

Научная статья
УДК 591.1:591.16
doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.014

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *MACOMA CALCAREA* (GMELIN, 1791) В РАЙОНАХ С РАЗНЫМ ГИДРОЛОГИЧЕСКИМ РЕЖИМОМ

Алёна Эдуардовна Носкович

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, г. Мурманск, Россия
noskovich@mmbi.info

Аннотация

Изучено влияние изменений условий окружающей среды на репродуктивные циклы донных организмов (половую структуру, размер наступления половой зрелости, стадии зрелости гонад, размеры ооцитов) двустворчатого моллюска *Macoma calcaria* в западной части архипелага Шпицберген (залив Грён-фьорд) и восточной части Баренцева моря (прибрежье архипелага Новая Земля). В поселении *M. calcaria* в более тепловодном заливе Грён-фьорд наблюдались интенсивные репродуктивные процессы. В этом районе самки достигают половой зрелости при меньшей длине раковины, чем самцы и особи из других районов Баренцева моря; по соотношению полов самки доминируют над самцами, отмечено большое количество молоди. Самки на стадии нереста обнаружены только у Новой Земли. Диаметр ооцитов варьировал от 30 до 200 мкм в зависимости от стадии зрелости. У моллюсков *M. calcaria* период размножения растянут во времени в обоих районах исследований.

Ключевые слова:

двустворчатый моллюск, *Macoma calcaria*, особенности размножения, залив Грён-фьорд, прибрежье архипелага Новая Земля

Original article

SEXUAL STRUCTURE OF SETTLEMENTS OF THE BIVALVE MOLLUSKS *MACOMA CALCAREA* (GMELIN, 1791) IN AREAS WITH DIFFERENT HYDROLOGICAL REGIMES

Alena E. Noskovich

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
noskovich@mmbi.info

Abstract

The influence of changes in environmental conditions on the reproductive cycles of benthic organisms (sexual structure, size of puberty, stages of gonad maturity, oocyte size) of the bivalve mollusk *Macoma calcaria* in the western part of the Spitsbergen archipelago (Grenfjord Bay) and the eastern part of the Barents Sea (coastal archipelago) was studied (New Earth). In a settlement of *M. calcaria* in the warmer waters of Grenfjord, intensive reproductive processes were observed. In this area, females reach sexual maturity with a shorter shell length than males and individuals from other areas of the Barents Sea; In terms of sex ratio, females dominate over males, and a large number of juveniles are noted. Females at the spawning stage were found only near Novaya Zemlya. The diameter of the oocytes varied from 30 to 200 µm depending on the stage of maturity. In the mollusks *M. calcaria*, the breeding season is extended in time in both study areas.

Keywords:

bivalve, *Macoma calcaria*, reproduction features, Grenfjord Bay, coast of the Novaya Zemlya archipelago

Введение

Арктические морские экосистемы претерпевают серьезные быстрые изменения в связи с климатическими трансформациями. Сведений о влиянии данных изменений на репродуктивные циклы животных крайне мало (Invariont ..., 2021). На примере одного из массовых видов двустворчатых моллюсков – *Macoma calcaria* – рассмотрим, влияют ли совокупные эффекты потепления на репродуктивные процессы у донных двустворчатых моллюсков.

Данный вид может прекрасно выступать в качестве модельного объекта, так как он является достаточно широко распространенным во всех северных морях России (Наумов, 2006). В некоторых

донных биоценозах он нередко доминирует по биомассе, которая может достигать до 1000 г/м^2 , и на мягких грунтах образует поселения с высокой плотностью – до 500 экз/м^2 (Федяков, 1986; Denisenko, 2004; Наумов, 2006; Distribution ..., 2019). *Macoma calcaria* способна переносить сильные колебания солености и температуры воды (Цыганкова, Гусев, 2006).

