.75–85.
23. Trout G. C. The Bear Island cod: migrations and movements // *Fish. Invest. London*. 1957. Ser. 2. Vol. 21, N 6. P.1–51.

References

1. Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. “Volny zhizni” belomorskoi koliushki [“Waves of Life” of the White Sea stickleback]. *Priroda* [The Nature], 2013, issue 4, pp. 43–52. (In Russian)
2. Menon M. D. The use of bones other than otoliths in determining the age and growth-rate of fishes. *J. du Cons.*, 1950, vol. 16, no. 3, pp. 311–335.
3. Hideaki Y. On the rings formed on scale, vertebral centrum and otolith of the same individual fish *Scombro pschilodipteroides* and *Theragra chalcogramma* (Pallas). *Japanese Soc. Scient. Fish. Bull.*, 1940, vol. 8, no. 6, pp. 298–300.
4. Patnaik B. K., Mahapatro N., Jena B. S. Ageing in Fishes. *Gerontology*, 1994, vol. 40, pp. 113–132.
5. Brunk U. T., Terman A. Lipofuscin: Mechanisms of age-related accumulation and influence on cell Function. *Free Radic. Biol. Med.*, 2002, pp. 611–619.
6. Fitch J. E. Age Composition of the Southern California catch of Pacific Mackerel 1939–40 through 1950–51. *State of California Department of fish and game, Bureau of Marine Fisheries, Fish Bull.*, 1951, no. 83. 13 p.
7. Shirvell C. S. Validity of fin-ray ageing for brown trout. *J. Fish Biol.*, 1981, vol. 18, pp. 377–383.
8. DeFaveri J., Shikano T., Merilä J. Geographic variation in age structure and longevity in the Nine-spined Stickleback (*Pungitius pungitius*). *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 7: e102660.
9. DeFaveri J., Merilä J. Variation in age and size of Fennoscandian Three-Spined Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *PLoS ONE*, 2013, vol. 8: e80866.
10. Reimchen T. E. Extended longevity in large-bodied Stickleback, *Gasterosteus*, population. *Canadian Field-Naturalist*, 1992, vol. 106, no. 1, pp. 122–125.
11. Arai T., Goto A., Miyazaki N. Growth history and migration of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Ichthyol. Res.*, 2003, vol. 50, pp. 90–93.
12. Jones J. W., Hynes H. B. N. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris* as shown by their otoliths. *J. Anim. Ecol.*, 1950, vol. 19, pp. 59–73.
13. Dauod H. A., Bolger T., Bracken J. J. Studies on the stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Ireland. *Irish Fisheries Investigations. Series A*, 1985, no. 27, pp. 1–16.
14. Tiller I. V. Age and growth rate of three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Lake Dal'nee. *Izvestiya TINRO*, 1972, pp. 219–225.
15. Khrustaleva A. M., Pavlov D. A. Features of otolith morphology in the young of several fish species from the White Sea. *Journal of Ichthyology*, 2000, vol. 40, no. 8, pp. 625–636.
16. Allen J. R. M., Wootton R. J. Age, growth and rate of food consumption in an upland population of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, 1982, vol. 21, pp. 95–105.
17. Wundsch H. H. New reports to the question of the age and growth of the eel. *Z. Fisch.*, 1916, vol. 18, pp. 55–88. (In German)

18. Hornyold A. G. The age and growth of some eels from a Small Worcestershire Pond. *Journal of the Royal Microscopical Society*, 1922, vol. 42, issue 1, pp. 9–26.
19. Frost W. E. The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere Catchment. *Journal of Animal Ecology*, 1945, vol. 14, no. 1, pp. 26–36.
20. Høie H., Folkvord A., Mosegaard H., Li L., Worsøe Clausen L. A., Norberg B., Geffen A. J. Restricted fish feeding reduces cod otolith opacity. *Applied Ichthyology*, 2007, pp. 1–6.
21. Beamish R. J., McFarlane G. A. The forgotten requirements for Age validation in fisheries Biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1983, vol. 112, no. 6, pp. 735–743.
22. Yaragina N. A., Bogstad B., Kovalev Y. A. Variability in cannibalism in Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*) during the period 1947–2006. *Marine Biology Research*, 2009, vol. 5, pp. 75–85.
23. Trout G. C. The Bear Island cod: migrations and movements. *Fish. Invest.*, London, 1957, ser. 2, vol. 21, no. 6, pp. 1–51.

Статья поступила в редакцию 12 декабря 2014, принята 26 марта 2015 г.

Сведения об авторах:

Головин Павел Валерьевич — студент
Иванов Михаил Валерьевич — кандидат биологических наук, старший преподаватель
Иванова Татьяна Сослановна — ассистент
Лайус Дмитрий Людвигович — кандидат биологических наук, доцент

Golovin Pavel V. — student
Ivanov Mikhail V. — Ph.D., Senior Lecturer
Ivanova Tatiana S. — Assistant Professor
Lajus Dmitry L. — Ph.D., Associate Professor