Для исследования половой структуры поселений *M. calcaria* были выбраны два района – залив Грён-фьорд (Grønfjorden, западное побережье архипелага Шпицберген) и побережье архипелага Новая Земля (восточная часть Баренцева моря). Воды этих районов значительно различаются между собой по гидрологическому режиму. Придонные слои вод у Новой Земли являются более холодными, годовая изменчивость придонной температуры и солености воды незначительна. В заливе Грён-фьорд наблюдаются более мягкие и теплые условия обитания, но более изменчивые, по сравнению с побережьем Новой Земли, где условия более стабильны (Система ..., 2021).

Такие особенности гидрологического режима водных масс, а также недостаточность сведений о биологии данного вида моллюсков определили интерес к исследованию в этих районах. Цель данной работы – изучить особенности размножения двустворчатых моллюсков *M. calcaria* в районах с разным гидрологическим режимом.

Материал и методы

Материал собран сотрудниками Мурманского морского биологического института РАН в нескольких морских экспедициях на НИС «Дальние Зеленцы». Пробы были взяты в августе 2006 г. и сентябре 2007 г. у побережья архипелага Новая Земля (восточная часть Баренцева моря), а также в заливе Грён-фьорд (о. Западный Шпицберген) в ноябре–декабре 2015 г. и июне–июле 2019 г. (рис. 1, табл. 1). Некоторые аспекты биологии этого вида моллюсков уже были рассмотрены нами ранее (Носкович, 2021а,б, 2022). В данной работе мы даем информацию по станциям у Новой Земли, которые не были рассмотрены ранее, а также дополняем сведения о репродуктивной биологии моллюсков в заливе Грён-фьорд.

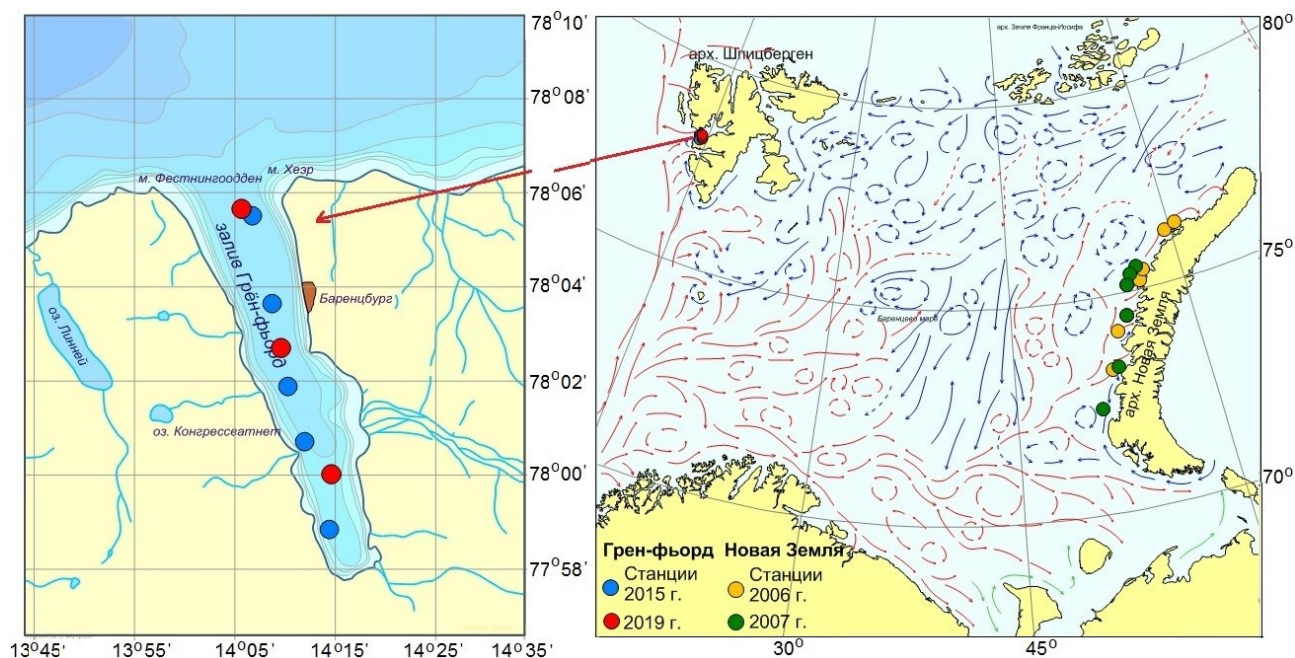


Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб
Fig. 1. Schematic map of sampling areas

Таблица 1

Характеристика районов отбора проб

Table 1

Characteristics of the sampling areas

Район	Период	Станция	Глубина, м	Температура, °C	Соленость, ‰
Залив Грён-фьорд	Ноябрь–декабрь 2015 г.	47	123.0	4.2	34.7
		49	139.0	4.7	34.8
		50	128.0	4.4	34.7
		51	87.0	3.4	34.5
		42	71.0	3.4	34.9
	Июнь–июль 2019 г.	44	141.0	2.6	34.9
		46	137.0	2.7	34.9
		19	60.0	–0.4	34.7
		20	161.0	0.5	34.8
		21	134.0	0.2	34.8
Прибрежье арх. Новая Земля	Август 2006 г.	22	197.0	–1.8	35.2
		23	154.0	–1.5	34.9
		24	149.0	–0.7	34.8
		25	106.0	–1.1	34.9
		26	80.0	0.05	34.9
		54	165.0	0.7	34.8
		55	159.0	0.8	34.8
		56	203.0	–1.3	34.8
		57	130.0	1.2	34.9
		59	65.0	0.6	34.6
	Сентябрь 2007 г.	61	79.0	1.3	34.8

Пробы отбирали с помощью дночерпателя ван-Вина (площадь захвата 0.1 м²) в трехкратной повторности, затем промывали через сито с размером ячеек 0.5 и 0.7 мм и фиксировали 4 %-м раствором формалина. Далее рассортированные пробы переводили в 75 %-й раствор этилового спирта, после чего исследовали под стереомикроскопом Motic-400K на наличие *M. calcarea*.

У каждой особи измеряли длину раковины штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, у мелких экземпляров – с помощью окулярной линейки бинокулярного микроскопа. Возраст определяли по внешней морфологии раковины.

Пол и стадии гаметогенеза моллюсков определяли под микроскопом Микмед-6 по числу, строению и размерам половых клеток в гонадах. Диаметр ооцитов измеряли с помощью окулярной линейки. Если при вскрытии моллюска гонады отсутствовали, то данный моллюск считали неполовозрелым.

Стадии зрелости гонад анализировали только у самок. Основные этапы гаметогенеза оценивали по Чипперфильду (Chipperfield, 1953):

I стадия – начало гаметогенеза (на препарате различимы мелкие ооциты);

II стадия – активный гаметогенез (преобладают крупные прикрепленные ооциты);

III стадия – преднерестовая (многочисленные крупные свободнолежащие ооциты, готовые к вымету);

IV стадия – нерестовая (редкие невыметанные зрелые гаметы);

V стадия – посленерестовая (половые клетки на препаратах гонад не видны).

Все гистологические препараты были сфотографированы при ув. 100, изучено 688 моллюсков.

Для сравнения выборок по размерному составу использовали *t*-критерий Стьюдента (уровень значимости $p < 0.05$), так как выборка имела нормальное распределение, а по возрастному составу, для ненормального распределения моллюсков, использовали непараметрический критерий Манна-Уитни (уровень значимости $p \leq 0.05$). Соответствие соотношения половозрелых и неполовозрелых особей, а также полов проверяли на основе критерия χ^2 (уровень значимости $p \leq 0.05$). Все статистические расчеты выполнены в программе Past 4.13.

Результаты и обсуждение

Численность моллюсков *M. calcareus* в заливе Грён-фьорд в среднем оказалась выше, чем у берегов Новой Земли, а биомасса в обоих районах схожа (рис. 2). Однако средняя масса моллюсков поселения у Новой Земли выше.

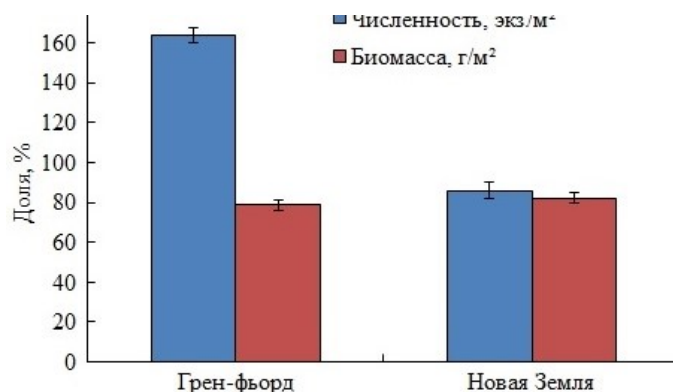


Рис. 2. Средняя численность и биомасса *M. calcareus* в районах исследований (указана ошибка среднего)
Fig. 2. Average numbers and biomass of *M. calcareus* in the study areas (mean error indicated)

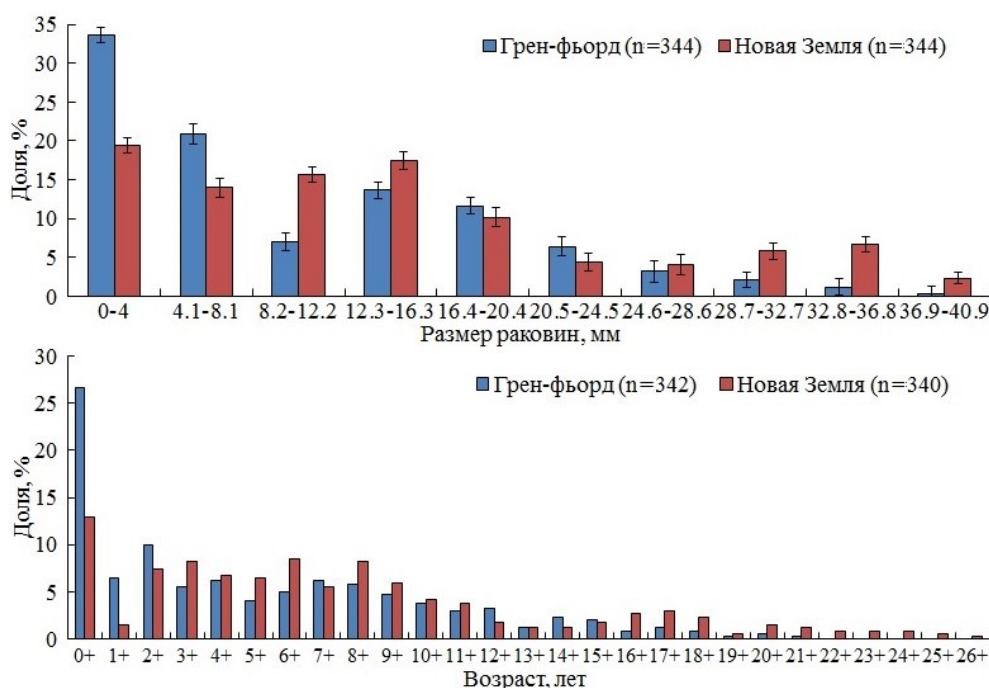


Рис. 3. Размерно-возрастной состав поселений *M. calcareus*
Fig. 3. Size and age composition of *M. calcareus* settlements

В заливе Грён-фьорд и у берегов Новой Земли были обнаружены моллюски *M. calcareus* разных размерных рядов, с преимущественным доминированием молоди. Большой процент крупных особей *M. calcareus* встречен у Новой Земли (рис. 3). Максимальные размеры раковины моллюсков в прибрежье архипелага Новая Земля составляли 39.2 мм, а в заливе Грён-фьорд – 39.5 мм. Размерная структура моллюсков в этих районах достоверно не различается (t -критерий Стьюдента – $t = 0$, $t_{кр} = 2.1$, $t < t_{кр}$). Возрастная структура особей *M. calcareus* также достоверно не различалась (критерий Манна-

Уитни – $U = 287.5$, $p = 0.85$, $p \leq 0.05$). В возрастных рядах не отмечено пропусков, что свидетельствует о ежегодном пополнении молодью. Наибольшая продолжительность жизни моллюсков отмечена у Новой Земли – 26 лет (рис. 3).

В Грён-фьорде и у берегов Новой Земли достоверно доминировали половозрелые особи ($\chi^2 = 16.9$, $p < 0.0001$; $\chi^2 = 11.5$, $p = 0.0006$). В осенние и зимние месяцы наблюдалось большое количество неполовозрелых моллюсков (рис. 4). В заливе Грён-фьорд отмечено незначимое преобладание самок над самцами ($\chi^2 = 0.04$, $p = 0.83$), а у Новой Земли, наоборот, самцов ($\chi^2 = 0.56$, $p = 0.45$) (рис. 4). Размеры раковины самок в прибрежье архипелага Новая Земля варьировали от 5.4 до 39.2 мм, а самцов – от 7.1 до 38.7 мм, в заливе Грён-фьорд были зарегистрированы самки с длиной раковины от 4.1 до 39.5 мм и самцы с размерами от 4.4 до 28.5 мм.

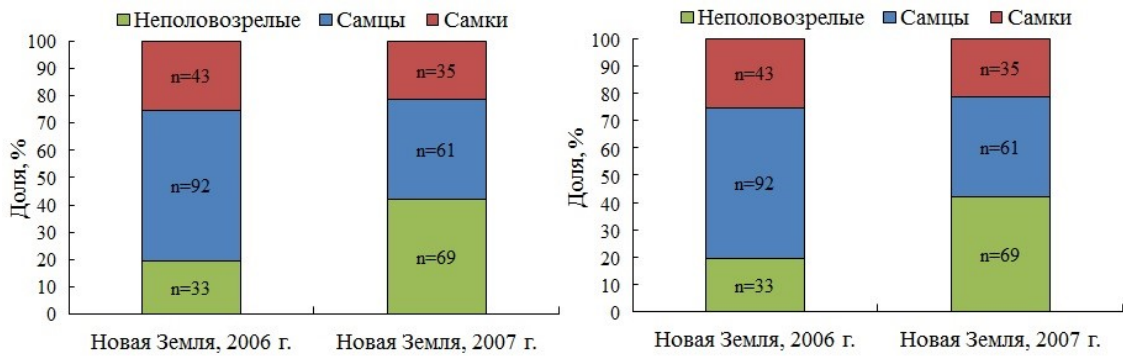


Рис. 4. Соотношение половозрелых и неполовозрелых особей и полов
Fig. 4. The ratio of sexually mature and immature individuals and sexes

В Грён-фьорде у моллюсков наступление половой зрелости отмечается при меньшей длине раковины и более молодом возрасте, чем у архипелага Новая Земля (табл. 2). Самки достигают половой зрелости при меньшей длине раковины, чем самцы в обоих районах исследований (табл. 2). Популяция *M. calcareus* с преобладанием самок в более теплом заливе Грён-фьорд, меньшими размерами наступления половой зрелости, а также большим количеством молоди при высокой плотности свидетельствует об интенсивных репродуктивных процессах в данном поселении. Для сравнения – в заливе Диско (западное побережье Гренландии) было обнаружено сбалансированное соотношение полов, но менее благоприятные условия обитания в этом районе также привели к более позднему созреванию (минимальный размер зрелого моллюска 9 мм) (Petersen, 1978).

Таблица 2

Размеры и возраст наступления половой зрелости у *M. calcareus* в районах исследований

Table 2

Size and age at sexual maturity in *M. calcareus* in study areas

Район исследований	Размеры наступления половой зрелости, мм		Возраст наступления половой зрелости, год
	самцы	самки	
Залив Грён-фьорд	4.4	4.1	2
Прибрежье архипелага Новая Земля	7.1	5.4	3

В заливе Грён-фьорд в зимние месяцы большее количество самок находилось на начальной стадии гаметогенеза, а в летние – преобладали самки в активной фазе (рис. 5). Размеры ооцитов в зависимости от стадии варьировали от 30 до 160 мкм. У берегов Новой Земли в августе большинство самок находилось в активной фазе, а в сентябре – в преднерестовой стадии. Только в этом районе у самок отмечается стадия нереста (рис. 5). Размеры ооцитов в целом варьировали от 30 до 200 мкм.

Известно, что в прибрежье Гренландии и западной части Балтийского моря размеры зрелых яйцеклеток моллюсков *M. calcareus* составляли 95 мкм (Ockelmann, 1958; Oertzen, 1972), что гораздо меньше размеров яйцеклеток особей из Белого моря – 200 мкм (Наумов, 2006).

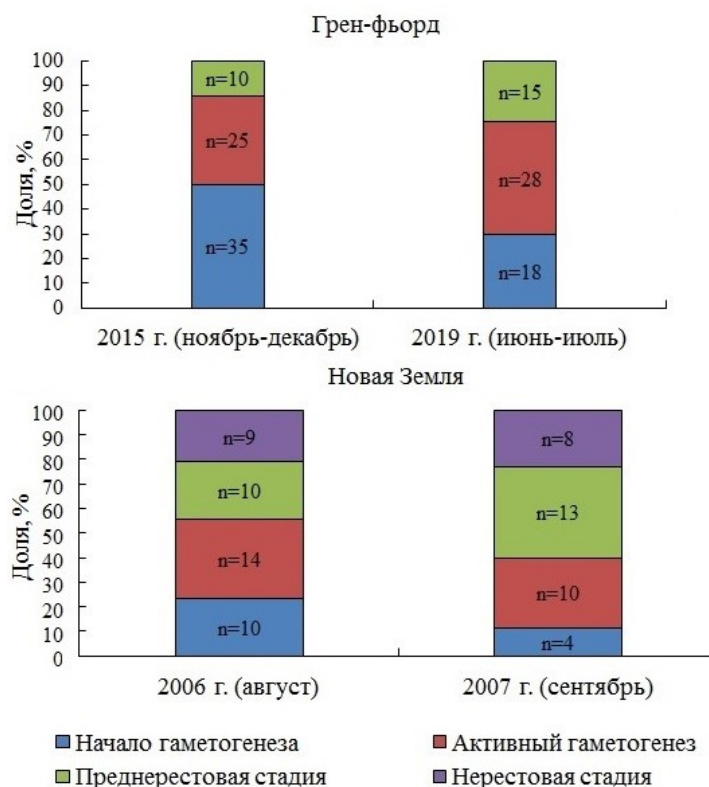


Рис. 5. Стадии гаметогенеза у самок *M. calcareus* в разные сезоны

Fig. 5. Stages of gametogenesis in *M. calcareus* females in different seasons

У моллюсков *M. calcareus* в обоих районах исследований период размножения растянут во времени, он может проходить как в осенние, так и в летние месяцы. Известно, что в Балтийском море личинки *M. calcareus* оседают в зимние и весенние месяцы (Oertzen, 1972). В водах Гренландии в периоды с очень низкой температурой воды (-1.7°C) моллюски размножаются не каждый год, а личинки не оседают, однако при наступлении благоприятных температурных условий возможны две волны нереста: в марте–апреле и июле–августе (Ockelmann, 1958).

Закключение

В обоих районах исследований размножение *M. calcareus* характеризуется довольно равномерным пополнением и выживаемостью молоди, однако в Грэн-фьорде, более тепловодном районе, репродуктивные процессы протекают более интенсивно, нежели в прибрежье Новой Земли. Наибольшая численность особей *M. calcareus* отмечена в заливе Грэн-фьорд, однако биомасса схожа в обоих районах. В выборках размерно-возрастная структура моллюсков статистически не различается, она представлена разными размерными и возрастными классами и относительно большим количеством молоди. В обоих районах исследований преобладали половозрелые особи. Соотношение полов в заливе Грэн-фьорд смещено в сторону самок, а у берегов Новой Земли – самцов. Половая зрелость у моллюсков *M. calcareus* в заливе Грэн-фьорд наступает при меньших размерах раковины и в более раннем возрасте (с двух лет), чем у особей в прибрежье Новой Земли. У моллюсков *M. calcareus* период размножения растянут во времени в обоих районах. Самки на стадии нереста отмечены только у берегов Новой Земли.

Таким образом, полученные результаты позволяют прогнозировать как изменится популяция *M. calcaria* в холодноводных районах обитания если потепление в арктических морях продолжится. Поселение *M. calcaria* у берегов Новой Земли может стать более многочисленным, с большим количеством молоди, а размножение будет происходить более интенсивно и число самок возрастет.

Автор выражает благодарность сотрудникам ММБИ РАН за сбор материала, а также с.н.с. лаборатории зообентоса ММБИ РАН Л. В. Павловой за ценные замечания при написании работы.

Работа выполнена по теме «Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях» (№ госрегистрации 122020900044-2) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Список литературы

1. Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 2006. 367 с.
2. Носкович А. Э. Пространственное распределение, рост и размножение двустворчатого моллюска *Macoma calcaria* (Gmelin, 1791) у берегов Новой Земли // Биол. моря. 2021а. Т. 47, № 1. С. 45–53.
3. Носкович А. Э. Особенности распределения и биологии двустворчатого моллюска *Macoma calcaria* (Gmelin, 1791) в заливе Грён-фьорд (архипелаг Шпицберген) // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2021б. Т. 3, № 12. Сер. Океанология. Вып. 9. С. 97–105. DOI: 10.37614/2307-5252.2021.3.9.013
4. Носкович А. Э. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Macoma calcaria* (Gmelin, 1791) из фьордов Западного Шпицбергена // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2022. Т. 4, № 13. Сер. Океанология. Вып. 4. С. 67–77. DOI: 10.37614/2307-5252.2022.4.10.007
5. Система Баренцева моря / Под ред. акад. А. П. Лисицына. М.: ГЕОС, 2021. 672 с.
6. Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. 125 с.
7. Цыганкова А. В., Гусев Е. А. Палеоэкологическая характеристика плейстоценовых двустворчатых моллюсков Енисейского залива. Современная палеонтология: классические и новейшие методы // Тезисы докладов III Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов, 3–5 октября 2006 г. М., 2006. С. 72–75.
8. Chipperfield P. W. Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in the British waters // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1953. Vol. 32, № 2. P. 449–476.
9. Denisenko S. G. Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos // Zoological sessions (Annual reports 2004). Proc. of Zool. Inst. 2004. Vol. 300. P. 43–52.
10. Distribution and growth of bivalve molluscs *Serripes groenlandicus* (Mohr) and *Macoma calcaria* (Gmelin) in the Pechora Sea / A. V. Gerasimova, N. A. Filippova, K. N. Lisitsyna, D. V. Ikishina, N. V. Maximovich, A. A. Filippov // Polar Biol. 2019. Vol. 42, № 9. P. 1685–1702.
11. Invariant gametogenic response of dominant infaunal bivalves from the Arctic under ambient and near-future climate change conditions / A. J. Reed, J. A. Godbold, M. Solan, L. J. Grange // Front. Mar. Sci., 25 February 2021. Sec. Global Change and the Future Ocean, Vol. 8. 2021. Article: 576746. P. 1–13. DOI: 10.3389/fmars.2021.576746
12. Ockelmann W. K. The zoology of East Greenland: Marine Lamellibranchiata // Medd. Groenl. 1958. Vol. 122, № 4. 256 p.
13. Oertzen J.-A. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin // Mar. Biol. 1972. Vol. 14. P. 143–149.
14. Petersen G. H. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland // Ophelia. 1978. Vol. 17, № 1. P. 95–120.

References

1. Naumov A. D. *Dvustvorchatye mollyuski Belogo morya. Opyt ekologo-faunisticheskogo analiza* [Bivalves of the White Sea. The experience of ecological and faunal analysis]. Saint Petersburg, Zoological Institute RAS, 2006, 367 p. (In Russ.).

2. Noskovich A. E. Prostranstvennoe raspredelenie, rost i razmnozhenie dvustvorchatogo mollyuska *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) u beregov Novoy Zemli [Spatial distribution, growth and reproduction of the bivalve mollusk *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) off the coast of Novaya Zemlya]. *Biologiya morya* [Russian J. Mar. Biol.], 2021, Vol. 47, No. 1, pp. 45–53 (In Russ.).
3. Noskovich A. E. Osobennosti raspredeleniya i biologii dvustvorchatogo mollyuska *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) v zalive Gryen-f'ord (arkhipelag Shpitsbergen) [Distribution and biology of the bivalve mollusk *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) in the Gulf of Grenfjord (Svalbard Archipelago)]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, Seriya Okeanologiya, vypusk 9* [Transactions of the Kola Science Centre of the RAS. Oceanology, series 9], 2021, Vol. 3, No. 12, pp. 97–105 (In Russ.). DOI: 10.37614/2307-5252.2021.3.9.013
4. Noskovich A. E. Osobennosti biologii dvustvorchatogo mollyuska *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) iz f'ordov Zapadnogo Shpitsbergena [Peculiarities of biology of the bivalve mollusk *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) from the fjords of Western Spitsbergen]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, Seriya Okeanologiya, vypusk 10* [Transactions Kola Science Centre of the RAS. Oceanology, series 10], 2022, Vol. 13, No. 4, pp. 67–77 (In Russ.). DOI: 10.37614/2307-5252.2022.4.10.007
5. *Sistema Barentseva morya* [Barents Sea system]. Moscow, GEOS, 2021, 672 p. (In Russ.).
6. Fedyakov V. V. *Zakonomernosti raspredeleniya mollyuskov Belogo morya* [Patterns of distribution of White Sea mollusks]. Leningrad, Zoological Institute of Academy of Science USSR, 1986, 125 p. (In Russ.).
7. Tsygankova A. V., Gusev E. A. Paleoekologicheskaya kharakteristika pleystocenovyykh dvustvorchatykh mollyuskov Eniseyskogo zaliva. *Sovremennaya paleontologiya: klassicheskie i noveyshie metody* [Paleoecological characteristics of Pleistocene bivalves of the Yenisei Bay. Modern paleontology: classical and modern methods]. *Tezisy dokladov tret'ey Vserossiyskoy nauchnoy shkoly molodykh uchenykh-paleontologov (g. Moskva, 3–5 oktyabrya 2006 g.)* [Abstracts of the III All-Russian Scientific School of Young Paleontologists]. Moscow, 2006, pp. 72–75 (In Russ.).
8. Chipperfield P. W. Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in the British waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 1953, Vol. 32, No. 2, pp. 449–476.
9. Denisenko S. G. Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos. *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.*, 2004, Vol. 300, pp. 43–52.
10. Gerasimova A. V., Filippova N. A., Lisitsyna K. N., Filippov A. A., Nikishina D. V., Maximovich N. V. Distribution and growth of bivalve molluscs *Serripes groenlandicus* (Mohr) and *Macoma calcarea* (Gmelin) in the Pechora Sea. *Polar Biol.*, 2019, Vol. 42, No. 9, pp. 1685–1702.
11. Reed A. J., Godbold J. A., Solan M., Grange L. J. Invariant gametogenic response of dominant infaunal bivalves from the arctic under ambient and near-future climate change conditions. *Front. Mar. Sci., Sec. Global Change and the Future Ocean*, 2021, Vol. 8, Article: 576746, pp. 1–13. DOI: 10.3389/fmars.2021.576746
12. Ockelmann W. K. The zoology of East Greenland: Marine Lamellibranchiata. *Medd. Grøn.*, 1958, Vol. 122, No. 4, 256 pp.
13. Oertzen J.-A. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin. *Mar. Biol.*, 1972, Vol. 14, pp. 143–149.
14. Petersen G. H. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland. *Ophelia*, 1978, Vol. 17, No. 1, pp. 95–120.

Информация об авторе

Алёна Эдуардовна Носкович – младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-3896-1064>

Information about the author

Alena E. Noskovich – Junior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-3896-1064>

Статья поступила в редакцию 09.04.2024; одобрена после рецензирования 11.04.2024, принята к публикации 18.04.2024
The article was submitted 09.04.2024; approved after reviewing 11.04.2024; accepted for publication 18.04.2024